



Facultad de Ciencias

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Ecología de la depredación predispersión en
semillas de *Nectandra ambigens* en Los Tuxtlas

T E S I S

Que para obtener el título de :

B I O L O G O

Presenta:

CECILIA MARIA SANCHEZ GARDUÑO

000229180
1995

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Donado al Centro
de Ecología
Cecilia Sánchez G.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

familia 10, Radiadas

2 5-10, 12, 13, 15-17, 19, 21, 22, 29, 30, 31-34, 37-40, 42, 54, 55
8-61, 63-65, 68-70, 73, 74, 76-78, 81, 83, 84, 85, 89-91, 93, 96-98

familia 10, No radiadas

3-5, 7, 11-15, 17, 20, 22, 25-27, 30, 31-36, 38-42, 45-48, 50, 51, 52, 54
76, 58, 61, 65, 69, 72, 74, 77, 79, 84-87, 90, 92, 93, 95-98

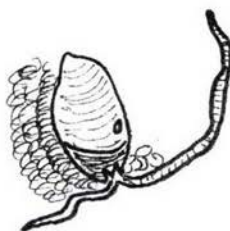
familia 11, Radiadas

51-53, 99

a Joaquin,
Delfina y
María.

familia 11 No radiadas

1, 9, 18, 15, 13, 23, 28, 35, 40, 53, 57, 72, 74, 77, 87-89



Agradecimientos

"En la mayoría de los hombres la gratitud es simplemente una esperanza secreta de obtener mayores favores."

Agradezco al Dr. Rodolfo Dirzo la dirección de esta tesis, su participación en cada etapa, su guía y discusiones siempre estimulantes. Mi reconocimiento profundo por lo que he aprendido de su ejemplo como investigador y de su amistad.

Al Dr. Miguel Martínez, Dr. Carlos Vázquez, Dr. Juan Núñez y Dra. Betty Benrey, miembros del jurado, agradezco sus comentarios a la tesis y su buena disposición para las discusiones.

A Roberto Cabrales su asesoría meticulosa y mucho de su tiempo desde el análisis estadístico hasta la revisión del escrito.

A Santiago Sinaca, imprescindible en mi trabajo de campo y por compartir como un maestro sus conocimientos sobre historia natural.

Al M. en C. Felipe Nepamuceno y al Biól. Francisco Camacho por permitirme usar el aparato de rayos X y por su asesoría paciente en las irradiaciones y revelado de las placas.

Al M. en C. Raúl Muñiz le agradezco la identificación de uno de los insectos y su tiempo para explicarme sobre la historia natural del insecto. La Bióloga Leonor Sandoval me proporcionó amablemente la información sobre el otro insecto.

En la *varágine estadística*, la lista es larga para agradecer. Gracias al Dr. Ezequiel Ezcurra, Dr. César Domínguez, Marcelo Sánchez, Roberto Cabrales, Dr. Rodolfo Dirzo, Dr. Juan Núñez, Martín Quijano, Germán Avila, Raúl Alcalá y de manera muy especial por tantas horas de dedicación a Roger Guevara y a Martín Godoy.

Gracias a mis compañeros del laboratorio que siempre estuvieron dispuestos a aportar ideas con sus discusiones.

Gracias a Luz Lazos por su interés para investigar las semillas por resonancia magnética nuclear.

Ricardo colaboró con entusiasmo! en todo el proceso de la tesis. Todo en sentido muy amplio. La comparto con él como suya, como otra de las semillas, además de Nectandras, que hemos sembrado juntos este tiempo.

Al último, pero mas importantes, gracias a Joaquín y Julieta por su cooperación en esta tesis.

El apoyo financiero para la realización de este trabajo provino del presupuesto operativo del Centro de Ecología otorgado al Dr. Rodolfo Dirzo.

CONTENIDO

I. Introducción	1
III. Sitio de Estudio	19
II. Método	21
IV. Resultados	
a. Historia Natural de <i>Nectandra ambigens</i> y sus depredadores de semillas	27
b. Aplicación de la técnica de rayos X	32
c. Variación en el tamaño de las semillas entre familias	35
d. Diferencias en la germinación entre familias y en relación al tamaño de las semillas	39
e. Diferencias en la magnitud de la depredación entre familias	42
f. Selección en función del tamaño de las semillas por parte de los invertebrados	45
g. Efecto de la identidad del depredador en la supervivencia de las semillas depredadas	48
h. Efecto del tamaño en la supervivencia de las semillas depredadas	51
i. Efecto de la familia y la depredación de las semillas sobre la germinación	54
j. Efecto de la familia, el tamaño de las semillas y la depredación sobre la velocidad de germinación.	59
k. Depredación postdispersión.	65
V. Discusión	66
VI. Bibliografía	89



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

INTRODUCCION

En un artículo publicado en 1969, D. H. Janzen llamó la atención a la comunidad científica para considerar a las semillas como plantas juveniles y no como simples productos de las plantas, es decir: entidades sujetas a selección natural y cuyas características pueden evolucionar. Aun cuando estas consideraciones podrían parecer triviales, apartaron el estudio de la ecología de semillas tropicales del concepto de "cajas negras" y revolucionaron el pensamiento acerca de los patrones de historia de vida de las plantas de dichas zonas (ver por ej., Janzen 1970, 1971, 1980).

La semilla es una de las etapas cruciales en el ciclo de vida de la planta. Harper (1977) apuntó que por su tamaño y movilidad, las semillas constituyen frecuentemente el único mecanismo para explorar las condiciones ambientales en sitios aledaños; permiten la invasión de nuevos micrositios disponibles y la dispersión a sitios lejanos. Sin embargo, es en esta etapa, cuando la muerte puede llegar más fácilmente. Por ejemplo, en las selvas, más del 90% de las especies de árboles sufren más del 50% de pérdida de sus semillas debido al ataque de animales y hongos en el lapso existente entre la producción de frutos y la germinación (Janzen y Vázquez-Yanes 1991).

Ya Darwin (1859) apuntaba la relevancia de la depredación en la dinámica de las poblaciones: "...vemos a menudo superabundancia de alimentos; pero no vemos, u olvidamos, que los pájaros que cantan ociosos a nuestro alrededor viven en su mayor parte de insectos o semillas y, por tanto, están destruyendo vida..." "... pues la verdadera importancia de un gran número de huevos o semillas es compensar la excesiva destrucción en algún periodo de la vida, y este periodo, en la gran mayoría de los casos, es en la edad temprana."

Sin embargo, a pesar de este legado intelectual de más de un siglo, por mucho tiempo los estudios agronómicos acerca de los efectos catastróficos de las plagas en las plantas y sus semillas

no promovieron el estudio de las mismas en un contexto ecológico, para poder entender las presiones selectivas que ejercen los insectos en las plantas silvestres de comunidades naturales (Janzen 1969). La biología básica de la interacción depredador-semilla se evaluó en su dimensión correcta al enfatizar Janzen las características ecológicas de este sistema que podrían distinguirlo de la interacción planta-herbívoro (Janzen 1971). Primero, ser un depredador de semillas puede ser una situación dependiente del tiempo. Una población puede tener depredadores de semillas, dispersores y agentes neutros, simultáneamente (Janzen 1971). Es decir, los depredadores son consumidores pero sus efectos sobre las semillas no siempre son letales. Una segunda diferencia entre el consumo de las semillas y el tejido fotosintético, es el valor relativo para la planta progenitora. En términos económicos, las hojas son un gasto de capital. Las hojas reemplazan con un cierto nivel de "interés", la energía asignada a su producción. La retribución de una semilla está basada en una recompensa genética a futuro y no en un beneficio a corto plazo para la planta (Unasch 1990). Además, las semillas son "parásitos" que implican costos acumulativos a la planta, tales como costos de floración, atracción de polinizadores, aprovisionamiento de la semilla y endospermo y producción de frutos u otras estructuras de dispersión (Unasch 1990). Además, las semillas difieren de las hojas en que su calidad, como alimento, es elevada (es el caso, por ejemplo, de los altos niveles de nitrógeno y proteínas). Por otra parte, las semillas están disponibles por un breve periodo y su producción en un año dado, es menos predecible que la producción de otros recursos en la planta, como es el caso de las hojas. Una distinción total del consumo de una semilla por un depredador con respecto a un herbívoros que, al hacerlo, mata a un individuo genéticamente distinto y con frecuencia único, haciendo nula su posibilidad de adecuación.

En términos prácticos, se ha separado a la mortalidad de las semillas en pre y post dispersión. Esta distinción es útil pues se establecen, de manera natural, requisitos y repercusiones

de importancia propia cuando la mortalidad de las semillas, particularmente por depredadores, se da cuando aún son parte del árbol progenitor, y postdispersión, una vez que han alcanzado el suelo. Una condición que hace a la depredación predispersión diferente de la post dispersión es que la distribución espacial de las semillas es diferente en ambas fases. Los depredadores tienen que adecuarse a la explotación de recursos agregados en un mismo tiempo y lugar dados cuando se trata de la fase predispersión, y lidiar con semillas dispersadas, crípticas en el ambiente, o enterradas y frecuentemente en densidades menores, en la etapa post dispersión. Los patrones de forrajeo y depredación serán entonces distintos.

Los consumidores de flores, óvulos y semillas generalmente causan cambios en la producción de semillas, y la polinización y la depredación predispersión interactúan para determinar el número de semillas viables (Heithaus 1983). La sombra de semillas generada después de la depredación predispersión será redibujada por los depredadores postdispersión para quedar finalmente establecidas las semillas que logren germinar. Sin demeritar todos los factores que intervienen en esta dinámica, me concentraré en adelante en la depredación predispersión por invertebrados, ya que es el tema central de mi investigación.

DEPREDACION PREDISPERISION POR INVERTEBRADOS

El esquema propuesto por Dirzo (1984) para describir los componentes de la interacción herbívoro-planta, puede hacerse extensivo para estudiar la biología básica de la depredación predispersión por insectos de las semillas (Fig. 1). Enseguida describo los componentes sobresalientes del esquema adaptado.

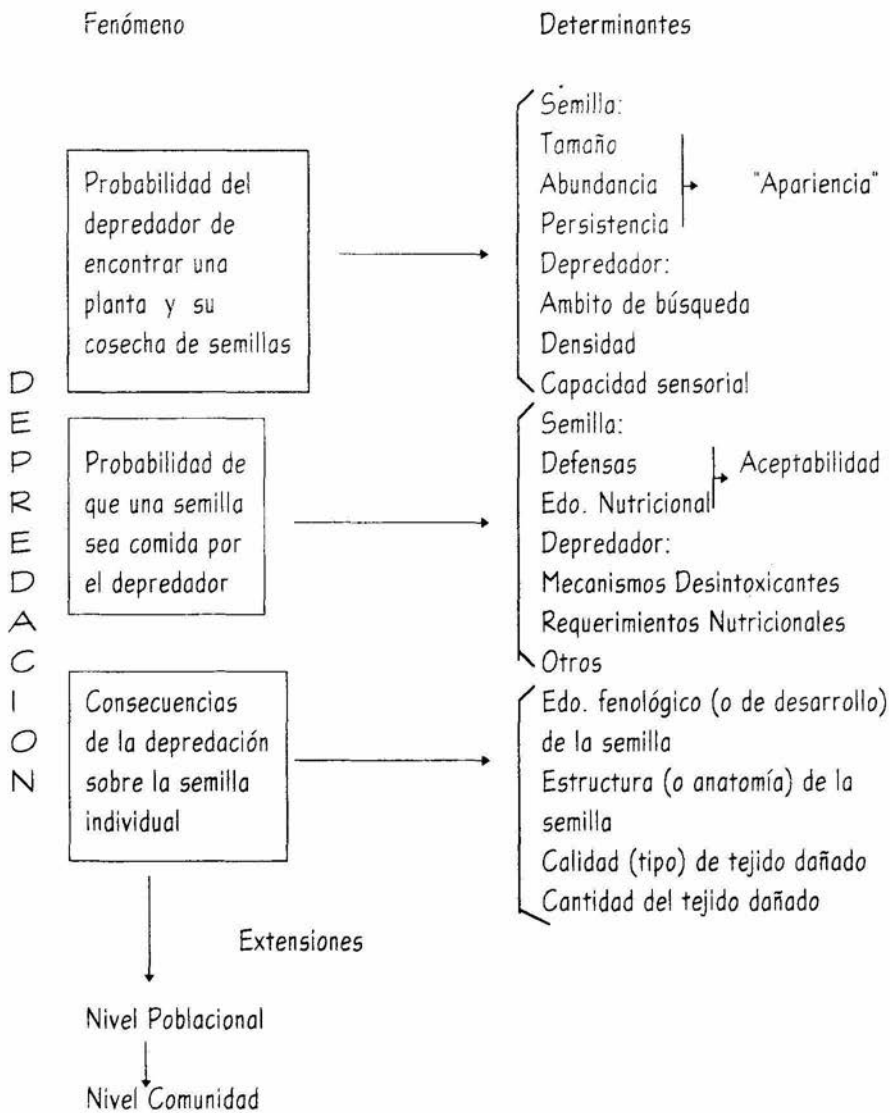


Figura 1 Esquema de los elementos involucrados en la interfase semilla - depredador y las consecuencias de la depredación en la dinámica poblacional de las plantas. El esquema ha sido modificado para depredadores de semillas a partir del diseñado por Dirzo (1984) para la interfase planta-herbívoro en general.

i) Probabilidad de encontrar la semilla

Los determinantes de que un depredador encuentre las semillas de una planta se relacionan con su ámbito de búsqueda, y capacidad sensorial y de dispersión, en combinación con características de la planta (Hanks y Denno 1993, Singer 1986). Los insectos pueden utilizar un sistema complejo de señales químicas (véase por ej. Evans 1992) y visuales para encontrar a sus hospederos (Prokopy y Owens 1976). Feeney (1976) propuso que los insectos se guían por la "apariencia": algunas plantas o partes de la planta son más fáciles de encontrar dependiendo de su tamaño, conspicuidad, permanencia y complejidad del habitat, tamaño del parche, y concentración del recurso (Zimmerman 1980). La apariencia sólo en parte es una propiedad de la planta; es una propiedad tanto de las "claves" sensoriales de la planta para el insecto, como de las tácticas de movimiento usadas por el insecto en el proceso de búsqueda de la planta y su cosecha de semillas (Jones 1991).

El ámbito de búsqueda de los insectos y la adaptación a ciertas plantas individuales puede determinar los niveles de depredación (Hanks y Denno 1993). En algunos insectos, por ejemplo en unas especies de curculiónidos, los individuos que se desarrollan en las semillas de un solo árbol, permanecen bajo el mismo en la etapa adulta y es a partir de su densidad que se construyen los números poblacionales de la generación siguiente (Crawley 1992).

ii) Probabilidad de que las semillas sean depredadas

La probabilidad de que las semillas de una planta sean comidas depende por una parte de la selección por parte de las hembras ovíparas y la aceptabilidad de las semillas (Singer 1986). Es decir, depende de los factores que determinan el comportamiento discriminatorio del insecto, lo cual da como resultado que ciertas plantas reciban más oviposiciones que otras. Esta discriminación puede darse a nivel interespecífico (cuando hay varias especies hospederas) e intraespecífico, a nivel de

plantas y finalmente entre semillas individuales.

Entonces, cuando un insecto localiza a una planta, decide en cuál(es) semilla(s) ovipositar. Este proceso ha sido denominado "selección del hospedero" (Jones 1991). El concepto es ligeramente engañoso pues la hembra generalmente encuentra a sus hospederos en secuencia, y debe de tomar decisiones separadas acerca de la aceptabilidad de cada una, más que hacer una elección entre hospederos simultáneamente disponibles (Jones 1991). El componente conductual de selección es generalmente complejo y las causas de cierto patrón de oviposición (Courtney y Kibota 1990) son:

a. Causas próximas, como la interacción de la fisiología con señales sensoriales químicas o morfológicas (ver abajo), calidad nutricional, variación ambiental e interacciones bióticas. Dentro de las interacciones bióticas se encuentra la discriminación con base en la ocupación previa de la semilla por otro(s) insecto(s), y el rechazo parece ser la norma si ya hubo una ocupación previa por otro individuo en la discriminación de botones, flores y frutos (Jones 1991). Otra interacción biótica que determina los niveles de depredación está dada por los efectos de un tercer nivel, los parásitos y parasitoides de los depredadores (Jones 1991, Turlings 1993).

b. Causas ontogenéticas, que incluyen todos los cambios en el desarrollo, como el aprendizaje (Turlings 1993). Es característico, en muchas especies, la habilidad de modificar sus respuestas con base en experiencias anteriores de oviposición (Courtney y Kibota 1990).

c. Causas últimas, que por una parte reflejan la acción de la selección natural y que son, por otra, determinadas por la historia evolutiva (filogenia). Por lo tanto, si las características que importan para la oviposición de los insectos tienen una base genética, existe potencial para el moldeado de respuestas por la selección natural.

Por su parte, las plantas no juegan un papel pasivo; muchos frutos y semillas presentan metabolitos secundarios como alcaloides, saponinas, aminoácidos no proteícos, fenoles y aceites

volátiles que disminuyen la intensidad de depredación o impiden que sean comidas por los depredadores (véase Rosenthal y Janzen 1979). Otras defensas físicas incluyen espinas o exocarpos duros. Sea cual fuere la función principal u origen de tales "defensas", se ha descrito que para muchas especies es efectiva contra el ataque por parte de los depredadores en la actualidad (véase, por ej., Janzen 1969, 1972, 1977, 1990, Green y Palmbald 1975), y representan un balance dinámico con los mecanismos que emplean los insectos para evitar o contrarrestar a estas defensas (ver por ej., Center y Johnson 1974, Herrera 1982).

Otros determinantes de la depredación son la abundancia y persistencia de semillas, y estas características han guiado los estudios que tienen como línea de pensamiento las respuestas o estrategias conocidas como "escape a los depredadores en el tiempo", "escape por fenología" y "saciación de los depredadores" (p. ej. Janzen 1969, 1972, Green y Palmbald 1975, De Steven 1981, Augspurger 1981, Molau *et al.* 1989).

iii) Consecuencias de la depredación predispersión y respuestas de las plantas.

Las plantas pueden presentar respuestas a la depredación a nivel individual, que no necesariamente son de extensión directa a nivel poblacional, y pueden exhibirse respuestas ecológicas a corto plazo (próximas) y respuestas evolutivas.

A nivel individual, la depredación de la semilla puede no siempre ser letal, en cuyo caso también pueden existir consecuencias en la adecuación de acuerdo al estado fenológico o estado de desarrollo de la semilla (*cf.* Fig.1) y por otra parte, de acuerdo a cómo está organizada en términos de consumo por el depredador. Si el depredador se alimenta rápidamente del embrión, mata a la semilla; pero si lo hace del exocarpo, puede estar escarificándola y entonces su papel se invierte, actuando como un mutualista (Janzen 1971) que puede promover la germinación. En relación a esto

podemos hablar de la anatomía de las semillas como entidades con diferentes estructuras presentes en diferentes proporciones, y con un valor particular. Por ejemplo, mientras más pequeña sea la semilla, la proporción del exocarpo a contenido de la semilla (o área - volumen) será mayor (Janzen 1969) y para varias especies de selva húmeda como *Nectandra ambigens*, la relación proporcional del embrión/endospermo varía con el tamaño de la semilla (obs. pers.). Tomando esto en consideración, las repercusiones pueden variar de acuerdo a la calidad y cantidad de tejido dañado.

Muchas semillas pueden germinar aun cuando estén depredadas. El efecto en este caso puede traducirse fundamentalmente al equivalente en reducir el tamaño de la semilla (ver más adelante).

Los efectos de la depredación de las semillas pueden repercutir directamente sobre la planta madre. Cuando los nutrientes no son limitantes, la remoción temprana de frutos inmaduros puede promover el incremento de tamaño de los frutos y semillas remanentes, o puede estimular la producción de más flores y frutos (ver por ej. Janzen 1971). Esta compensación se ha observado frecuentemente en árboles (siempre y cuando el daño sea poco antes de la maduración de las semillas; Marquis 1992). Por lo tanto, la depredación puede afectar diferencialmente de acuerdo a la fenología de la planta o tiempo en el que actúa el depredador. Sin embargo, se han realizado muy pocos experimentos controlados a largo plazo de los efectos, sobre la planta madre, de la compensación de la depredación predispersión.

A nivel poblacional, la dispersión, regeneración, colonización de nuevos *habitats* y recombinación genética de las semillas pueden ser afectadas por la depredación, con los siguientes efectos:

1. Reducción de la frecuencia con que los propágulos pueden encontrar "sitios seguros" (*sensu* Harper 1977) en relación a otras especies y por lo tanto reducción del número de propágulos que pueden establecerse. La depredación postdispersión también puede mostrar este efecto.

2. Reducción de la distancia potencial a la que las semillas pueden dispersarse (*i.e.* la sombra de semillas) debido a la depredación predispersión. El efecto calculado que resultaría de una reducción del 50% de las semillas dispersables para diferentes especies de árboles sobre su sombra de semillas, se puede observar gráficamente en la Figura 2 (Dirzo y Domínguez 1986).

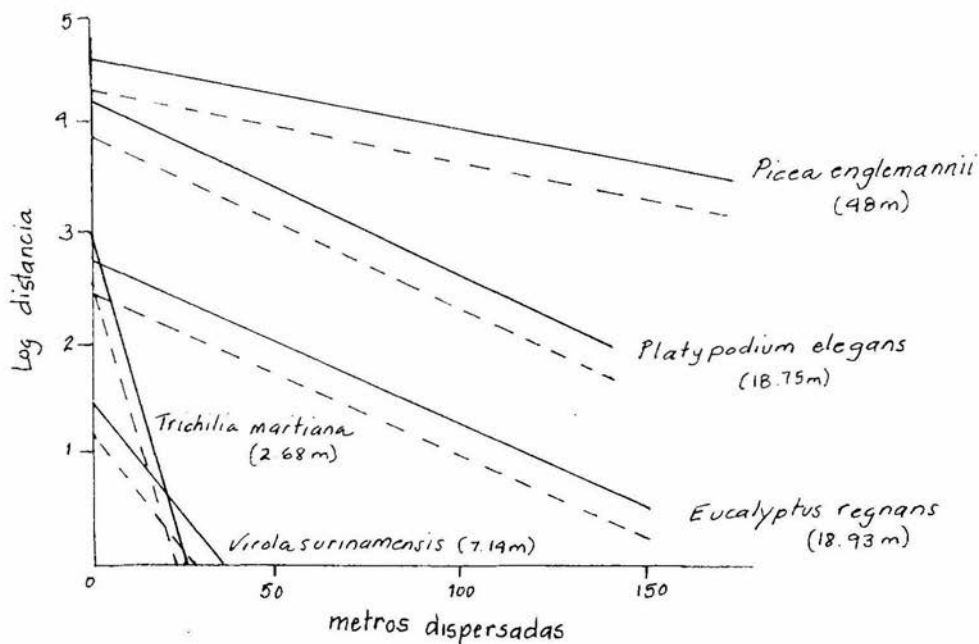


Fig. 2 Número de semillas dispersadas (log) respecto a la distancia del árbol progenitor en cinco especies arbóreas contrastantes (líneas continuas). Las líneas discontinuas representan la relación cuando se simula la reducción predispersión de las semillas (*eg.* por depredación), en un 50%. Los números en paréntesis corresponden a las reducciones en distancia para cosechas de un tamaño dado (Tomado de Dirzo y Domínguez 1986).

Se aprecian dos efectos importantes: i) La reducción en número de metros absolutos de la distancia que las semillas pueden alcanzar y por lo tanto, una disminución de la probabilidad de encontrar claros u otras áreas favorables donde puedan ocurrir colonizaciones exitosas. La reducción en metros

absolutos de la distancia que puede alcanzar una semilla no parece ser muy grande sin embargo, cuando se calcula como proporcional a la distancia máxima potencial de transporte, implica una reducción de hasta el 20% (cf. en *Virola*, Fig. 2) ya que el efecto se ve más acentuado para especies que tienen sombra de semillas pequeña (por ejemplo las que tienen frutos arilados y dispersión por pájaros; Dirzo y Domínguez 1986); ii) aparte de la reducción en distancia, hay una disminución de la mitad de las semillas que alcanzan un punto en particular de su ámbito de dispersión.3. Reducción de la probabilidad del escape a enfermedades y depredadores asociados con la planta madre. Por ejemplo, la probabilidad de infección por hongos patógenos en *Ocotea* sp. es mayor cerca de las plantas madres infectadas (G. Gilbert, com. pers.) Sin embargo, este efecto tampoco es exclusivo de la depredación predispersión.

4. Efectos sobre la distribución y abundancia de la especie. En un experimento de exclusión de depredadores Louda (1982) encontró que la depredación predispersión tenía restringida la abundancia del arbusto *Haplopappus squarrosus* lejos de la costa pues en la costa el depredador disminuía el aporte de semillas más, que lejos de la costa. La reducción del número de semillas repercutía directamente en el establecimiento de las plántulas (ver adelante). El efecto de la depredación variaba de acuerdo al gradiente de distribución de la planta, reduciendo el nicho potencial del arbusto. Un aspecto importante de este estudio es que enfatiza que las consecuencias de la depredación varían respecto al contexto ambiental, es decir, que un mismo depredador puede influir de manera diferente sobre una planta de acuerdo al tipo de *habitat* en que se encuentre. Sin embargo, aún niveles elevados de depredación no necesariamente tienen efectos significativos en el establecimiento de las plántulas. El efecto de la depredación será afectado por la depredación sólo si disminuye la densidad de plántulas por abajo de lo que lo hubiera hecho la mortalidad por otros factores como la competencia (Harper 1977). Aunque cada vez es más extendido este concepto en la

literatura, pocos trabajos han abordado su estudio en plantas con diferentes historias de vida. Louda investigó por primera vez este problema en *Haploppapus venetus* y *H. squarrosus* (1978), y más tarde con el cardo *Cirsium canescens* (1992), probando el efecto de la destrucción de semillas por depredadores en el establecimiento de plántulas *in situ*. Los resultados fueron consistentes en ambos estudios: la reducción de semillas fue más limitante para el reclutamiento de plántulas que la densidad de sitios seguros. Considerando la respuesta de *C. canescens*, Louda (*op. cit.*) concluyó que las plantas perennes de vida corta y con historias de vida fugitivas (que explotan un *habitat* disponible solamente en un corto período de tiempo) son muy vulnerables, en su dinámica, al impacto de los insectos depredadores de semillas. En contraste, Anderson (1989) encontró que en cuatro especies de perennes de larga vida (*Eucalyptus baxteri*, *Leptospermum juniperum*, *Casuarina pusilla*, y *L. myrsinoides*), la depredación por insectos, de niveles cercanos al 95% en cada una de las especies, no tuvo un impacto importante en el reclutamiento de las poblaciones. En la mayoría de los años el reclutamiento parecía estar limitado por la escasez de sitios seguros, y las pérdidas por depredación no impedían el establecimiento de grandes bancos de semillas potencialmente capaces de explotar condiciones temporales favorables para el reclutamiento. Anderson (*op. cit.*) enfatizó que las especies efímeras representan un contraste con las perennes en cuanto a que la densidad de sitios seguros de las efímeras puede ser regularmente alta y los tamaños poblacionales están frecuentemente limitados por el abasto de semillas. Bajo este argumento, los efectos de la depredación en la abundancia de plantas fugitivas serían relativamente directos. Sin embargo, sería más difícil documentar el impacto de la pérdida de semillas en perennes de vida larga, donde la densidad de sitios seguros es generalmente baja. Una acotación importante al punto anterior es que si el depredador puede diferenciar entre genotipos, actuará como una fuerza selectiva aun cuando no afecte el tamaño de la población.

5. Efectos de la selección producida por el depredador en la variación genética de las semillas que se integran al banco de semillas. En *Bartsia alpina* (Molau *et al.* 1989), la proporción de frutos depredados fue mayor en el centro de las inflorescencias, mientras que las producidas más proximal y distalmente, mostraron niveles más bajos de daño. Al mismo tiempo, las semillas de estas partes habían mostrado tener los niveles más altos de entrecruzamiento y la mayor diversidad paternal. Por lo tanto, para esta especie, la depredación aumenta la proporción de semillas con entrecruzamiento y de mayor diversidad paternal que se incorporan al banco de semillas.

6. Finalmente, todos los fenómenos y determinantes de la depredación predisposición producen variación temporal y espacial en las proporciones de mortalidad entre especies, y ésto a su vez puede tener consecuencias importantes en la coexistencia de plantas (Crowley 1992). Por ejemplo, en dos especies simpátricas de *Astragalus* estudiadas por Green y Palmbald (1975), la magnitud de la depredación (93%) fue mayor consistentemente en varios años para la especie más fecunda, *A. cibarius*, mientras que la menos fecunda, *A. utahensis*, sufrió una menor pérdida por depredación (60%). El resultado fue que, en promedio, una planta de la especie más fecunda dispersaba 19 semillas vivas en comparación a la segunda especie que dispersaba en promedio 327. Por lo tanto, la variación en el riesgo de muerte puede reducir la probabilidad de exclusión competitiva y promover la diversidad de las comunidades.

EL TAMAÑO DE LA SEMILLA

La depredación de semillas es afectada por el tamaño de las mismas, a diferentes niveles (Janzen y Vázquez-Yanes 1991). En primera instancia, la variación en el tamaño de la semilla entre especies, entre plantas de la misma especie y dentro de una planta, puede determinar que el

depredador las encuentre más o menos fácilmente, o que prefiera cierto tamaño para ovipositar. De acuerdo con la Figura 1, entonces, la probabilidad de encuentro y de ser depredada puede depender del tamaño de la semilla (Jones 1991).

Los efectos de la depredación, cuando no es letal, pueden darse sobre la cantidad de reservas para la germinación y por lo tanto, en el tamaño de la semilla para el establecimiento. Así, cabe preguntarse qué tanto la cantidad de reservas tiene un efecto significativo en la germinación y/o la adecuación de la plántula que de dicha semilla germina. Aunque parece existir un consenso acerca de un mejor desempeño de plantas derivadas de semillas grandes en comparación con las derivadas de las pequeñas (por ej. Stanton 1984), algunos estudios han mostrado resultados alternativos, donde las plantas provenientes de semillas pequeñas no necesariamente tienen un desempeño menor (véase Careaga 1989) y, bajo ciertas condiciones, tienen incluso, un desempeño mayor (*e.g.*, Hendrix *et al.* 1991; Carpinera 1979). Desafortunadamente, los estudios que han medido la adecuación en función a la progenie en la siguiente generación, se han hecho con plantas anuales solamente y no con árboles, básicamente por las claras limitaciones que implica el tiempo necesario para llegar a la reproducción. Una conclusión relevante que podemos obtener de estos estudios es que, en diferentes especies, el tamaño de propágulo óptimo (que confiere mayor adecuación) varía con las condiciones del ambiente. En *Pastinaca sativa*, por ejemplo, las plántulas provenientes de semillas menores tienen mayor probabilidad de sobrevivencia en las sequías de corta duración, que las provenientes de semillas grandes (Hendrix *et al.* 1991). Para muchas especies, la probabilidad de sobrevivencia no es mayor para las semillas grandes porque son preferentemente seleccionadas por los depredadores (por ejemplo en *Archostaphylos gauca* y *A. glandulosa*, Keeley y Hays 1976). Las consecuencias demográficas del tamaño de las semillas y la intensidad de la selección sobre el desempeño pueden analizarse de acuerdo a los costos y beneficios de producir semillas grandes y

chicas (Winn 1988) y las investigaciones deben llevarse a cabo en poblaciones naturales (Stanton 1984). Por lo tanto, la relevancia del tamaño de las semillas, en un sentido ecológico, radica en su variación para afrontar un ambiente heterogéneo. En *Virola surinamensis*, las plántulas de semillas más pequeñas pueden tener posibilidades de sobrevivencia semejantes a las grandes debido a que son depositadas por los dispersores más lejos de la planta madre, donde la competencia intraespecífica es menor (Howe y Ritcher 1982).

Para acometer el problema desde la interacción, podemos evaluar el efecto del depredador en la reducción de reservas o, en otras palabras, en reubicar el tamaño de la semilla dentro de la distribución natural. No hay que perder de vista, sin embargo, i) que la depredación, cuando no es mortal, es más que la simple remoción de material de reserva ya que pueden existir efectos adicionales por la saliva o heces del insecto (Nourteva 1954) y ii) que el tamaño puede implicar más que la cantidad de reservas (considérense genotipo o efectos maternos, por ejemplo) para afrontar la depredación. Janzen (1976) razonó que las especies que normalmente son atacadas por depredadores y sus semillas no necesariamente mueren, pueden tener una fisiología y anatomía adaptadas para lidiar con tal trauma. En estas plantas, los costos de enfrentar el daño están profundamente ligados en el presupuesto de recursos total como para ser disectados satisfactoriamente en un experimento de daño. Es decir, en especies que ya han tenido una historia evolutiva con sus depredadores, probablemente la respuesta hacia la depredación no se pueda repartir entre el tamaño de la semilla y algún otro componente, por ejemplo fisiológico. Con eso en mente, para estudiar los efectos de la depredación en las semillas a nivel individual, Janzen (*op. cit.*) escogió a la leguminosa *Mucuna andreana*, la cual no tiene historia reciente de ataque por insectos y simuló el ataque por un depredador que podría remover diferentes proporciones de endospermo. Janzen perforó a las semillas para simular el daño de un brúquido que ataca comúnmente a otras

leguminosas cercanamente emparentadas y encontró que una disminución del 1, 5, y 10% del peso fresco original provocaba un decline significativo en la capacidad de las plántulas emergidas de dichas semillas de soportar la herbivoría artificial y el estrés lumínico. Con la misma técnica, en *Dussia mexicana*, *Nectandra ambigens*, *Ocotea* sp. y *Pouteria campechiana*, los niveles de daño de hasta el 10% de peso removido no tuvieron efecto en la habilidad de las semillas para germinar ni en el crecimiento de sus plántulas. En cambio, niveles crecientes de remoción artificial en *Omphalea oleifera* (Dirzo 1984), *Abuta panamensis* y *Cimboptalum bailloni* (Dirzo y Domínguez 1986), resultaron en una reducción monotónica de la habilidad de las semillas para germinar y de su habilidad competitiva. Estos experimentos permiten enfatizar en estas especies, la importancia de la depredación en el tamaño de las semillas, en términos de la reducción de la cantidad de reservas.

A nivel poblacional, Janzen (1969) analizó para un grupo grande de leguminosas la partición del presupuesto de energía entre los componentes de reproducción, defensa y mantenimiento como una parte integral de la respuesta evolutiva a los depredadores de semillas. Así, explicó la reducción en el tamaño de la semilla para algunas especies como una respuesta evolutiva a la depredación. Su argumento parte del razonamiento de que las semillas menores no aportan suficiente recurso para que el insecto se desarrolle.

ESTUDIOS DE DEPREDACIÓN PREDISPERSIÓN EN EL DOSEL

La valoración tradicional de la depredación se concentra en las interacciones directas de los depredadores con las semillas ya dispersadas. Bajo este énfasis está la suposición implícita de que la producción de semillas es una variable independiente en la dinámica de plantas (Louda 1989). El registro de la depredación predispersión, su detección y cuantificación a varios metros de altura con

un método no destructivo, presenta problemas técnicos que hacen difícil su evaluación (Córdova 1985). Por las limitaciones de acceso a las copas de los árboles, una gran cantidad de procesos son todavía escasamente comprendidos, aunado a que gran parte de la diversidad de insectos se encuentra en el dosel (Erwin 1982), en una heterogeneidad de condiciones que nos son difíciles de percibir desde abajo.

Por otra parte, la determinación de la depredación en semillas (pre y postdispersión) frecuentemente implica la destrucción de las mismas, lo cual impide la valoración del impacto de los depredadores cuando el daño por éstos no es mortal para la semilla. Janzen (1969) mencionó, de manera tangencial, que la técnica de placas de Rayos X, permitiría mostrar y analizar las estructuras internas de las semillas y sería un mejor método que la disección de las semillas para localizar a los depredadores. El método se intentó en Suecia en 1954 en algunas especies de pinos, con fines de selección de semillas vacías o con daño por insectos y hongos. Otras aplicaciones de la técnica son la determinación del desarrollo del embrión y endospermo, número de semillas llenas y vacías, daños mecánicos y número de semillas por fruto (de la Garza y Nepamuceno 1986) y germinabilidad (Vozzo 1981). Bonner (1994) presenta a la técnica como uno de los métodos que se están desarrollando en la actualidad y aunque afirma que la investigación con Rayos X es mínima en el presente, "la incorporación de algunos resultados en las investigaciones es común en muchos laboratorios". En particular, es de esperar que dicha técnica sea de utilidad con plantas de selvas tropicales: muchas especies son de semillas relativamente grandes, y presumiblemente un recurso de importancia para depredadores invertebrados, los cuales a su vez son abundantes y con mucha diversidad de especies (ver p. ej., Andrade 1985, Janzen 1980).

Bajo el anterior marco de referencia, este trabajo aborda algunos de los aspectos ecológicos involucrados en la depredación de semillas por dispersión por insectos en una especie arbórea, *Nectandra ambigens*, de una selva tropical del sureste de México. Los determinantes y dinámica de la depredación pueden ser muy complejos, como se describió anteriormente. Por lo tanto, es importante conocer la biología básica de la interacción depredador-semilla, enfatizando algunos parámetros que *a priori* podemos considerar como relevantes. Para estudios como éste, no existe un enfoque único y mejor para todos los propósitos perseguidos. En cualquier estudio confrontamos la trilogía de la generalidad, el realismo y la precisión, los cuales con frecuencia son, al menos parcialmente, excluyentes o antagónicos (Levins 1968). Un componente importante de este trabajo fue el realismo, fundamentalmente a costa de la precisión. La depredación observada y sus consecuencias fueron naturales y no simuladas.

El planteamiento en este sistema se abordó bajo las posibles relaciones representadas en el esquema de la Figura 3, del cual se derivan las siguientes preguntas:

Para una especie arbórea tropical dominante, ¿cuál es el nivel de depredación por invertebrados y como varía entre las plantas?

¿Existe variabilidad en el tamaño de la semillas entre individuos de la misma especie y dentro de una misma planta, y si existe tal variación, es detectable alguna selección de los insectos en función del tamaño de semilla?

En la medida en que la depredación altera el tamaño de la semilla, ¿influye el tamaño de la semilla en la germinación?

¿Cómo interactúan la depredación con el tamaño de las semillas y la familia genética sobre la germinación?

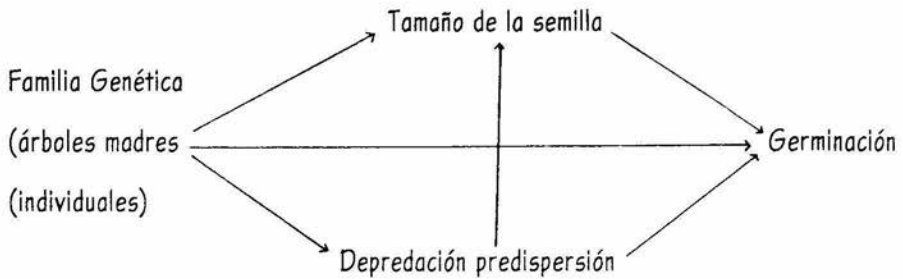


Figura 3. Representación esquemática de algunos de los factores que interactúan con la depredación predispersión, y que pueden influir sobre la germinación de las semillas.

Estas preguntas se abordaron con los siguientes objetivos:

- i) Describir la historia natural de la interacción depredador - semilla en *Nectandra ambigens*.
- ii) Evaluar la técnica de Rayos-X como método de detección de depredadores invertebrados dentro de las semillas de *Nectandra ambigens*.
- iii) Cuantificar la magnitud de la depredación predispersión en una especie representativa de la selva y documentar el grado de la variación intraespecífica entre familias genéticas.
- iv) Documentar la variabilidad en el tamaño de las semillas dentro y entre familias genéticas y evaluar su influencia en la selección por parte de los depredadores.
- v) Evaluar las consecuencias subsecuentes de la depredación, el tamaño de las semillas y la familia genética en la sobrevivencia y germinación.
- vi) Evaluar la depredación post dispersión por invertebrados, con el fin de evaluar la magnitud total de la depredación en esta especie.

SITIO DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. La reserva de Los Tuxtlas se ubica en el sureste del estado de Veracruz y representa el límite norteño de distribución de la selva alta perenifolia (Dirzo y Miranda 1991). Su situación geográfica aproximada es entre 95° 04' y 95° 09' de longitud, y entre 18° 34' y 18° 36' de latitud norte (Figura 6). La diversidad de este tipo de vegetación es de los más altos y en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas se han reconocido más de 900 especies de plantas vasculares y entre ellas 250 son de tipo arbóreo (Ibarra y Sinaca 1988). El dosel alto alcanza una altura promedio de 25 m; *Nectandra ambigens* (Lauraceae), *Pseudolmedia oxiphyllaria* (Moraceae) y la palma *Astrocarium mexicanum* representan a las especies más abundantes en el dosel alto (>20m de altura), subdosel (10-20 m) y en el dosel bajo (<10 m), respectivamente (Martínez-Ramos 1985).

El clima del área de la estación es cálido-húmedo (Af(m) de la clasificación de Köepen, García 1973). La temperatura promedio anual en esta localidad es de 25° y la precipitación media anual es de 4500 mm, siendo el verano y el invierno las épocas más lluviosas en comparación a la primavera (Lot-Helgueras 1976). Los suelos son geológicamente recientes, y el material subyacente al macizo montañoso de Los Tuxtlas está formado por rocas basálticas, con mezclas de cenizas volcánicas (Lot-Helgueras 1976).

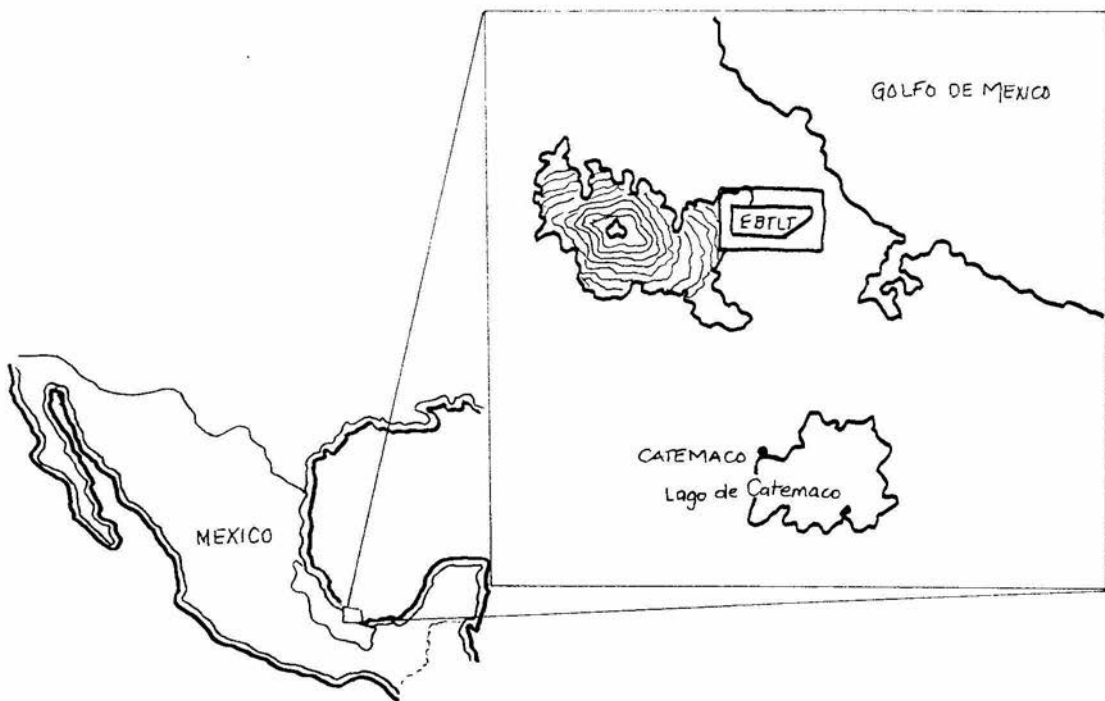
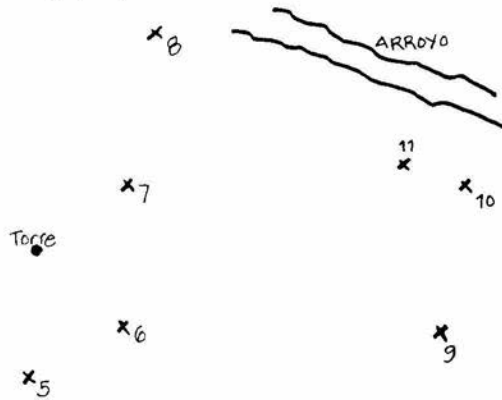


Figura 4. Localización de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas en el estado de Veracruz.

METODO

A finales del mes de septiembre de 1991, elegí 11 individuos reproductivos de *Nectandra ambigens* de acuerdo a la accesibilidad para subir en ellos. Siete de los once árboles se encontraban relativamente cercanos entre sí (Fig. 5).



Arbol	Sitio
1	Camino Nuevo a Laguna Escondida
2	Lyell 100 (Norte)
3	Al sur del comedor y Laboratorio aula: 13 m al Sur del camino viejo a Laguna Escondida (L.E.)
4	Camino a L.E. frente entrada a Vigia 5
5	10 m al sureste de la torre
6	8 m al Norte del 5 y unos 6 m al Este de la torre
7	7 m al Norte de la torre
8	Unos 7 m al Norte de la torre junto al arroyo.
9	Unos 18 m al Este del 6
10	8 m al Norte del 9
11	10 m al Oeste del 10.

Figura 5. Mapa de localización de los individuos de *Nectandra ambigens* en un parche típico de agregación y descripción de la localización de los todos los individuos estudiados en Los Tuxtlas, Veracruz.

Para cada árbol registré el diámetro a la altura de los contrafuertes y la altura aproximada. Los árboles fueron marcados y mapeados, de manera que se les puede definir su ubicación y posición con respecto a otros individuos coespecíficos cercanos y se pueden relocalizar para estudios o verificaciones posteriores. Preparé ejemplares de herbario para cada árbol y los ejemplares se depositaron en el Herbario Nacional MEXU del Instituto de Biología de la UNAM.

A cada árbol se le cortaron varias ramas terminales de diferentes partes de la copa para recolectar una muestra grande de 400 a 500 frutos, asegurándose de que éstos estuvieran totalmente maduros. Todos los frutos fueron obtenidos directamente de las ramas y ninguno del suelo, para evitar posibles confusiones con los frutos caídos y dispersados anteriormente. Los árboles seleccionados se encontraban en el pico de fructificación, como podía ser apreciado por la gran cantidad de semillas maduras en el suelo y en las copas. Para el estudio consideré a todas las semillas provenientes de cada árbol como una familia genética, (*i.e.*, compartían por lo menos el 50% de su genotipo por la vía materna). De esta manera, manteniendo identificada la procedencia de los frutos recolectados, de cada familia obtuve una submuestra estrictamente al azar para los estudios de depredación y sus consecuencias sobre la germinación. La manera de obtener la muestra aleatoria fue asignando un número consecutivo a cada uno del total de los frutos (1 a n) recolectados de cada familia genética, y de éstos seleccioné 200 con una tabla de números al azar. Por otra parte, guardé un buen número de las semillas restantes de todas las familias para: i) hacer pruebas de evaluación de exposición y efectos de la irradiación; ii) un experimento de depredación postdispersión (ver enseguida), y iii) un análisis de la relación peso-tamaño (longitud), para verificar si las medidas de tamaño (que son más fáciles y rápidas de hacer, y no son destructivas) reflejaban adecuadamente la masa de las semillas. Para hacer los estudios subsecuentes en el laboratorio, trasladé a la Ciudad de México los frutos envueltos en papel periódico y bolsas de plástico separados por familias.

Técnica de Rayos X

En el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales de la Ciudad de México (INIFAP), desprendí de la pulpa a las semillas. A todas las semillas les medí el largo con un vernier y las numeré (con un marcador indeleble) guardando la identidad de su respectiva familia. Pesé individualmente 100 semillas seleccionadas al azar (con el método descrito anteriormente) de todas las familias en una balanza Ohaus (Modelo Brainweigh B 300 D).

Empleé la técnica de placas de rayos X para la detección de depredadores en cada una de las semillas. Utilicé un aparato de rayos X diseñado para semillas y madera (modelo 43804N X-Ray System, Faxitron Series Hewlett Packard), en el Laboratorio de Germoplasma Forestal del INIFAP. Las semillas fueron colocadas en la charola del aparato a una distancia de 30 cm de la fuente de rayos X.

Para cada semilla usé una placa radiográfica dental (4 x 3 cm) numerada Ektaspeed de Kodak. Después de tomar la impresión, revelé las placas en un cuarto oscuro. Previamente, realicé una serie de pruebas de irradiación en semillas específicas para este fin (de manera que las semillas de los experimentos subsecuentes no recibieron más de una exposición), en un gradiente de voltaje (ámbito= 15-40 kv) y de tiempo de exposición (ámbito= 10-40seg), y combinaciones diferentes de éstos. Para realizar estas pruebas, escogí semillas en las que se pudiera apreciar certeramente uno o varios depredadores en su interior y otras que no estuvieran depredadas. Esto era fácil de determinar para algunas semillas solo por observación, pero además lo comprobé posteriormente con una cuidadosa disección. Una vez reveladas, determiné cuál placa de prueba era más clara para distinguir las partes de la semilla y el depredador. El objetivo fue determinar qué exposición a la irradiación permitía tener una buena resolución en las placas radiográficas a la menor combinación de

tiempo y voltaje posible.

Para las semillas de *N. ambigens*, encontré que una irradiación de 25 kv durante 15 seg era la menor exposición que al mismo tiempo me permitió obtener una buena resolución en las placas.

Con el objeto de adquirir destreza en el escrutinio de las placas, realicé pruebas de análisis visual de las mismas, tomadas a semillas de una muestra al azar (prueba ciega). Posteriormente disectaba las semillas correspondientes para comprobar la veracidad de las observaciones registradas, que atribuían individualmente a las semillas la presencia o ausencia de depredadores y el tipo (*i.e.*, especies) de éstos.

Una vez terminadas las pruebas, separé al azar cada familia compuesta de 200 semillas en 2 grupos de 100. Para uno de los grupos (experimental) tomé las radiografías y el otro lo mantuve como testigo, es decir, sin irradiar las semillas. Comparé, para ambos grupos, el porcentaje y la velocidad de germinación, con el fin de evaluar si el tratamiento de irradiación seleccionado afectaba estos parámetros de las semillas. Una vez obtenidas las placas, las analicé y registré la depredación y las observaciones generales.

Germinación

En el Centro de Ecología de la UNAM, sembré las semillas en una cámara de germinación modelo Conviron de la siguiente manera: para cada familia coloqué en una charola de la cámara las 100 semillas irradiadas (tratamiento) y en otra charola las 100 semillas no irradiadas (testigo); haciendo un total de 22 charolas. El sustrato que utilicé fue agrolita, cubriendo aproximadamente 1 cm de grosor de las charolas, por lo que las semillas no quedaban completamente enterradas. Programé la cámara de germinación para simular las condiciones de temperatura, luz y humedad

naturales a las que germinan en el suelo de la selva, obtenidas de registros llevados a cabo en el campo. Estas fueron:

Hora	Temp. °C	Humedad	Lámparas (2)
06:00	17	50	apagadas
09:00	20	60	apagadas
11:00	25	60	encendidas
13:00	25	60	apagadas
18:00	20	60	apagadas
20:00	17	60	apagadas

Registré la germinación tres veces por semana durante 189 días, es decir, hasta cuando no quedaron semillas vivas o sin germinar.

Los insectos adultos obtenidos que emergieron de las semillas depredadas fueron recolectados para su posterior identificación.

Variación de la depredación predisposición y selección por invertebrados

Las posibles diferencias de depredación entre las familias permiten plantear preguntas acerca de la posible elección por los insectos, respecto a alguna(s) característica(s) de las familias. Una posibilidad de interés, por razones planteadas en la revisión de la literatura (ver Introducción, pág. 12), es el tamaño de la semillas. Existen dos niveles o aproximaciones para este problema: la variación del tamaño de las semillas dentro y entre familias. Primero, los insectos pueden estar escogiendo a los árboles por cierta "percepción" del tamaño general de sus semillas. Segundo, una vez en el árbol, los insectos podrían discernir entre diferencias más finas de tamaño para realizar la

oviposición. Investigué la posible selección en función del tamaño de las semillas entre y dentro de los árboles por parte de los invertebrados por medio de un un modelo lineal generalizado (MLG; SAS 1985).

Depredación postdispersión por invertebrados

Con el fin de evaluar la magnitud total de la depredación por invertebrados y así mismo contrastar los niveles de depredación pre y postdispersión, determiné los niveles de depredación postdispersión por invertebrados. Para ello, tomé de la muestra seleccionada para este fin, 160 semillas de todas las familias, que se mostraran sanas *i.e.*, sin indicio de depredación a simple vista. (En principio, éste pudiera no ser un criterio óptimo como se verá en los resultados.) Pinté una pequeña marca (con pintura acrílica amarilla) en las semillas y las coloqué en el suelo en un parche típico de agregación de adultos de *Nectandra ambigens* y donde había una elevada densidad de semillas de la especie. Las semillas fueron repartidas en grupos de 20, y colocadas en 8 exclusiones de vertebrados (hechas con malla de gallinero de 1 cm de abertura y de dimensiones de 30 cm de diámetro y 30 cm de alto) en lugares determinados por coordenadas generadas con números al azar. Un mes después recogí las semillas y las examiné por disección respecto a las evidencias de depredación que presentasen (presencia de larvas, túneles, etc.) y registré si habían germinado o no.

RESULTADOS

HISTORIA NATURAL DE LA INTERACCIÓN ENTRE *Nectandra ambigens* Y SUS DEPREDADORES

Al hablar de selvas altas, una imagen que se asocia inmediatamente con ellas, es la de los árboles que impresionan por su tamaño y que imprimen la fisonomía típica de estas comunidades. *N. ambigens* es un árbol dominante de la selva de Los Tuxtlas, de contrafuertes que llegan a medir dos y medio metros de alto y hasta dos metros de extensión en su base, con grandes troncos oscuros de 25 a 45 metros de altura y extensas copas de hasta 12 m de proyección radial. Sus hojas son simples y elípticas. En la época seca (marzo a mayo) se producen de manera relativamente sincrónica las hojas jóvenes que proporcionan a la copa una coloración rojo verdosa, y también en esa época la caída de hojas seniles es mayor, decreciendo esta actividad hacia el mes de diciembre.

La actividad reproductiva de *N. ambigens* es un evento que no pasa desapercibido, ya que el árbol es capaz de producir flores y frutos que son detectados por su color y mosividad. Existe, sin embargo, una gran variación en la intensidad de la reproducción cada año y es probable que el presupuesto energético que se requiere para esta actividad no pueda acumularse en un año, lo que propicia que se tengan ciclos de alta y baja producción (Carabias-Lillo y Guevara 1985, Martínez-Ramos 1985). En un año favorable, un árbol es capaz de producir más de dos millones de frutos (Córdova 1985). Sin embargo, aun cuando la producción de flores sea cuantiosa para un año, lo que podría indicar que sea productivo en frutos, la presencia de vientos cálidos provenientes del sur que son comunes en la época seca ("suradas") llegan a tener tal magnitud que provocan la caída de las flores de *N. ambigens*, cesando o disminuyendo enormemente la reproducción.

De abril a julio se producen las flores color rosa pálido en panículas axilares; miden 1.8 a 2.5 mm de largo y son hermafroditas (Pennington y Sarukhán 1968). La eficiencia en la producción de semillas, representada por el cociente de flores/frutos es 0.25 - 0.35 (Córdova 1985). Se han observado abejas (no identificadas) como visitantes recurrentes de las flores, y es posible que éstas sean los principales vectores de polen (Dirzo *et al.* 1995). La fructificación se produce entre agosto a noviembre y la maduración y caída de los frutos es sincrónica entre los individuos de la población.

Los frutos tienen forma elipsoide, miden de 2.5 a 3.5 cm de largo y 2.3 a 2.6 cm de ancho; son verdes cuando inmaduros y negro intenso al madurar, y están unidos a una llamativa cúpula roja (que también es verde cuando el fruto está inmaduro) y tienen una semilla en su interior. Los monos aulladores (*Alouatta palliata*) y los tucanes (*Ramphastus sulfuratus*) visitan al árbol para consumir la pulpa madura y manipulan el fruto *in situ* dejando caer la semilla, de manera que probablemente no contribuyen efectivamente en su dispersión a gran distancia (obs. pers.). Sin embargo hay observaciones que sugieren que ocasionalmente los tucanes tragan los frutos completos, y podrían defecar la semilla a cierta distancia (S. Sinaca, com. pers.). En general, parecería que esta es una especie con una dispersión muy reducida. Las semillas de *N. ambigens* tienen un endospermo suave y fragante, de color rosa, rico en carbohidratos y están cubiertas por una testa papirácea y fácilmente desprendible. El peso húmedo y seco promedio de las semillas es 3.8 y 2g ($n=110$), respectivamente (Puchet y Vázquez-Yanes 1987). Se ha encontrado que existe una variación considerable en los parámetros morfológicos: longitud, ancho, grosor, peso fresco y seco, y porcentaje de humedad dentro y entre individuos. La variación en estos parámetros no parece tener relación con la germinación en dos temperaturas diferentes (Puchet y Vázquez-Yanes 1987).

Los depredadores vertebrados post dispersión incluyen a los roedores *Peromyscus mexicanus* y *Heteromys desmarestianus* y la ardilla *Sciurus deppei* (Martínez-Gallardo 1988). Por otra parte,

no parece haber depredación postdispersión por invertebrados (ver enseguida).

La germinación de *N. ambigens* se produce rápidamente, en un lapso aproximado de cuatro semanas después de que las semillas se depositan en el suelo. Parece existir, sin embargo, un polimorfismo importante en la velocidad de germinación, con semillas que germinan en pocos días, hasta otras que requieren hasta siete meses para hacerlo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1990).

Los individuos adultos de *N. ambigens* se distribuyen en forma agregada, de manera que después de la fructificación, cerca de los árboles progenitores se forman densas tapetes de plántulas que permanecen como "banco", creciendo lentamente. Aun con esta gran densidad, la mortalidad densodependiente no tiene un efecto en bancos de plántulas de hasta un año de edad (Córdova 1985) e incluso se ha visto que la densodependencia actúa positivamente en la sobrevivencia de plántulas de hasta un año de edad (Martínez-Ramos 1991). Si se produce una apertura en el dosel, generando un claro, el crecimiento de las plántulas se dispara. Se ha observado que el crecimiento de las plántulas en lugares perturbados es mayor en comparación con los sitios maduros, aunque la tasa de mortalidad es mayor en los sitios perturbados debido principalmente a factores físicos como caída de ramas (Córdova 1979). La tasa de mortalidad anual de plántulas en un sitio maduro en 1988 fue 0.55 ($N=1025$; Martínez-Ramos 1991). Los individuos juveniles están muy poco representados en la selva (Dirzo *et al.* 1995).

Las hojas de *N. ambigens* son atacadas de manera importante por patógenos (García-Guzmán 1990). Existe una relación positiva entre la densidad de plántulas y la probabilidad de infección. Esta relación, sin embargo, no está asociada a un efecto negativo de la densidad sobre la tasa de mortalidad (Martínez-Ramos 1991).

Depredadores de las semillas de *Nectandra ambigens*

Se detectaron dos especies de Coleoptera como depredadores previo a la dispersión en *Nectandra ambigens*: el curculiónido *Heilipus albomaculatus* y el escolítido *Pagiocerus frontalis*. La infección ocurre poco antes de la maduración de los frutos, como ha sido apreciado por el corte de flores y frutos en varias etapas de desarrollo (obs. pers. y R. Dirzo y S. Sinaca com. pers.). En *N. ambigens* solamente encontré una larva de *H. albomaculatus* por semilla y ésta consume gran parte del endospermo para completar su desarrollo. Comúnmente la oviposición no se realiza cerca del embrión, posiblemente por ser la parte cubierta por la cúpula dura que sostiene a la semilla. Se puede observar un orificio en el exterior de la semilla como evidencia de la infección, pero muchas veces es imperceptible a simple vista. La larva penetra hasta el centro de la semilla y mientras se alimenta, las heces se acumulan en el interior. Este insecto pupa en el interior de la semilla (obs. pers.). Después de ocho semanas aproximadamente, emerge el adulto (véase Andrade 1989), que mide en promedio 12 - 14 mm de largo y su peso seco promedio es 0.022 g. El adulto es de color café oscuro, tiene dos franjas laterales blancas y un rostro alargado de 0.4 mm. (Para una descripción más detallada ver Nájera 1985.)

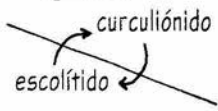
La magnitud del daño causado individualmente por *H. albomaculatus* a las semillas se detectó *a grosso modo* en las radiografías, y se distinguió una remoción importante de endospermo en muchas de las semillas infectadas por el curculiónido en comparación con la mayoría de las semillas atacadas por el escolítido.

El adulto de *P. frontalis* penetra por la pulpa hasta la semilla, y la perfora dejando un halo blanquecino alrededor del orificio. El adulto mide aproximadamente 5 mm de largo y cava galerías en el interior de la semilla degradando a polvo el endospermo consumido. Generalmente se observa un

orificio de entrada por semilla, siendo menos común la presencia de dos de éstos. En el interior puede encontrarse uno, o hasta decenas de estos invertebrados en distintos estadios de desarrollo. El daño potencial producido por este insecto cuando se trata de varios individuos en una semilla, puede ser tan grande (en un lapso de tiempo mayor) como el causado por un individuo del curculiónido. Observé a los escolítidos entrar y salir varias veces de la semilla para desalojar el "polvo" acumulado en el interior de la semilla, sobre todo cuando la galería es aún pequeña.

Por medio de una tabla de contingencia es posible analizar la frecuencia de presencia / ausencia de los dos invertebrados en una misma semilla (Tabla 1). Este análisis de asociación hizo patentes dos aspectos: 1) para los 11 familias en general, la infección por curculiónidos fue más común que por escolítidos (no ponderado por el número de escolítidos que puede existir en una semilla): de un total de 1079 semillas, *H. albomaculatus* y *P. frontalis* depredaron 202 y 119, respectivamente; 2) existe una asociación negativa (estadísticamente significativa; $\chi^2 = 18.5$; $P < 0.001$) entre las dos especies para depredar una misma semilla. Por lo tanto, es menos probable encontrar individuos de ambas especies en una misma semilla que individuos de una sola especie (Tabla 1).

Tabla 1. Análisis de asociación de la infección de semillas por el curculiónido *H. albomaculatus* y/o el escolítido *P. frontalis*. Las celdas indican el número de semillas observadas en cada una de las cuatro categorías de infección ($\chi^2 = 18.5$; g.l. = 1, $P < 0.001$; valores esperados en paréntesis).

	Presente	Ausente	Σ
Presente	5 (22)	195 (178)	200
Ausente	116 (99)	763 (780)	879
Σ	121	958	1079

APLICACION DE LA TÉCNICA DE RAYOS X

Con esta técnica fue posible detectar la presencia de depredadores de manera satisfactoria (Fig. 6). Con un poco de experiencia se pueden distinguir varias características internas de las semillas reveladas en las placas. La información obtenida fue el tipo de depredador, y aunque este no era el objetivo, para muchas semillas fue posible evaluar someramente la cantidad aproximada de endospermo consumido. Se pudieron distinguir diferentes estados de desarrollo del curculiónido, pero no así del escolítido por su pequeña talla. El tamaño del embrión, así como algunas lesiones a las semillas (por ejemplo ausencia del embrión en dos casos) y la división entre los cotiledones también se pudieron evidenciar en muchos casos con esta técnica.

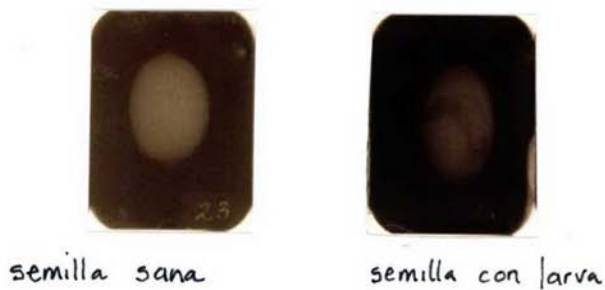


Figura 6. Placas radiográficas tomadas a las semillas de *Nectandra ambigens*.

Un aspecto esencial del empleo y utilidad de la técnica de rayos X, como método no destructivo, es que no afecte las características de germinación de las semillas. El porcentaje de germinación no presentó diferencias significativas entre los grupos irradiados y los no irradiados (Tabla 2 A; $\chi^2 = 0.05$, $P=0.99$). Asimismo, la velocidad de germinación (definida como el número promedio de días necesarios para que una semilla germine) fue estadísticamente indistinguible entre ambos grupos (Tabla 2 B; Z de Wilcoxon = 0.06, $P= 0.94$).

Tabla 2. Comparación de dos componentes la germinación entre semillas irradiadas y no irradiadas de *Nectandra ambigens*. A) Número observado de semillas germinadas (número esperado entre paréntesis). B) Número de días para la germinación

A)

	Semillas Irradiadas	Semillas No Irradiadas	Σ
Germinadas	893 (895)	876 (874)	1769
No Germinadas	185 (183)	176 (178)	361
Total	1078	1052	2130

B)

	Semillas Irradiadas	Semillas No irradiadas
Promedio	49.29	47.20
d.e.	28.64	25.60
n	896	876

Por otra parte, es igualmente importante que el desarrollo de los depredadores no se vea afectado por la irradiación, en función del objetivo de investigar el efecto real de los invertebrados sobre la semilla (ya que el énfasis de este estudio es fitocéntrico). En este caso, no se diseñó un método específico para determinar las posibles consecuencias de la irradiación sobre los depredadores. Sin embargo, no se han encontrado efectos significativos en el desarrollo de otros insectos depredadores de semillas (de la Garza y Nepamuceno 1986). Por otra parte, las bajas dosis de rayos X y la abundante emergencia de insectos a partir de las semillas irradiadas me permiten cierto grado de confianza sobre su inocuidad.

Importancia de las familias sobre el tamaño de las semillas

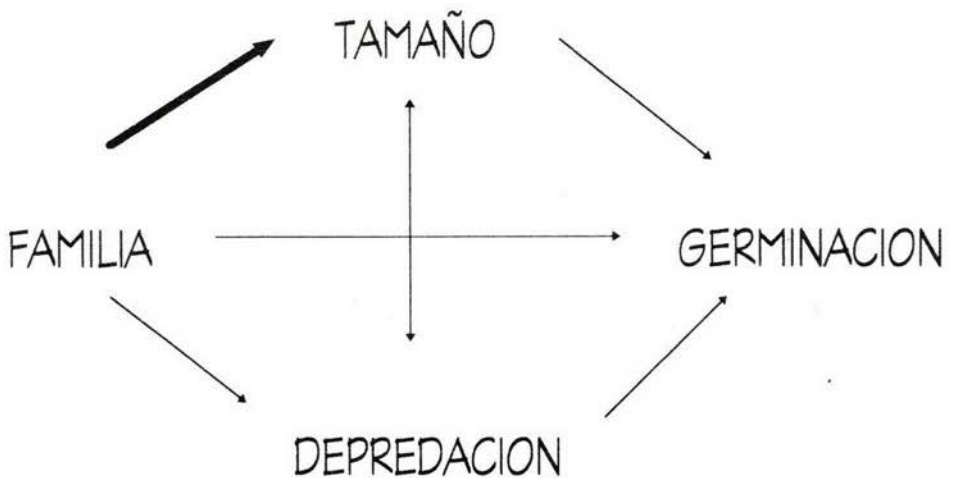


Diagrama de los componentes importantes en la depredación predispersión de *Nectandra ambigua* abordados en este estudio (cf. Fig.3). En esta sección de los resultados se analiza la importancia de las familias genéticas sobre el tamaño de las semillas (flecha en línea gruesa).

VARIACIÓN EN EL TAMAÑO DE LAS SEMILLAS ENTRE FAMILIAS

La longitud promedio (de todas las semillas) fue $2.2 \text{ cm} \pm \text{D.E. } 0.32$ ($n = 2100$; coeficiente de variación = 14.40). El ámbito de variación entre la semilla más pequeña y más grande fue de 1.88 (i. e., $1.09 - 2.97$). Además, considerando los datos promedio de las semillas de cada planta, se presenta una variación significativa entre individuos ($P < 0.01$, Tabla 3), lo cual indica que la variación entre árboles es de más peso que la variación dentro de los mismos. La Figura 7 muestra la variación correspondiente a las 11 familias. En este caso, se observan familias de valores extremos (4 y 3), y todo un gradiente suave de variación. El peso fresco de las semillas ($\bar{X} = 2.68 \pm \text{D.E.} = 0.68$, $n = 100$) se relaciona significativamente con el tamaño (longitud) de las semillas (Fig. 8) y una fracción significativa de la variación en el peso se explica por la longitud. (Análisis de regresión, $F = 190.5$, $P < 0.01$, $r^2 = 66.2$).

Tabla 3. Análisis de la varianza del tamaño de las semillas (longitud) entre las 11 familias de *Nectandra ambigens* en Los Tuxtlas y comparación a posteriori (LSD).

Fuente	g.l.	S. C.	C. M.	F	P
Entre Familias	10	144.94	14.49	394.29	< 0.01
Dentro Familias	2168	79.69	0.036		

Grupos homogéneos al 95% de confianza

Familia	n	Promedio	Grupos homogéneos
4	200	1.74	*
9	198	1.83	*
11	200	2.08	*
6	200	2.08	*
10	200	2.18	*
1	191	2.29	*
5	198	2.33	*
2	194	2.42	*
8	200	2.46	*
7	198	2.52	*
3	200	2.53	*

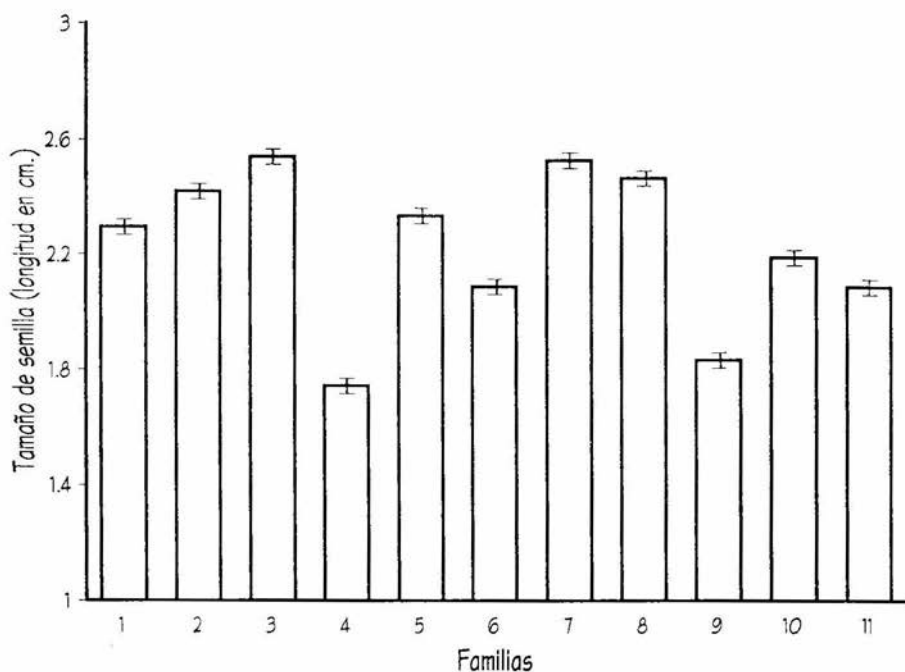


Figura 7. Tamaño promedio (\pm e.e.) de las semillas de cada familia de *Nectandra ambigens* de Los Tuxtlas, Veracruz.

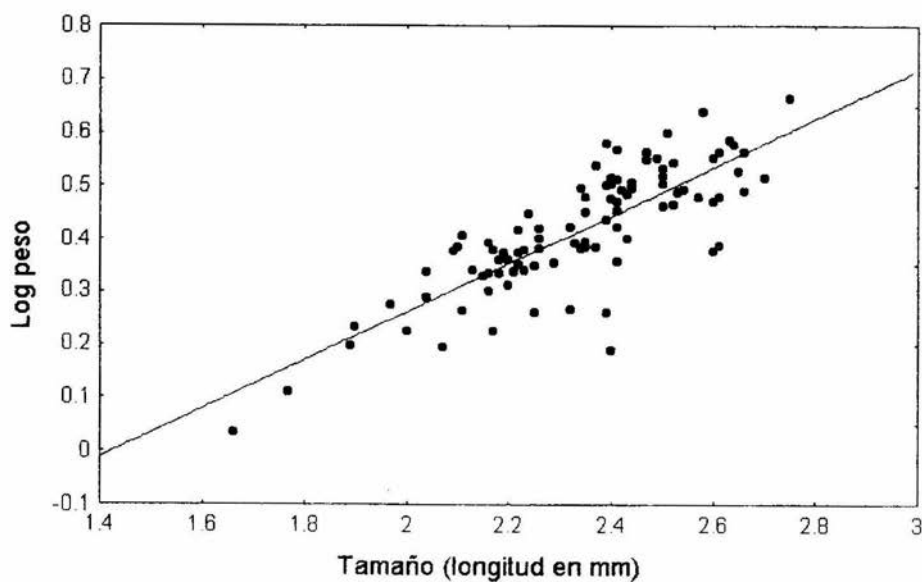


Figura 8. Relación entre el tamaño de las semillas con el logaritmo del peso.

Diferencias en la germinación entre familias y en relación al tamaño de las semillas

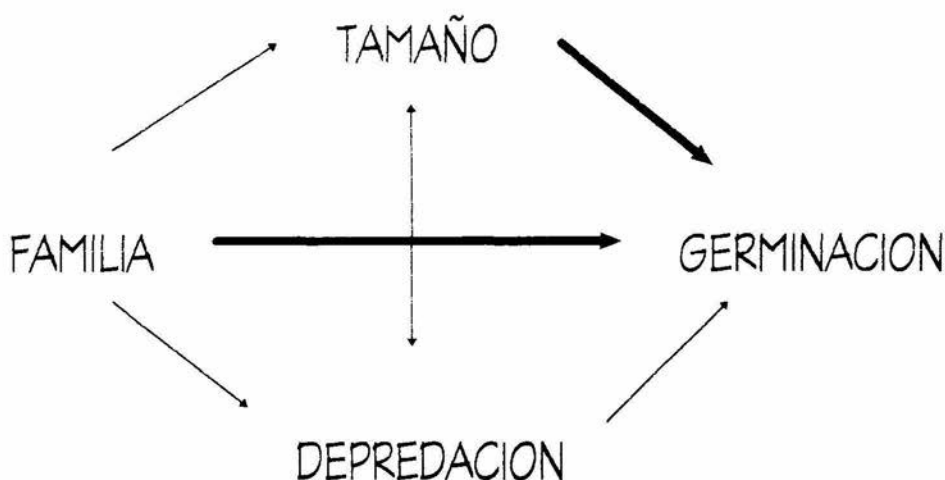


Diagrama de los componentes importantes en la depredación predisposición de *Nectandra ambigens* abordados en este estudio (cf. Fig. 3). En esta sección de los resultados se analiza la importancia de las familias genéticas y el tamaño de las semillas sobre la germinación (flechas en línea gruesa).

DIFERENCIAS EN LA GERMINACIÓN ENTRE FAMILIAS Y EN RELACIÓN AL TAMAÑO DE LAS SEMILLAS

El porcentaje de germinación fue muy alto para todas las familias en general y en nueve de las once familias la germinación fue $>85\%$ (ámbito 74 - 98 % ; $\bar{X} = 89.4$; Tabla 5) sin tomar en cuenta la mortalidad causada por patógenos ("damping off") que en la familia 2 fue considerable (38 de 100) y en cinco familias fue menor o igual a 5% (Tabla 5). Las semillas cuya causa de muerte fueron los patógenos no se consideraron para los análisis subsecuentes, pues no era parte de los objetivos de este trabajo.

El tamaño de una semilla puede determinar que ésta germine o no. Para evaluar el efecto del tamaño de la semilla en el porcentaje de germinación, consideré únicamente a las semillas no depredadas. El criterio para excluir a las semillas depredadas fue que si las semillas mueren antes por el ataque del depredador, entonces no logran expresar si el tamaño tenía relación con su capacidad de germinación. Por lo tanto, con un modelo lineal generalizado (SAS 1985), se analizó el efecto del tamaño *per se* en la germinación. El análisis no mostró diferencias significativas entre el tamaño de las semillas germinadas y no germinadas. Es decir, no se encontró una relación entre el tamaño de las semillas (o su peso, cf. relación longitud-peso, Fig. 8) y la probabilidad de germinación. De hecho, el tamaño promedio de las semillas germinadas fue estadísticamente indistinguible del de las no germinadas ($\bar{X} = 2.28$ \pm D.E. = 0.4 y $\bar{X} = 2.23 \pm$ D.E. = 0.26, respectivamente $F = 0.35$, $P = 0.56$).

Tabla 5. Porcentajes de germinación para cada familia (semillas irradiadas). En estos porcentajes ya se han excluido las semillas cuya causa de mortalidad fueron los patógenos. La fracción no germinada corresponde a mortalidad por depredación o a semillas muertas que no fueron depredadas.

Familia	% germinación	No. semillas no consideradas
1	85.3	16
2	75.8	38
3	86.5	11
4	73.8	12
5	95.8	3
6	93.7	4
7	96.8	4
8	97	0
9	87.5	4
10	97.9	4
11	94.2	5

Diferencias en los niveles de depredación entre familias

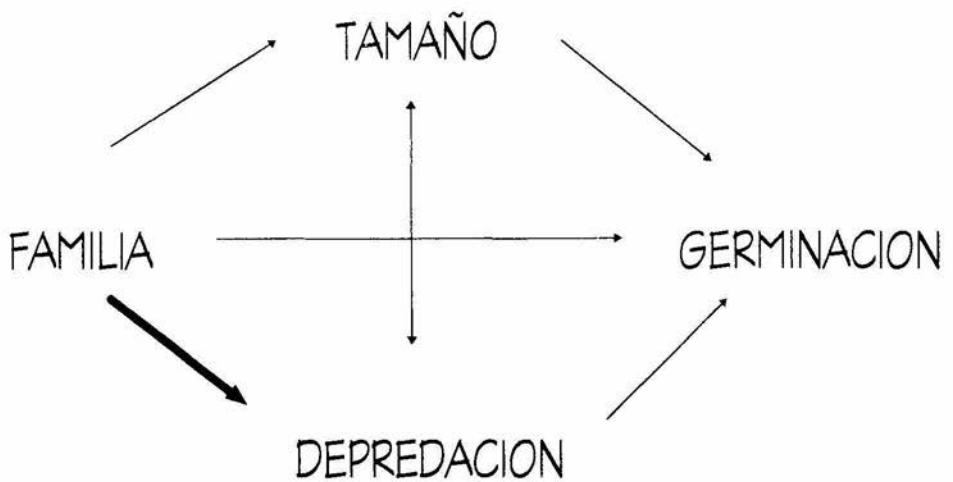


Diagrama de los componentes importantes en la depredación predispersión de *Nectandra ambigens* abordados en este estudio (cf. Fig.3). En esta sección de los resultados se analiza la magnitud de la depredación y su variación entre familias (flecha en línea gruesa).

DIFERENCIAS EN LOS NIVELES DE DEPREDACIÓN DE LAS SEMILLAS ENTRE FAMILIAS

El porcentaje de depredación predisposición global (*i.e.* el promedio de los porcentajes por familia) incluyendo a los dos invertebrados fue 28.26 (17.72% por *H. albomaculatus* y 10.59% por *P. frontalis*); con un ámbito de 13 a 54 % por familia. Los datos de depredación para cada familia se muestran en la Tabla 6. Con excepción de la familia 9, en todos los casos, menos de la mitad de la muestra de los semillas de cada árbol ($N=100$) fue infestada por depredadores predisposición.

Tabla 6. Magnitud de la depredación de las semillas de cada familia. Los valores en paréntesis son los esperados bajo la hipótesis de independencia entre las familias y los tipos de depredación.

FAMILIA	No. de semillas depredadas por		total depredadas
	Escolítido	Curculiónido	
1	11 (15)	29 (25)	40
2	3 (6)	12 (9)	15
3	13 (13)	22 (22)	35
4	18 (17.5)	29 (29)	47
5	2 (9)	22 (15)	24
6	6 (5)	8 (9)	14
7	3 (6)	12 (9)	15
8	21 (13)	15 (22.5)	36
9	28 (20)	26 (34)	54
10	5 (7)	13 (11)	18
11	6 (5)	7 (8)	13

Los niveles de depredación en las familias se evaluaron como el porcentaje de depredación de cada una (cf. Tabla 6). En función del método utilizado, no es posible asignar un valor para la varianza en la depredación dentro de cada una de las familias y por lo tanto, no es posible evaluar, mediante un ANDEVA, la heterogeneidad en la depredación en las familias. En lugar de ello, comparé la variación de la depredación (por ambos insectos) entre individuos por medio de una prueba de χ^2 , en la cual la tabla de contingencia correspondió a las familias (filas) y el tipo de semillas, depredadas / no depredadas (columnas). Este análisis resultó altamente significativo ($\chi^2 = 117$, $P < 0.001$), lo cual indica que existe una variación importante en la magnitud de la depredación entre las familias (cf. Tabla 6). Realicé una segunda comparación entre familias de los niveles de depredación por cada uno de los invertebrados mediante una prueba de χ^2 de 11 filas por tres columnas. Las filas, nuevamente, correspondieron a las familias y las columnas al número de semillas depredadas por el curculionido, el escolítido y no depredadas (Tabla 6). Este análisis reveló una heterogeneidad significativa ($\chi^2 = 27.13$, $P = 0.003$), lo que indica que la distribución de los tres tipos de daño varía entre las familias. En particular se observó que, de acuerdo a las frecuencias esperadas, en las familias 1, 2, 5, 7 y 10 el daño por el curculiónido estuvo sobrerrepresentado, mientras que en esas familias el daño por el escolítido estuvo sub representado. En cambio, en las familias 8, 9 y 11 el daño por el escolítido estuvo sobre representado y el daño por el curculiónido, sub representado. En las familias 3, 4 y 6 las frecuencias de depredación no fueron diferentes a las esperadas por azar, en una situación de independencia entre depredación y familias. Aparte de la heterogeneidad en la depredación, la depredación por *H. albomaculatus* fue más frecuente que por *P. frontalis* en nueve de las familias, con un ámbito de 1.1 (familia 11) hasta 11 (familia 5) veces más frecuente. Únicamente en dos de las familias (8 y 9) la depredación por *P. frontalis* fue ligeramente de mayor frecuencia que la depredación por *H. albomaculatus* (cf. Tabla 6).

Selección en función del tamaño de las semillas por parte de los invertebrados

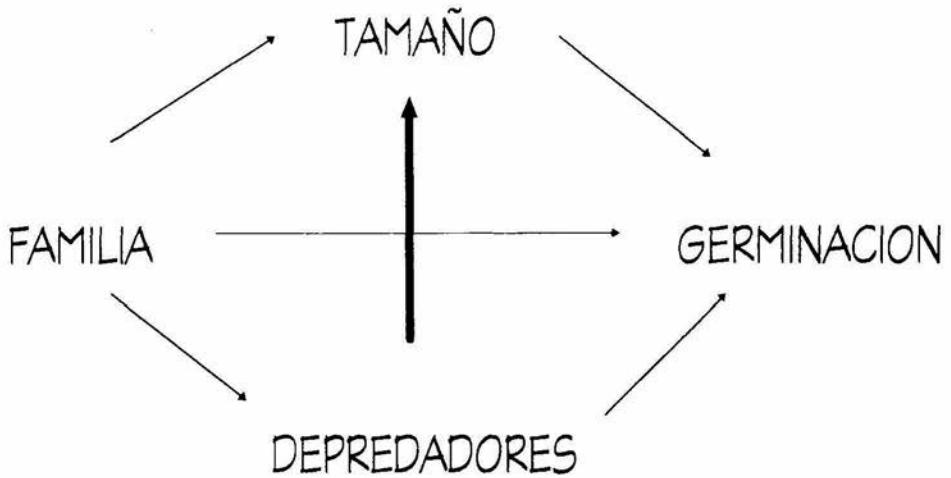


Diagrama de los componentes importantes en la depredación predispersión de *Nectandra ambigua* abordados en este estudio (cf. Fig. 3). En esta sección de los resultados se analiza la selección en función del tamaño de las semillas por parte de los invertebrados (flecha en línea gruesa).

SELECCIÓN EN FUNCIÓN DEL TAMAÑO DE LAS SEMILLAS POR PARTE DE LOS INVERTEBRADOS

Se consideraron de manera independiente los tamaños de semillas depredadas por escolítido y por curculiónido pues estos no necesariamente deben de mostrar el mismo comportamiento de selección. Se aplicó un modelo lineal generalizado (MLG; SAS 1985) que contemplara las variables de familia y tamaño con la suma de cuadrados tipo III (la cual representa la varianza neta con la que contribuye cada variable), con el fin de discernir el efecto confundido del tamaño y la familia con la depredación, ya que, como se mostró anteriormente, éstas se encuentran correlacionadas (ver Tabla 3). En primera instancia, el modelo global resultó altamente significativo ($F= 29.4$, $P < 0.0001$, $R^2 = 0.52$; Tabla 7). Sin embargo, aunque las familias mostraron diferencias significativas en sus tamaños ($F= 49.9$, $P < 0.0001$; Tabla 7), los tamaños no fueron significativamente diferentes cuando se trataba de las semillas no depredadas y las depredadas por escolítido o curculiónido ($F= 1.9$; $P= 0.15$). De hecho, el tamaño promedio de las semillas no depredadas ($\bar{X}= 2.24 \pm D.E. = 0.3$) fue estadísticamente indistinguible del de las depredadas por curculiónidos ($\bar{X}= 2.22 \pm D.E. = 0.35$) o escolítidos ($\bar{X}= 2.11 \pm D.E. = 0.33$).

Lo anterior sugiere que tal vez otra(s) característica(s) no asociadas al tamaño de la semilla pudieran estar determinando las diferencias en depredación pues, como está planteado en el MLG, se observa que: i) no existe una relación entre el tamaño y la depredación para toda la muestra de semillas ($F= 1.90$, $P= 0.15$; Tabla 7) y ii) tampoco la variación de tamaños dentro de cada familia presenta relación con la depredación (depredación anidada en familia $F= 0.87$, $P= 0.62$; Tabla 7). Estos resultados fueron consistentes en las dos especies de insecto, es decir, no se observó una relación significativa entre el tamaño de las semillas (dentro y entre familias) y la depredación por el

escolítido o el curculiónido.

Tabla 7. Modelo lineal generalizado para evaluar el efecto de la depredación y la familia sobre el tamaño de la semilla.

Fuente	GL	S. C	C. M	F	P
Modelo	32	76.15	2.37	29.42	<0.0001
Error	861	69.65	0.08		
Familia/Tam	10	40.36	4.036	49.90	< 0.0001
Depredación/Tam	2	0.30	0.153	1.90	0.15
Dep(familia)/Tam	20	1.40	0.070	0.87	0.62

Efecto de la identidad del depredador en la supervivencia de las semillas

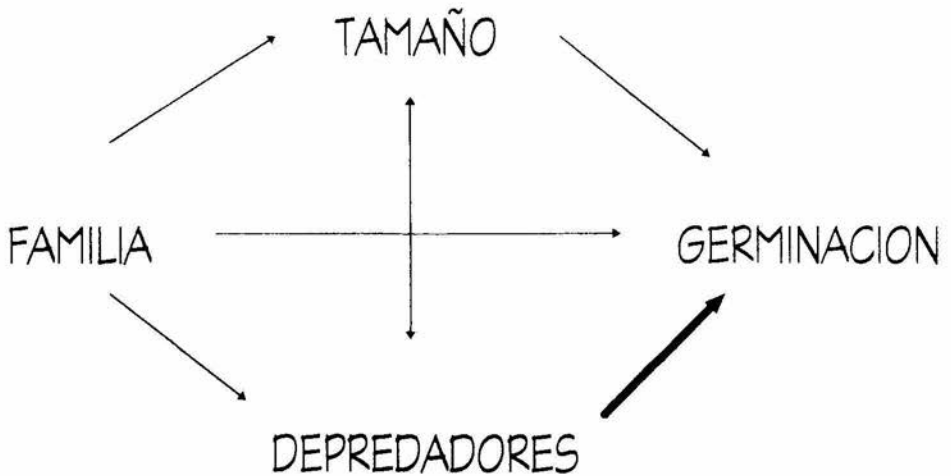


Diagrama de los componentes importantes en la depredación predisposición de *Nectandra ambigua* abordados en este estudio (cf. Fig. 3). En esta sección de los resultados se analiza la importancia de la identidad del depredador sobre la supervivencia de las semillas atacadas (flecha en línea gruesa).

EFFECTO DE LA IDENTIDAD DEL DEPRDADOR EN LA SUPERVIVENCIA DE LAS SEMILLAS

Todas las semillas depredadas que no germinaron tuvieron como causa de muerte directa la depredación. Por esta razón y para evitar confusión en la interpretación de este análisis y el siguiente, las categorías de semillas depredadas, germinadas y no germinadas se sustituyen en nombre por semillas vivas y muertas por depredación, respectivamente. Por lo tanto, es posible investigar la probabilidad individual de supervivencia de las semillas cuando enfrentan la depredación por el curculiónido o el escolítido. Para tal efecto, comparé las frecuencias de semillas vivas y muertas cuando son depredadas por uno y otro insecto. Las diferencias fueron estadísticamente significativas, con una relación negativa entre la depredación por el curculiónido y la germinación ($\chi^2 = 8.11$, $P < 0.004$; Tabla 8). Es decir, se encontraron más semillas muertas cuando eran depredadas por el curculiónido, comparadas con las frecuencias de semillas muertas cuando estaban depredadas por el escolítido, de lo esperado por azar. Por lo tanto, cuando una semilla es depredada, es menos probable que sobreviva si el depredador fue el curculiónido (probabilidad de germinación si es depredada por curculiónido = 0.73) en comparación si fue el escolítido el depredador (probabilidad de germinación si es depredada por el escolítido = 0.87).

Tabla 8. Análisis de asociación de la supervivencia con la depredación por el curculiónido *H. albomaculatus* y el escolítido *P. frontalis*. Las celdas indican el número de semillas observadas en cada una de las categorías de depredación y supervivencia (valores esperados en paréntesis).

	Depredada por:		Σ
	Curculiónido	Escolítido	
Vivas	144 (154)	94 (84)	238
Muertas	51 (41)	13 (23)	64
	195	107	302

EFFECTO DEL TAMAÑO EN LA SUPERVIVENCIA DE LAS SEMILLAS DEPREDADAS

La probabilidad de supervivencia de las semillas atacadas puede depender de que una semilla tenga un tamaño que le permita "tolerar" el daño por alguno de los insectos. Por lo tanto, para investigar si la depredación puede causar mortalidad diferencial en las semillas de distintos tamaños, evalué las diferencias en tamaño de las semillas vivas vs. muertas y que estuvieran depredadas por cada uno de los insectos. No se encontraron diferencias significativas en el tamaño de las semillas vivas y muertas depredadas por el escolítido ($F= 0.02$ $P= 0.9$), pero sí en las depredadas por el curculiónido ($F= 7.48$ $P= 0.006$). Es decir, un tamaño mayor fue determinante en la supervivencia de las semillas que estaban depredadas por el curculiónido, pero no para aquellas depredadas por el escolítido (Figura 9). De hecho, de las semillas depredadas por el curculiónido, únicamente las que tuvieron una talla arriba de la media para todas las familias (2.2 cm) fueron las que sobrevivieron.

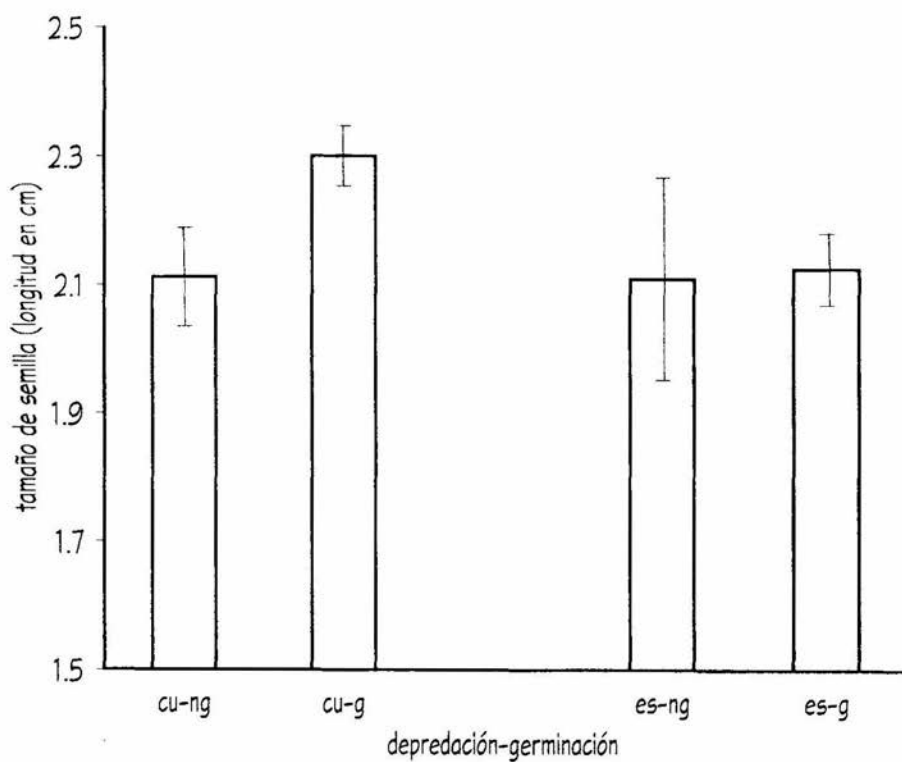


Figura 9. Tamaño promedio (\pm e. e.) de las semillas de *Nectandra ambigens* de Los Tuxtlas depredadas por el curculiónido *H. albomaculatus* que no germinaron (cu-ng) y que sí germinaron (cu-g), depredadas por el escolítido *P. frontalis* que no germinaron (es-ng) y que sí germinaron (es-g).

Efecto de la familia y la depredación de las semillas sobre la germinación

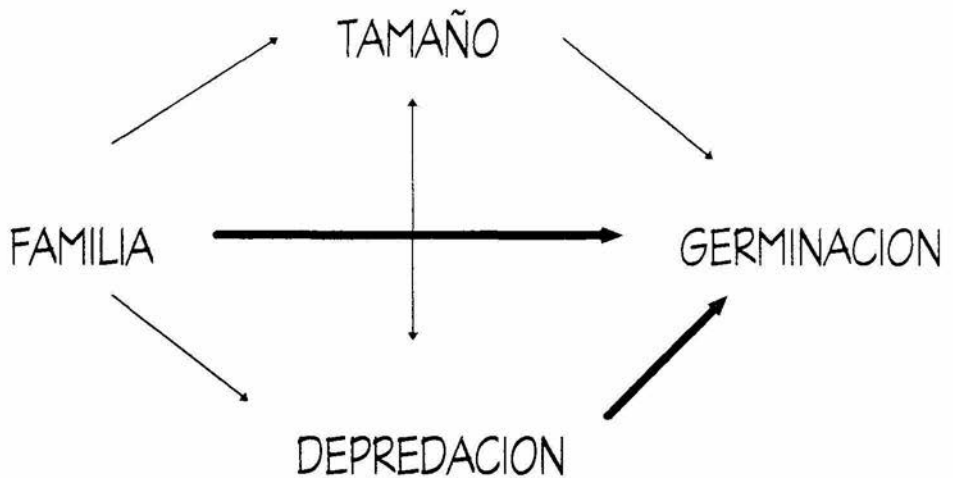


Diagrama de los componentes importantes en la depredación predisposición de *Nectandra ambigua* abordados en este estudio (cf Fig. 3). En esta sección de los resultados se analiza la importancia de las familias genéticas y la depredación sobre la germinación de las semillas.

EFFECTO DE LA FAMILIA Y LA DEPRADACION DE LA SEMILLA SOBRE LA GERMINACION

Para analizar la relación que guardan la familia y la depredación con la germinación, utilicé un análisis log lineal (GLIM 1985) aplicado a las frecuencias de germinación observadas entre las semillas depredadas y no depredadas de cada familia.

Los porcentajes de germinación fueron significativamente heterogéneos ($\chi^2 = 67$, $P < 0.001$), lo que significa que a pesar de que (como se observó anteriormente, aún con los altos valores de germinación en general) hay familias que germinan mejor que otras. La Tabla 10 A muestra las frecuencias de semillas germinadas y las esperadas por azar. En particular, se observa que en las familias 1, 4 y 9, las frecuencias de germinación fueron menores a lo esperado por azar y el efecto contrario se observó para el resto de las familias (5 - 8, 10 y 11), donde las frecuencias de germinación fueron mayores a las esperadas. La depredación también mostró efectos significativos ($\chi^2 = 37$, $P < 0.001$), siendo las semillas depredadas las que mostraron menor frecuencia de germinación (Tabla 10 B). Finalmente, la interacción familia - depredación también fue significativa ($\chi^2 = 46$, $P < 0.001$). Esto quiere decir que el efecto de la depredación sobre la germinación varía entre familias. Para explorar cómo afectaba la depredación diferencialmente a las familias, se realizaron pruebas independientes de G para cada una de las familias. Para estas pruebas (en las que se analizó la asociación entre germinación y depredación por familia) se aplicó la corrección de Bonferroni al nivel de P para las 11 pruebas repetidas ($P = 0.05 / \text{número de comparaciones}$, $P = 0.004$). Las asociaciones fueron significativas únicamente para tres de las familias. En las familias 1, 2 y 4, las frecuencias de semillas depredadas que lograron germinar fueron menores a las

frecuencias esperadas bajo la hipótesis de independencia de las variables; es decir, en estas tres familias la depredación estuvo asociada a una menor germinación (Fam. 1, $G = 13.21$, $P > 0.0001$; Fam. 2, $G = 11.78$, $P = 0.001$; Fam. 4, $G = 17.89$, $P > 0.0001$). En las restantes familias no se encontraron asociaciones significativas (*i.e.*, la depredación no afecta la germinación más allá de lo esperado por azar). En la figura 10 se observan las proporciones de germinación y depredación para cada una de las familias.

Tabla 10. Valores desglosados de las frecuencias observadas y esperadas de germinación en cada familia (A) y frecuencias de germinación en función de la depredación (B). (valores esperados en paréntesis.)

A) Asociación de la familia con las frecuencias de germinación.

Familia	Germinadas	No germinadas
1	70 (74)	12 (8)
2	47 (56)	15 (6)
3	77 (80)	12 (9)
4	65 (79)	23 (9)
5	93 (87)	4 (9)
6	90 (87)	6 (9)
7	92 (86)	3 (9)
8	97 (90)	3 (10)
9	84 (86)	12 (9)
10	94 (87)	2 (9)
11	82 (78)	5 (9)

B) Asociación de las frecuencia de depredación total con la germinación

	Germinadas	No germinadas	Σ
Depredadas	240 (275)	63 (28)	203
No depredadas	647 (612)	27 (62)	90
	887	90	293

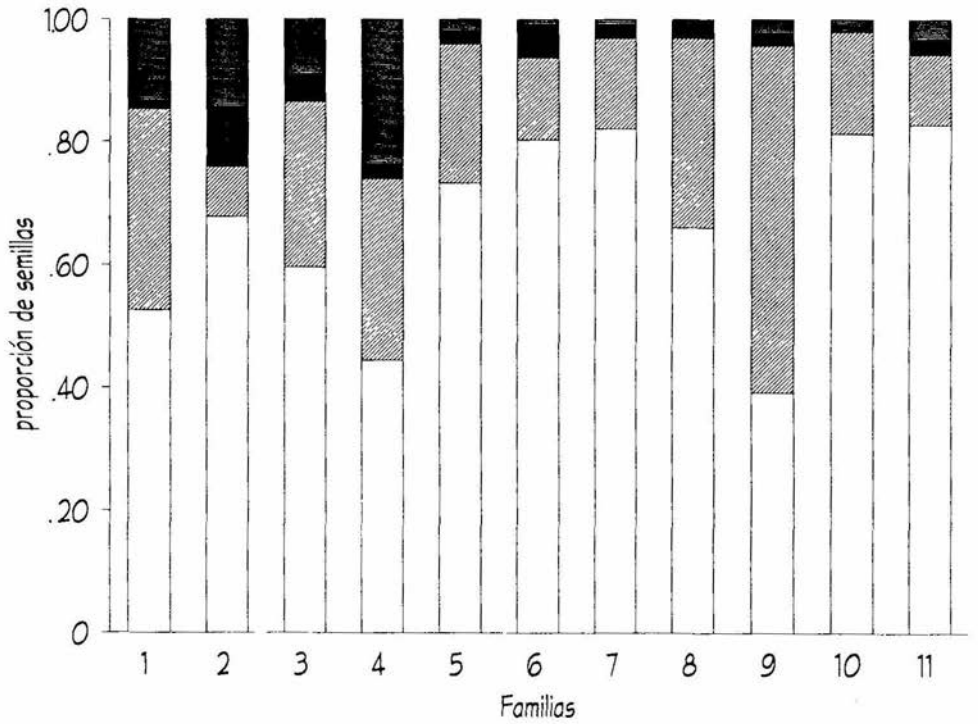


Figura 10. Proporciones de germinación y depredación para cada una de las familias.

- semillas germinadas no depredadas
- ▨ germinadas depredadas
- no germinadas no depredadas
- ▤ no germinadas depredadas

Efecto de la familia, el tamaño de las semillas y la depredación sobre la velocidad de germinación

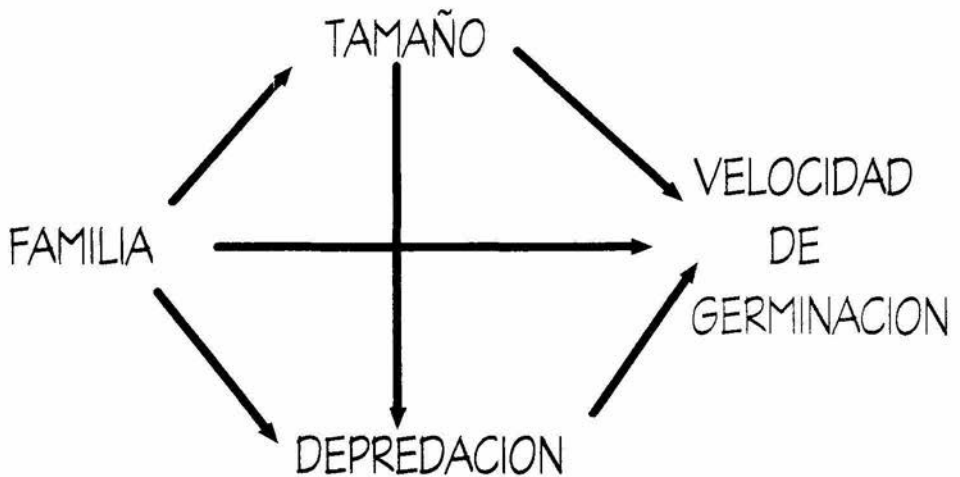


Diagrama de los componentes importantes en la depredación predisposición de *Nectandra ambigens* abordados en este estudio (cf. Fig. 3). En esta sección de los resultados se analiza como interactúan, y por sí mismos afectan, el tamaño de las semillas, la familia y la depredación sobre la velocidad de germinación (flechas en línea gruesa).

EFEECTO DE LA FAMILIA, EL TAMAÑO DE LAS SEMILLAS Y LA DEPREDACIÓN SOBRE LA VELOCIDAD DE GERMINACION

La velocidad de germinación de todas las semillas analizadas cubrió una amplia variación, que va desde 2 hasta 189 días requeridos para la germinación después de la siembra. De las 1772 semillas germinadas, el promedio de días necesarios para germinar fue 48.24 (\pm D.E. = 27.19, coeficiente de variación = 56.36). La moda en la germinación fue 21 días.

Para analizar el efecto de la familia, la depredación (por curculiónido, escolítido, y sin depredar) y el tamaño de la semilla sobre los días necesarios para la germinación utilicé un modelo lineal generalizado (Tabla 11). El modelo general fue significativo, ($P < 0.0001$) aunque la varianza explicada por él fue baja ($R^2 = 0.19$). Las variables que resultaron significativas fueron la depredación ($F = 22.1$, $P < 0.0001$) y la familia ($F = 22.14$, $P < 0.0001$), pero no fueron significativos el tamaño ($P > 0.09$) ni las interacciones. Es decir, entre familias se presentó una variación significativa en el promedio de los días que tardan en germinar (Fig. 11), siendo las semillas de la familia 7 las que, en promedio, germinaron primero ($\bar{X} = 35.2$ días) y las semillas de la familia 11 las que, en promedio, germinaron más tarde ($\bar{X} = 75.4$ días). Notablemente, la familia 11 fue la única que difirió significativamente de todas las demás. También hubo variación significativa en el promedio de días que tardaron en germinar entre las semillas depredadas y no depredadas. Sorprendentemente, las semillas germinaron, en promedio, en este orden: 1) las depredadas por curculiónido ($\bar{X} = 36.2 \pm$ D.E. = 20.8 días), 2) las depredadas por escolítido ($\bar{X} = 45.6 \pm$ D.E. = 24.3), 3) las semillas no depredadas ($\bar{X} = 51.8 \pm$ D.E. = 29). Las semillas depredadas por el curculiónido germinaron, en promedio, significativamente más rápido que las semillas no depredadas. Las diferencias entre la velocidad de germinación de las semillas depredadas por curculiónido y

depredadas por escolítido no fueron estadísticamente significativas. Tampoco fueron significativas las diferencias entre las semillas depredadas por escolítidos y las no depredadas (Fig. 12).

Tabla 11. Resultados del modelo lineal generalizado aplicado para evaluar el efecto de la familia, el tamaño de semilla y la depredación (depredado por curculiónido, escolítido y no depredado) sobre el número de días necesarios para la germinación.

Fuente	g.l	S.C.	C.M.	F	P
Modelo	13	143364.75	11028.05	16.37	< 0.0001
Familia	10	112565.10	11256.51	16.71	< 0.0001
Depredación	2	29830.79	14915.39	22.14	< 0.0001
Tamaño	1	1917.75	1917.75	2.85	0.0919
Error	880	592830.21	673.67		
Total	893	736194.97			

Grupos por Intervalos al 95 % confianza

Familia	n	Promedio	Grupos homogéneos
7	92	35.20	*
1	70	38.95	**
10	94	39.69	**
8	97	41.02	***
6	90	43.07	***
9	88	48.72	***
2	47	51.17	***
5	92	51.54	**
4	65	58.13	*
3	77	58.46	*
11	82	75.45	*

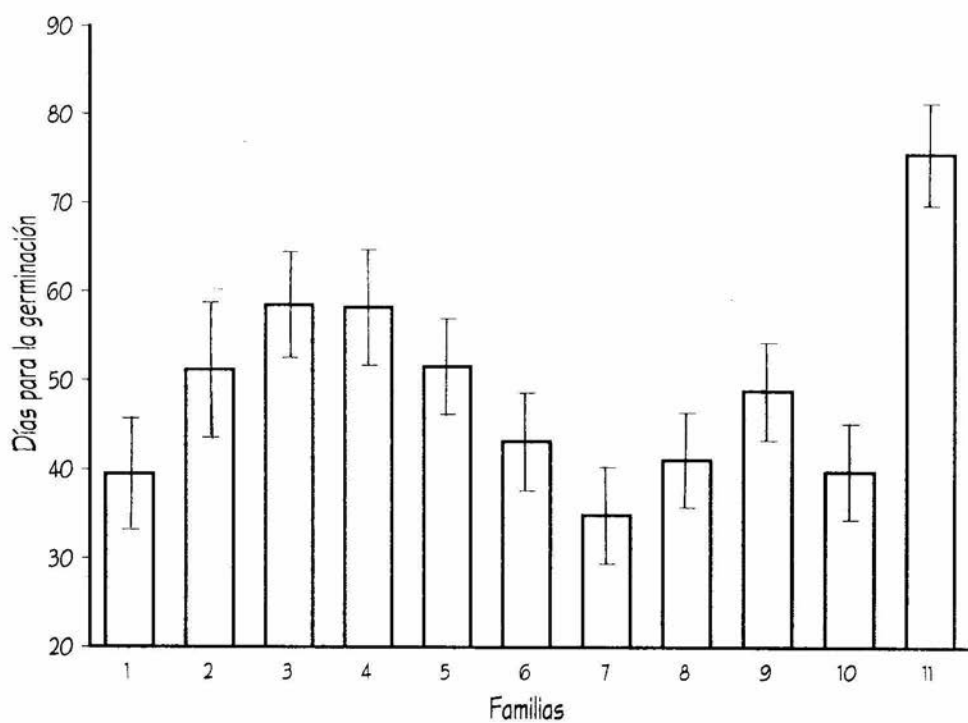


Figura 11. Promedio (\pm e.e.) de los días para la germinación en semillas de *Nectandra ambigens* para cada una de las familias estudiadas de Los Tuxtlas.

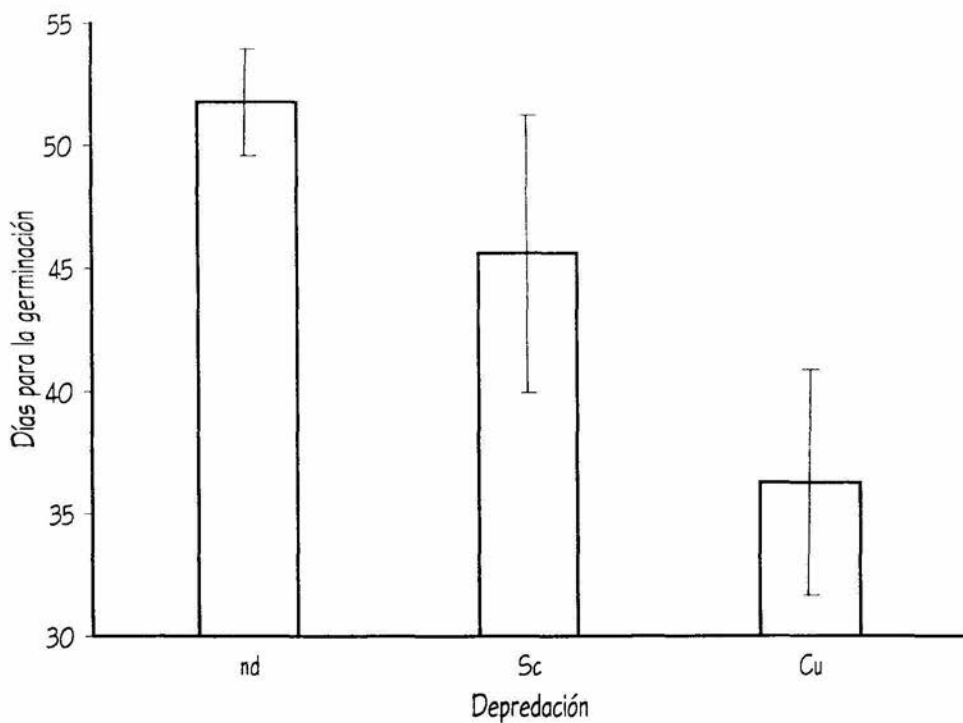


Figura 12. Días para la germinación en semillas de *Nectandra ambigens* de Los Tuxtlas depredadas por el curculiónido *H. albomaculatus* (Cu), depredadas por el escolítido *P. frontalis* (Sc) y sin depredador (nd).

DEPREDACION POSTDISPERSION

No se encontraron evidencias de depredación por invertebrados en ninguna de las semillas empleadas ($n = 160$) para el experimento de depredación postdispersión. El porcentaje de germinación de estas semillas un mes después de colocarlas en el piso de la selva fue 98%. Estos resultados sugieren que los invertebrados responsables del daño a las semillas de esta especie actúan todos a nivel predispersión.



Falta página

N° 65

DISCUSIÓN

Antes de discutir los aspectos biológicos de la depredación predispersión de semillas de *N. ambigens*, discuto el potencial de aplicación de la técnica de detección de depredadores empleada en este estudio.

TÉCNICA DE RAYOS X

La literatura sobre la biología de semillas es muy vasta. Sin embargo, cuando se trata de semillas de árboles tropicales, dicha literatura se reduce enormemente. En el campo de la ecología, la evaluación de la depredación predispersión en árboles tropicales tiene limitaciones que dificultan su estudio. Por una parte, está la inaccesibilidad para subir por los troncos húmedos de gran altura y obtener una muestra representativa de varias partes de la copa. Por otro lado, las técnicas tradicionales de detección de depredadores son destructivas y no permiten hacer un seguimiento de las consecuencias sobre la germinación y el desarrollo subsecuente, lo que supone subestimar el esfuerzo que implicó haberlas recolectado. Aunado a estas limitaciones, se han desarrollado pocos métodos para estudiar la interacción depredador-semilla sin tener que destruir a la semilla e incluso al depredador. Varias de las técnicas modernas empleadas en medicina tienen potencialidad de ser útiles para este fin. Ejemplo de estos son los rayos X, y variaciones de este método como la estereoradiografía (radiografía en tercera dimensión), la tomografía y la xeroradiografía (Kamra *et al.* 1973), el ultrasonido y la resonancia magnética nuclear (L. Lazos *com. pers.*, *obs. pers.*), aunque la mayoría de estos métodos resultan muy caros y los últimos, prácticamente inexplorados.

La técnica de rayos X es actualmente uno de los pocos métodos no destructivos que se han

utilizado para analizar las semillas internamente. Este método mostró ser satisfactorio para detectar a los depredadores dentro de las semillas de *N. ambigens*, además de tener relevancia desde varios puntos de vista. Primero, por medio de las placas observé que muchas semillas de *N. ambigens*, que superficialmente aparentaban estar sanas, tenían en realidad el depredador en el interior. Este sesgo en la determinación de la depredación es común en las semillas de varias especies, porque i) a veces no se nota el agujero de salida del insecto (Janzen 1969); ii) porque después de la oviposición las semillas aún se siguen desarrollando, cubriendo cualquier "cicatriz" de la oviposición o de la alimentación de la larva; iii) porque los insectos no se alimenten directamente en el lugar de la oviposición, y por lo tanto no se deja marca alguna. Por ejemplo, en las semillas de *N. ambigens* pude observar por medio de las placas que, al parecer, la larva de *Heilipus albomaculatus* penetra hacia aproximadamente el centro de la semilla, y ahí se alimenta y desarrolla definitivamente; iv) por otra parte, también observé que algunas lesiones físicas en el exterior de la semilla podían ser confundidas con la presencia de depredadores, cuando en realidad las placas demostraban que no existía un depredador. Un aspecto interesante a investigar sería el determinar si algunas de esas marcas podrían corresponder a oviposiciones en las que el huevo o la larva murieron tempranamente, y que además hayan dejado esa marca. Sin embargo, para muchos insectos es difícil encontrar indicios del huevo por cualquier método.

Así, la apariencia externa como guía para determinar depredación puede tener un grado de error significativo. Además, los registros de depredación de este tipo llevan implícito el factor de error dependiendo de la persona que realiza las observaciones. En algunos estudios se emplea alguna característica que revele la presencia de depredadores (aborción, agujero, etc.) y, aunque es cierto que dichas "señas" puedan ser válidas, generalmente no se mencionan pruebas de calibración (e.g. abrir un número de semillas) que demuestren que estas características que se usan para registrar la

depredación tienen una confiabilidad aceptable.

De lo anterior se desprenden dos aplicaciones directas de las placas de rayos X: la evaluación veraz de la depredación sin tener que destruir las semillas y la investigación de patrones conductuales de alimentación como el de *H. albomaculatus* que se acaba de mencionar.

Entre las desventajas que podemos mencionar de la técnica están el que sea relativamente costosa (si es necesario adquirir el aparato de rayos X) y que involucra algunas medidas de seguridad y equipo que deben usarse para trabajar con irradiaciones (como el delantal de plomo). Una sola persona no puede dedicarse por largo tiempo a tomar radiografías por razones de seguridad (a menos que se contare con un cuarto sellado con plomo).

Por otra parte, las pruebas preliminares para determinar la exposición a la irradiación óptima (*i.e.* buena resolución y al mismo tiempo que no tenga efectos significativos sobre el desarrollo de las semillas y larvas) deben ser realizadas *de novo* para cada especie (o, tal vez, población) con la que se deseé aplicar la técnica. Esta fase puede ser laboriosa y no es descartable de antemano que en alguna ocasión no se obtengan resultados satisfactorios.

Con la experiencia de la irradiación de semillas de *N. ambigens* y de *Quercus sp.* (como pruebas preliminares para familiarizarme con la técnica) recomendaría tomar en cuenta algunos puntos para emplear la técnica de rayos X:

1. La penetración de los rayos X depende de la hidratación del objeto (Vozzo 1981). Se necesita una exposición mayor cuando las semillas contienen mucha agua. En las semillas de *N. ambigens* que están altamente hidratadas, la exposición fue mayor (en tiempo y voltaje) de la que necesitaban las semillas de *Quercus sp.* para obtener placas de buena resolución. Por lo tanto, cuando se necesita una alta exposición, es necesario evaluar la pertinencia de usar la técnica de manera que no comprometa la seguridad de la persona, o su eficacia al no alterar la respuesta natural de la

interacción, si ésta se encuentra entre los objetivos. Merece la pena recordar que la larva del insecto y tal vez la semilla que está cercana a germinar, se encuentran en una fase de división celular. Esta fase es más susceptible al efecto de los rayos X (generación de mutaciones por ejemplo). Por lo tanto, no podemos afirmar que alguna alteración a este nivel no se lleve a cabo cuando se irradian las semillas pero, si lo hubo, en el caso de *N. ambigens* el efecto no se vió reflejado en las variables de interés (el porcentaje y velocidad de germinación). Aun más, de la Garza y Nepamuceno (1986) mencionan algunos trabajos en los que se establece que la velocidad y porcentaje de germinación no son alterados con bajas dosis de rayos X (incluso a nivel genético y fisiológico). Nuevamente, la exposición a los rayos X fue muy baja para *N. ambigens* (aunque mayor que para *Quercus* sp.).

Considerando el hecho de que las semillas de *N. ambigens* fueran en particular lo que podemos considerar menos "aptas" (alto contenido de humedad y rápida germinación) para esta técnica, y por los buenos resultados obtenidos, es posible tener confiabilidad del margen de su utilidad con otras especies. Sin embargo, hay otras características que pueden determinar la penetración de los rayos X, como la dureza y esclerosamiento del exocarpo, o las diferencias de densidad entre las características que se pretenden distinguir. En resumen, la utilidad de la técnica debe evaluarse para cada especie en particular.

2. La detección de los depredadores dentro de las semillas por medio de las placas también depende de los tamaños de la semilla y del depredador. Cuanto más pequeño sea el depredador menor será la probabilidad de detectarlo directamente, a menos que el producto de su actividad como el agujero que forma o sus heces ocupen un mayor volumen y estos se distinguan. Probablemente si el depredador todavía está en etapa de huevo no podrá ser detectado. En contraste, si se trata de semillas y depredadores relativamente grandes, éstos pueden apreciarse mejor y es incluso posible

distinguir distintos estados de desarrollo de la semilla y del depredador. Esto puede tener relevancia en los estudios entomológicos, como en el caso de *H. albomaculatus* en el que se pudieron apreciar distintas fases de su desarrollo.

En conclusión, se puede decir que la técnica de rayos X es una herramienta útil, y que en la investigación ecológica su empleo ha sido prácticamente nulo, pero que debido a sus bondades puede ser aplicada con rapidez para un gran número de semillas. En *N. ambigens* en particular, resultó ser adecuada como método diagnóstico y no destructivo.

LA INTERACCIÓN DEPREDADOR-SEMILLA EN *N. ambigens*

A continuación se discuten por partes los resultados de los componentes de la interacción depredador-semilla planteados en los objetivos. Después, se aborda de manera integrada una visión de lo que ocurre en la interacción de *N. ambigens* con sus depredadores predispersión.

El tamaño de la semilla

Familia

El tamaño de la semilla estuvo altamente relacionado con la familia y (como se planteó en los métodos), la familia fue la aproximación al genotipo. Wheelwright (1993) encontró en *Ocotea ternera*, una especie tropical de la familia Lauraceae con características similares a *N. ambigens*, que una gran proporción de la variación del tamaño del fruto es genética ($h^2 = 0.61 \rightarrow 1$). *O. ternera* es representativa de otras especies de Lauraceae que tienen frutos de forma y tamaño similar, son dispersadas por aves, son un componente importante de los bosques neotropicales (Wheelwright *op.*

cit.) y sus semillas son depredadas igualmente por un escarabajo no identificado (N. Wheelwright, com. pers.). *N. ambigens* y *O. ternera* difieren en la altura del árbol (es menor en *O. ternera*) y en la edad a la primera reproducción (aprox. a los cinco años en *O. ternera* y del orden de varias décadas para *N. ambigens*).

Sin embargo, para aseverar la existencia de un componente genético para el tamaño de la semilla de *N. ambigens*, sería necesario obtener las semillas de árboles provenientes de semillas de tamaño conocido y así calcular la heredabilidad del carácter. Esto es muy difícil para árboles como *N. ambigens* pues la reproducción se observa en árboles de muchos años de edad.

Una idea preliminar de la heredabilidad en *N. ambigens* podría conocerse a partir de la consistencia en la variación del tamaño de las semillas dentro de las familias en diferentes años. En el presente estudio, la presencia de suradas que mermaron la fructificación en los años subsecuentes no permitieron obtener estos datos para las mismas familias. Por otra parte, Harper (1977) y Fenner (1985) afirman que, fenotípicamente, el tamaño de las semillas es una de las características menos flexibles.

Depredación

Un segundo aspecto con el que se relacionó el tamaño de la semilla fue con la probabilidad de ser depredada. Esta relación ha sido abordada en diferentes estudios porque se ha encontrado que existe una correspondencia del tamaño de la semilla con la adecuación en algunas especies de insectos (e.g. Center y Johnson 1974). En *N. ambigens* no se encontró una relación significativa entre la depredación y el tamaño de la semilla, y las implicaciones pueden ser abordadas desde el punto de vista de la planta y del insecto.

Desde un punto de vista fitocéntrico, los depredadores pueden constituir una presión

importante en el moldeo del tamaño de las semillas, toda vez que este factor se refleje en la preferencia para la oviposición y/o el desarrollo de los insectos dentro de dichas semillas. En un contexto evolutivo, el tamaño de las semillas pudo haber sido moldeado en algunas plantas hacia tamaños mas pequeños como una estrategia de evasión a la depredación (Janzen 1969). En el sentido contrario, Hare (1980) y Hare y Futuyma (1978) documentaron que el mayor tamaño de las semillas de *Xanthium strumarium* fue un factor significativo en la resistencia al ataque de sus dos depredadores, un lepidóptero y un díptero. En *N. ambigens* se encontró que la depredación no estaba significativamente sesgada hacia un tamaño particular. A primera vista ésto nos sugeriría que actualmente la depredación no esté ejerciendo una presión sobre el tamaño de la semilla. Sin embargo, cuando comparamos el tamaño de las semillas depredadas por el curculiónido, aquellas de tamaño significativamente mayor fueron las que sobrevivieron mejor. En cambio, las diferencias en el tamaño y sobrevivencia no fueron significativas en el caso de las semillas depredadas (o no) por el escolítido. Por lo tanto, se podría especular que el curculiónido está ejerciendo una presión selectiva sobre las semillas más pequeñas. Las observaciones de las placas radiográficas ofrecen una explicación clara: el curculiónido puede causar un daño mayor, en menos tiempo, en comparación con el escolítido, y por ende hay mayor probabilidad de que el embrión sea dañado cuando el curculiónido se alimenta, potencializando el efecto cuando la semilla es pequeña. Otro línea de evidencia que apoya el resultado anterior es el análisis que demostró que, en general, independientemente del tamaño, una semilla al enfrentar la depredación tiene menor probabilidad de supervivencia cuando la ataca el curculiónido en comparación a cuando es atacada por escolítido.

La importancia del tamaño de las semillas reside entonces, en la menor probabilidad que le confiere a una semilla grande que el depredador se alimente del embrión (ya que generalmente la oviposición se realiza lejos del embrión), en comparación a las semillas pequeñas.

Por otra parte, el resultado anterior no debe de ser tomado como indicativo de la presencia de una respuesta de *N. ambigens* hacia tener semillas más grandes. No hay que dejar de lado que el tamaño de semilla también puede estar siendo seleccionado por varios factores que incluso ejerzan presiones encontradas. Por ejemplo, en *Ocotea ternera*, Wheelwright (1993) encontró que los dispersores vertebrados expresan preferencias marcadas por ciertos tamaños de frutos.

Atendiendo a las consecuencias sobre los insectos, las posibles explicaciones que se pueden ofrecer para la ausencia de una relación entre el tamaño y la depredación son que el tamaño de la semilla definitivamente no sea un componente importante en la adecuación de ninguno de los dos insectos depredadores, o que en conjunto con otros factores su importancia relativa no tenga un impacto sobre los depredadores. Es decir, que para los insectos no exista una presión de selección por ovipositar en semillas de cierto tamaño, como es frecuente encontrar con semillas grandes (en relación a su depredador), o que solo sea importante en covariación con otros atributos, por ejemplo, la oviposición en una semilla por más de un insecto. Como se vió en los resultados, parece existir una asociación negativa entre las dos especies de insectos por ocupar una misma semilla. De esta forma, puede existir una semilla de tamaño potencialmente "óptimo" para la oviposición o el desarrollo, pero no ser seleccionada por estar ocupada por otro insecto. Algunos autores discuten que esta asociación negativa en la ocupación de una misma semilla por dos insectos haya sido originada como respuesta a la presión de la cantidad de reservas, que son suficientes sólo para uno de ellos (Jones 1991). En este sentido, el tamaño puede ser considerado relevante al punto de haber generado la conducta de oviposición únicamente en semillas no parasitadas previamente.

Por otra parte es importante recalcar que la preferencia en la oviposición no necesariamente guarda relación con el desempeño de los huevos o larvas dentro de la semilla. Las larvas en diferentes plantas pueden sobrevivir con diferentes probabilidades y crecer a distintas tasas para

producir adultos con fecundidades y fertilidades diferentes (Singer 1986).

Por último, la oviposición en un tipo de hospedero, con base a alguna característica, es influida de manera importante por el tipo de hospedero del cual emergió ese insecto. Es decir, que un tipo de hospedero sea aceptado o rechazado como sitio de oviposición parece ser una decisión altamente repetible y, en principio, predecible a partir del hospedero del que emergió (Courtney y Kibota 1990). En algunas especies, sin embargo, la "aceptabilidad" es una decisión más bien probabilística; es decir, que la oviposición no se realiza sobre plantas con características que guiaron a la generación anterior a ese tipo de hospedero. A este comportamiento se le ha denominado oviposición arbitraria (Courtney y Kibota 1990). Con referencia al tamaño de la semilla, se puede encontrar que aunque exista evidencia de ser una característica muy importante para la adecuación del insecto, la oviposición no obedezca a esta variable. La hipótesis que se maneja como explicación de este fenómeno, es que sea una estrategia del depredador para evitar los parasitoides (porque, por ejemplo, los parasitoides usen también el tamaño de la semilla para encontrar a sus huéspedes).

En conclusión, podemos decir que el tamaño de las semillas parece ser determinante en su supervivencia cuando ha sido depredada por el curculiónido y por lo tanto, éste parece estar ejerciendo una presión sobre las más pequeñas, aparentemente por aumentar la probabilidad de lesionar al embrión. Respecto a los insectos, no se encontró una relación de la depredación con el tamaño de la semilla a dos niveles de variación, entre familias y dentro de cada familia; pero no se puede afirmar que el tamaño de semilla no sea una presión de selección para los insectos, sino que esto solo nos permite sugerir que tal vez no sea tan fuerte como para observar una relación significativa en el presente. Además, las medidas reales que nos permitiría evaluarlo, serían la emergencia, tasa de desarrollo, sobrevivencia, tamaño de la progenie y fecundidad.

Existe un segundo planteamiento para la relación entre tamaño de la semilla y depredación

que no ha sido abordado en la literatura: que el depredador no esté seleccionando tamaños de semilla sino que pueda "generarlos". Es decir, que el árbol deje de proveer reservas a las semillas que han sido parasitadas, afectando su tamaño potencial. Esto supone que el árbol puede "discernir" cuando una semilla está parasitada, y así parece ser el caso de los árboles que abortan semillas cuando están parasitadas, con la consecuencia extrema de perder esa semilla (De Steven 1981). Una posibilidad intermedia sería que la semilla fuera "tirada" al ser depredada, sin haber completado su tamaño pero potencialmente en capacidad de germinar. En este caso, el tamaño de las semillas estaría, más que siendo seleccionado por el insecto, determinado por él. Aunque esta es una idea interesante a investigar, *N. ambigens* no es un sistema apropiado para averiguarlo, pues la oviposición se realiza cuando el fruto está prácticamente formado y la semilla ha alcanzado su tamaño final o casi final (ver sección de Historia Natural pág. 30).

Germinación

El tamaño de las semillas en este estudio no estuvo relacionado significativamente con la capacidad de germinar de las mismas. Este resultado es consistente con dos aproximaciones diferentes a la importancia del tamaño de la semilla en *N. ambigens*: 1) Puchet y Vázquez-Yanes (1987) no encontraron relaciones significativas en los parámetros longitud, ancho, peso fresco y seco con la germinación a dos temperaturas diferentes; 2) Dirzo y Domínguez (1986) no encontraron diferencias significativas en la capacidad germinativa cuando se removía de 1 a 10% del peso fresco de las semillas de esta especie (ver Introducción, pág. 15)

En la literatura se observa que todavía es muy común asociar, independientemente de la especie, tamaños de semilla más grandes con una mayor adecuación de la planta, por influencia de la experiencia agronómica y sin considerar que un tamaño menor puede tener probabilidades globales

mayores de sobrevivencia y desempeño dependiendo del contexto ecológico (p. ej. Carpinera 1979, Hendrix y Nielsen 1991). En la germinación de *N. ambigens* el tamaño no fue relevante, aunque esto no implica que las plántulas generadas de semillas de distinto tamaño no tengan diferencias en adecuación. Sin embargo, para poder afirmarlo, deben hacerse estudios en el campo para analizar la relevancia del tamaño de las semillas respecto al ambiente en que son depositadas, sobre todo en esta especie que tiene una historia de vida nómada (*sensu* Martínez-Ramos 1985). Por ejemplo, en sitios abiertos (claros), donde el crecimiento de plántulas de *N. ambigens* es mayor que en sitios cerrados (Córdova 1979), el tamaño de la semilla podría ser de poca relevancia porque la planta no depende de las reservas de la semilla.

El tamaño no tuvo injerencia en la velocidad de germinación. Por lo tanto, de manera similar a como se acaba de explicar, no en todas las especies las semillas de mayor tamaño siempre llevan a un mejor desempeño, si el germinar antes lo implicase. Las posibles ventajas de germinar primero se discuten en seguida para el caso de *N. ambigens*.

Depredación

En relación a los depredadores de semillas, los resultados encontrados en el presente estudio complementan algunas observaciones previas y preliminares hechas en *N. ambigens*.

Andrade (1989) menciona, como observación general en Los Tuxtlas, que los curculiónidos depredadores predispersión invaden el fruto cuando éste se encuentra prácticamente formado. En los miembros de la familia Curculionidae la cópula se realiza generalmente sobre la planta huésped (Nava 1985). El género *Heilipus* se caracteriza por tener especies descortezadoras, aunque también incluye especies depredadoras de semillas. Por ejemplo, varias especies del género *Heilipus* depredan

semillas de aguacate. *H. albomaculatus* oviposita en la semilla en una etapa previa a la maduración del fruto. La hembra adulta atraviesa la pulpa con el rostro para luego colocar el ovipositor, pudiendo depositar el huevo en el interior de la semilla o sobre ésta (R. Muñiz com. pers.).

En contraste, los escarabajos de la familia Scolytidae son poco conocidos, especialmente por su tamaño pequeño. Además, pasan gran parte de su ciclo de vida dentro de las partes de sus hospederos como ramas, troncos, peciolos de hojas o semillas, y construyen galerías tan características en sus hospederos que por ellas se puede predecir la presencia de una tribu o género particular. Su hábito barrenador es favorecido por la forma cilíndrica y alargada del cuerpo, así como por unas mandíbulas sumamente fuertes (Wood *et al.*, 1991). El adulto de *Pagiocerus frontalis*, presumiblemente la hembra, perfora la semilla donde el macho se reunirá para la reproducción. Las galerías ofrecen protección y además los adultos comúnmente permanecen en ellas previniendo la entrada de parásitos de las larvas. El género *Pagiocerus* vive exclusivamente en semillas o frutos y *P. frontalis* se ha considerado como plaga menor de granos de maíz almacenado. Otros hospederos incluyen a *Ocotea* sp. y *Persea* spp.

La depredación por ambos insectos, en promedio para todas las familias, fue de 28%. En comparación con otros estudios de depredación predispersión en sistemas tropicales, éste es un valor más bien bajo, aunque la variación no parece diametralmente diferente a la que existe para las demás especies en etapa predispersión (Tabla 13, y Crawley 1992). Sin embargo, como menciona Louda (1989), es difícil interpretar estos valores aislados, cuando no se analizan conjuntamente en relación a parámetros definidos, como los factores temporales, bióticos, físicos, etc.

Tabla 13. Porcentajes de depredación predispersión en diferentes especies. Los datos, extraídos de la tabla original de Crawley (1992), corresponden únicamente a los estudios con semillas tropicales.

Planta	Tipo de insecto	% de depredación
<i>Acacia</i> sp.	Curculiónido	6-60
<i>Acacia</i> sp	Brúquidos	42-58
<i>Cassia marilandica</i>	Brúquido	15-55
<i>Ficus</i> spp.	Calcidos (avispas)	41-77
Leguminosas	Brúquidos	11-100
<i>Mabea occidentalis</i>	Olethreutido (paloma nocturna)	< 80
<i>Scheelea</i> sp. (palma)	Brúquidos	40-61
<i>Nectandra ambigens</i>	Curculiónido y escolítido	31 y 9.5
<i>Nectandra ambigens</i>	Curculiónido y escolítido	18 y 11

Sería interesante verificar si la depredación constituye una presión constante en diferentes años. Los niveles de depredación para *N. ambigens* en un año dado fueron de 31.2 ± 16.8 para el curculiónido y 9.5 ± 6.5 para el escolítido (Córdova 1985) y en el presente estudio fueron, respectivamente, 18% y 11%. En esta especie, la producción de frutos puede ser tan cambiante entre temporadas (ver Historia Natural, pág. 27), que la magnitud de depredación podría volverse muy variable por la impredecibilidad del recurso para los insectos. La caída de flores y frutos provocado por las "suradas" podría inclusive promover un efecto de saciación de los depredadores, en el cual, los eventos masivos de fructificación, seguidos por escasa o nula fructificación ("masting") hacen que la población de insectos se reduzca en número hasta un punto donde es difícil su recuperación (Janzen 1971). Este efecto no debería ser tan radical si los depredadores contaran con otros hospederos durante los años "malos" de fructificación. Por ejemplo, *P. frontalis* oviposita en *N. globosa* (Andrade 1985), pero esta especie exhibe consistentemente las mismas variaciones de

fructificación que *N. ambigens*, y con cosechas de semillas menores; por lo tanto, no representa una especie "salvavidas" para los años de poca fructificación de *N. ambigens*. Fuera de esto, se desconoce si los depredadores de *N. ambigens* tienen otros hospederos en Los Tuxtlas, pero esto parece poco probable de acuerdo con el extenso estudio de Andrade (1985) y los datos de Nájera (1989).

Variación entre Familias

Las diferencias en depredación fueron estadísticamente significativas entre familias, lo que en primera instancia podría interpretarse como diferencias en la susceptibilidad a ser depredado. Nuevamente, para hacer aseveraciones con base genética deberíamos poder contar con una mejor aproximación que solamente la variación entre árboles. Sin embargo, esta variación presenta por sí sola aspectos importantes. Por ejemplo, la familia 4, que tuvo el segundo porcentaje de depredación más elevado, se encontraba a la orilla de un camino (cf. Fig. 1). Esto corresponde con otros estudios en los que se ha documentado que los árboles en orillas del camino o aislados pueden ser más susceptibles a la depredación (Jones 1991), resultados que han generado interés en los estudios de manejo y conservación (Janzen y Vázquez-Yanes 1991).

Parecería que las diferencias en depredación no se podrían explicar, en principio, por aspectos relacionados a la capacidad de movimiento del curculiónido, pues se sabe que en el género *Heilipus* la capacidad de vuelo puede ser de varios kilómetros (Nájera 1985). Sin embargo, cuando la fase de dispersión de una especie de insecto es breve y asociada a altas probabilidades de mortalidad, el riesgo de dispersión puede sobrepasar los beneficios porque existan bajas probabilidades de llegar a un nuevo hospedero, o porque los insectos eclosionan en las plantas a las cuales se encuentran mejor adaptados (Hanks y Denno 1993). En resumen, con base en los

resultados de este estudio, no es posible descartar qué tanto las diferencias entre familias se pueden atribuir a diferencias intrínsecas a los árboles (*e.g.*, genotipo) o al ambiente, o a ambos. Sin embargo, la detección de variabilidad es de interés, pues constituiría la materia prima sobre la que podría operar la selección natural.

Germinación

El porcentaje de germinación promedio para *N. ambigens* fue muy alto, 89%. A pesar de que los experimentos se llevaron a cabo en cámaras de germinación, los resultados pueden ser considerados como representativos de las condiciones naturales por el alto porcentaje de germinación registrado en el experimento de depredación postdispersión. Empíricamente, la alta capacidad de germinación de *N. ambigens* se deduce por los densos tapetes de plántulas en el piso de la selva, que contrasta con los porcentajes mucho menores que se han observado para otras especies arbóreas (de semillas grandes) de Los Tuxtlas (véase por ejemplo, Careaga 1989).

Variación entre Familias

A pesar de tener todas las familias un alto porcentaje de germinación, hubo diferencias significativas entre éstas, lo cual quiere decir que pueden existir familias que, por lo menos a nivel de germinación, pueden dejar mejor representada su progenie.

Depredación y Familia

Los resultados encontrados cuando se relacionó la depredación total con la germinación, y que mostraron un efecto altamente significativo de la depredación sobre las semillas, demostraron

que ese efecto sólo era significativo individualmente en tres de las familias. Esto quiere decir que a nivel global, hay una mayor mortalidad de semillas que en ausencia de la depredación, pero que el efecto se puede deber a que está concentrado en sólo algunas pocas familias.

En las familias 1, 2 y 4, en las que la depredación se relacionó con una baja germinación, tienen la particularidad de provenir de árboles que se encontraban aislados y a la orilla del camino. La familia 4, además, tiene tamaños de semilla menores a los de la media de la población. Por lo tanto, nuevamente podríamos sugerir que aparentemente los efectos del aislamiento provocan en *N. ambigens* una condición de estrés para tolerar los efectos de la depredación. Un punto interesante de contraste se apreció con la familia 9. Esta familia tuvo un tamaño promedio similar y un nivel de depredación mayor a la familia 4. Sin embargo, la familia 9, a diferencia de la 4, se encontraba en un sitio maduro de la selva y no se detectó un efecto de la depredación sobre la germinación. Aunque la naturaleza de las variables (binomiales, categóricas y continuas) no permitió realizar el análisis global con las interacciones, este resultado sugiere que puede existir una relación triple entre la familia, el tamaño de las semillas y la depredación sobre la germinación, en la cual, los efectos deletéreos de la depredación sobre semillas más pequeñas, se reflejan de manera diferente en al menos dos familias. En dos familias con semillas (promedio) pequeñas, la depredación afectó negativamente a la germinación en sólo una de ellas.

Tal vez la parte más interesante de este análisis es la que muestra que para la mayoría de las familias la depredación no afecta a la germinación. A pesar de que Janzen (1991) hizo notar que depredación no siempre implica mortalidad, no es común encontrar este resultado (cf. Crawley 1992, Louda 1989). La explicación que se puede ofrecer a este resultado es que en pocas ocasiones el depredador se alimenta del embrión y por lo tanto, la semilla todavía está en posibilidades de germinar. El embrión en *N. ambigens* es muy pequeño (ca. de 1 a 2 mm de largo) y la relación

endospermo/embrión es muy alta. Además, generalmente la oviposición se realiza lejos del embrión. Por lo tanto, es poco probable que cualquiera de los depredadores, en especial el escolítido, llegue hasta el embrión y/o produzca un daño letal en la semilla.

En el análisis del tiempo en que ocurre la germinación se observaron dos aspectos relevantes. Primero, existe variabilidad significativa en la velocidad de la germinación respecto a la familia perteneciente. Por otra parte, la depredación también fue determinante en el registro de una germinación más rápida, y las semillas depredadas por curculiónidos fueron las que en promedio germinaron más rápido, seguidas de las depredadas por escolítidos y finalmente las no depredadas. Las diferencias significativas se observaron entre las semillas depredadas por curculiónidos y las no depredadas. Para este tipo de semillas, no puede atribuirse a la escarificación que las semillas depredadas germinen más rápido, pues en esta especie las semillas son recalcitrantes (cf. Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1990) y no tienen un exocarpo duro sino papiráceo, que se desprende fácilmente. Las posibles explicaciones (no necesariamente excluyentes entre sí) para el fenómeno observado podrían ser:

- 1) Al perforar el insecto la semilla, la humedad puede penetrar más fácilmente a su interior y podría acelerar el proceso de imbibición. Puchet y Vázquez-Yanes (1987) encontraron que la velocidad de germinación en *N. ambigens* está relacionada con la cantidad de agua de las semillas. Si estos dos resultados guardan alguna relación, se puede sugerir que la cantidad de agua sea un factor próximo a desencadenar la germinación en *N. ambigens*. Esta posibilidad se puede descartar experimentalmente con facilidad.
- 2) Las cubiertas duras no son los únicos agentes que impiden el paso del agua hacia el interior de la semilla. Los taninos y otras sustancias también pueden restringir la difusión del agua en las semillas (Eagley 1989). Por lo tanto, la acción del depredador en este caso podría ser la de erosionar esta

"barrera" de taninos que parece estar homogéneamente distribuida en el endospermo de la semilla, para que el agua llegue más pronto al embrión.

3) Algunos inhibidores de la germinación son solubles en agua (Derek y Black 1986). Por lo tanto, la entrada del agua facilitada por la acción del depredador, puede estar realizando una acción de "lavado" de alguna de estas sustancias.

4) Que la depredación hubiera generado una respuesta fisiológica hacia la germinación más rápida antes de que el daño por el depredador sea mortal (C. Vázquez-Yanes com. pers.). Por ejemplo, en Malasia, las semillas de *Dyera costulata* sufren una depredación profusa por las hormigas, pero en cuanto la semilla empieza a germinar, son inmediatamente rechazadas por estos depredadores (Duncan 1977).

Sea cual fuera la explicación para este fenómeno, si la germinación más rápida ofrece una ventaja contra las semillas germinadas más tarde, entonces se podría argumentar que los depredadores están jugando un papel importante en el desempeño de las plántulas. Anteriormente se han discutido algunas ventajas en las semillas de germinar primero por estar expuestas menos tiempo a los depredadores post dispersión, o porque las plántulas crezcan más rápido y no sean sombreadas (Carpinera 1979). Aunque *N. ambigens* parece ser candidata a la presión por factores como depredación post dispersión o sombreado, antes de afirmar la ventaja de germinar primero, esto debería ser evaluado en el campo, pues depende de la matriz microambiental en que se encuentre la semilla/plántula, el que alguna característica de la semilla se vuelva irrelevante o no. La disminución de reservas puede propiciar que lo que inicialmente fue una ventaja en términos de germinar más rápido, no lo sea por no aportar a la plántula dichas reservas mientras ésta no dependa de la fotosíntesis.

UNA VISIÓN GLOBAL:

FAMILIA, TAMAÑO, DEPRDACIÓN Y GERMINACIÓN EN *Nectandra ambigens*

Con el examen de los componentes en la interacción de las semillas de *N. ambigens* y sus depredadores se puede construir una visión integrada como la siguiente.

Las semillas de los árboles de *N. ambigens* en Los Tuxtlas son atacadas en diferente magnitud por dos depredadores invertebrados cuando aún no son dispersadas. Los árboles varían considerablemente en el tamaño de sus semillas, pero ninguno de los dos insectos parece ser fuertemente "atraído" por estas diferencias al escoger un árbol para la oviposición. Así mismo, parece que tampoco seleccionan en función de la variación de tamaños de semillas dentro de cada árbol. En contraste, un factor que sí puede influir para encontrar un depredador en una semilla, es que no se encuentre habitada por el otro insecto. Estos depredadores atacan a otros árboles de la familia Lauraceae en Centro América y México, cercanamente emparentados a *N. ambigens*.

Al parecer, el depredador que produce casi el 18% de la depredación total, el curculiónido *Heilipus albomaculatus*, constituye una presión sobre la sobrevivencia de las semillas pequeñas, que no es ejercida por el segundo depredador (menos común y más pequeño), el escolítido *Pagiocerus frontalis*. Sin embargo, la depredación por estos dos insectos afectó negativamente a las frecuencias de sobrevivencia en sólo tres de las familias, que germinaron menos que las demás. Por lo tanto, si bien el tamaño de la semilla es importante para contrarrestar el efecto de la depredación, la frecuencia de semillas muertas por depredación es baja en la mayoría de las familias, debido a que existe una baja probabilidad de dañar el embrión. De hecho, con una cantidad mínima de endospermo las semillas mantienen su capacidad de germinación, que por lo demás es muy alta. Además, la germinación es independiente del tamaño de las semillas. Para *N. ambigens*, dos trabajos

independientes ya habían reportado la ausencia de una relación del peso de la semilla (Puchet y Vázquez-Yanes 1987) y la remoción artificial de endospermo (Domínguez y Dirzo 1986), con la germinación.

Después de sobrevivir en un gran porcentaje a la depredación, las semillas germinan a diferentes ritmos dependiendo de la familia que provienen. De manera similar, las semillas depredadas por el curculiónido, germinan más rápido que las semillas no depredadas. También se conoce que el tener una cantidad de humedad mayor puede ser la responsable de germinar más pronto (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1990). Bajo esta premisa es que se hipotetiza que la depredación por el curculiónido, cuando no mata a la semilla, acelera su germinación; permitiendo indirectamente que por la entrada del agua, algunos mecanismos involucrados en la corta latencia de estas semillas pudieran romperse antes de su tiempo normal. Por ejemplo, si el agua penetra al embrión por el agujero que forma el depredador, más rápido se podría desencadenar la etapa de imbibición (Côme y Thevenot 1982), o bien podría "lavar" algunos inhibidores de la germinación (Derek y Black 1986). Otras posibilidades podrían ser que el curculiónido estuviera erosionando alguna "barrera" física al paso del agua en la semilla, como los taninos (Eagley 1989), facilitando la entrada de agua al embrión; o que las semillas hubieran desarrollado una respuesta fisiológica hacia la germinación rápida cuando han sido depredadas, como una respuesta similar a la que exhiben las semillas de *Dyera costulata* frente a sus depredadores (Duncan 1977).

Con base a las diferencias encontradas en lo referente a tamaño de la semilla, resistencia a la depredación y porcentaje y tiempo al que se lleva a cabo la germinación, se puede especular que probablemente estas características que varían significativamente entre familias puedan tener, al menos en parte, una base genética. Por ejemplo en *Ocotea ternera*, una Lauraceae tropical, se ha encontrado que una gran proporción de la variación en el tamaño de la semilla es genética

(Wheelwright 1993). En *N. ambigens*, sin embargo, no es sencillo obtener medidas de heredabilidad porque la reproducción se lleva a cabo después de varias décadas. Por otra parte, la repetición de algunas medidas a través de varios años podría darnos una idea preliminar del componente hereditario pero esto también representa dificultades por la inconsistencia en la reproducción entre años.

Es de relevancia que al no existir depredación postdispersión por invertebrados, las diferencias de depredación encontradas inicialmente entre familias no se disipan con regímenes de depredación una vez en el suelo. En cambio, en Centro América sí se ha encontrado a un escolitido no identificado en *Ocotea* sp. en etapa postdispersión (L. Cervantes com. pers.).

Las relaciones que se encontraron hasta esta etapa de vida son interesantes en el sentido de que son diferentes a otros estudios de depredación hasta el momento. En una gran cantidad de especies se ha reportado que la etapa de mayor mortalidad se verifica principalmente en las semillas (Janzen 1971, Crawley 1992). En *N. ambigens*, esta etapa no pareció ser tan susceptible como se ha encontrado en el estado de plántula (Córdova 1985). Por lo tanto, los niveles de depredación y mortalidad de semillas pueden parecer irrelevantes (porque son bajos) si de cualquier modo una gran cantidad de plántulas no llegarán al estado adulto. Sin embargo, si el depredador puede diferenciar entre genotipos, actuará como una presión selectiva, aún cuando no afecte el tamaño de la población (véase Harper 1976). En otro plano, la baja mortalidad de semillas tiene relevancia en el sentido de que la variación de las plántulas, expresada como la capacidad potencial de lidiar con los factores de mortalidad, tendrá la oportunidad de representarse antes de que hubiera sido erosionada en la etapa de semilla. Es decir, si la mortalidad de semillas es baja, la probabilidad de que una mayor proporción de la variabilidad en las plántulas se exprese será mayor. Esta variación puede ser importante en la etapa crucial de plántula a la hora de determinar la sobrevivencia hasta la etapa juvenil.

Dado que en especies como *N. ambigens*, de vida larga, los estudios de tipo cohorte requieren de largo tiempo para llevarse a cabo, muchas veces es necesario recabar la información detallada de cada etapa y de los factores que las afectan, para intentar entender su relevancia dentro de todo el ciclo de vida. Como se vió, las respuestas hacia factores como depredación, tamaño de semilla y familia son singulares respecto a otras especies. Sería interesante evaluar cómo afectarían estos parámetros en estados de vida posteriores, pero bajo un contexto de campo, donde es sugestiva la existencia de una fuerte heterogeneidad de factores abióticos (a escala de unos cuantos metros) en el escenario ambiental de un sotobosque (Martínez-Ramos 1985). Factores como la cantidad de luz y agua pueden determinar la relevancia de los parámetros que registremos en especial para una planta de estrategia de vida nómada (que depende de unos factores para la germinación y de otros para la regeneración). Por ejemplo, en las plántulas, Martínez-Ramos (*op. cit.*) encontró dos tipos de comportamiento diferentes a las demás especies de la comunidad en Los Tuxtlas: 1) Sorprendentemente, la sobrevivencia de las plántulas de *N. ambigens* fue menor cuando se le libraba de la presión de los herbívoros en comparación con las plántulas fuera de exclusiones de herbívoros, a las densidades naturales a las que se establece esta especie. 2) Así mismo, en plántulas de un año de edad, la densodependencia actuó de manera positiva en la sobrevivencia. Tal parece que el "aclareo" de plántulas debajo de los progenitores ocurre en etapas posteriores, donde probablemente la variación en las plántulas (presumiblemente bien representada al no haber mucha mortalidad de semillas) cobrará su mayor importancia para determinar la sobrevivencia hasta juvenil.

Resultados como éstos en etapas de semilla y plántula que tienen una alta sobrevivencia, nos permiten entender el éxito de este árbol como especie dominante en la selva de Los Tuxtlas y sin embargo, algunas relaciones encontradas en este trabajo que merecen un estudio detallado, nos sugieren que esta especie puede ser especialmente vulnerable a la destrucción de la selva, donde los

individuos aislados o en orillas del camino resultaron mayormente afectados respecto a los niveles de depredación y al mismo tiempo de menor resistencia a sus efectos deletéreos.

BIBLIOGRAFIA

- Andersen, A.N. 1989. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long lived perennials? *Oecologia* 81: 310-315.
- Andrade, J.L. 1989. Cultivo de insectos depredadores de propágulos de árboles tropicales en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Auspurger, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on the effect of pollinator and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62: 775-778.
- Bonner, F.T. 1984. New forest from better seeds: the role of seed physiology. En: *Seedling physiology and reforestation success*. Duryea, M.L. y G.N. Brown (eds.) pp. 37-50 Martinus Nijhoff Publishers, Amsterdam.
- Carabias-Lillo, J. y S. Guevara. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada de ésta; Los Tuxtlas, Veracruz. En: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Gómez-Pompa A. y S. del Amo (eds.) pp. 27-66. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos y Alhambra, Mexico.
- Careaga, S. 1989. Efecto de la variación en el tamaño de las semillas sobre el desempeño de plántulas de especies tropicales. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Carpinera, J.L. 1979. Qualitative variation in plants and insects: effect of propagule size on ecological plasticity. *Am. Nat.* 114 (3): 350-360.
- Center, T.D. and C.D. Johnson 1974. Coevolution of some seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) and their hosts. *Ecology* 55: 1096-1103.
- Côme, D. y C. Thevenot. 1982. Environmental control of embryo dormancy and germination. En: *The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination*. A.A.Khan (ed.) Elsevier Biomedical Press.

- Córdova, B. 1979. Efectos de la densidad, la distancia al árbol progenitor y la depredación, en el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de *Nectandra ambigens* (Blake). Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Córdova, B. 1985. Demografía de árboles tropicales. En: Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II. Gómez-Pompa A. S. y S. del Amo (eds.) pp. 103-128. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos y Alhambra, Mexico.
- Courtney, S.P. y T.T. Kibota 1990. Mother doesn't know best: selection of hosts by ovipositing insects. En: Insect Plant interactions Vol. II. Bernays E. (ed.) pp. 161-188. CRC Press, E.U.A.
- Crawley, M.J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. En: Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. Fenner, M. (ed.) pp. 157-191. CAB International, E.U.A.
- Darwin, C.R. 1859. On the origin of species by means of natural selection. 6a. edición reimpressa. Mentor Book, New American Library.
- De la Garza, P. y F. Nepamuceno 1986. Análisis radiográfico de semillas forestales en México. Ciencia Forestal 11 (59): 1-14.
- De Steven, D. 1981. Predispersal seed predation in a tropical shrub (*Mabea occidentalis*, Euphorbiaceae). Biotropica 1 (2): 146-150.
- Derek, J. y M. Black 1986. Seeds. Physiology of Development and Germination. Plenum Press. E.U.A.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: A phytocentric overview. En: Perspectives on plant population ecology. Dirzo, R. y J. Sarukhán (eds.) pp. 141-165. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Dirzo, R. y C. Domínguez 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. En: Frugivores and seed dispersal. Estrada, A. y T. H. Fleming (eds.) pp. 236-249. Dr. Junk Publishers, Holanda.

- Dirzo, R. y A. Miranda, 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. En: Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. Pric, W.P., M. Lewinson, G. Wilson y W.B. Woodruff (eds.) pp. 273-447. John Wiley and Sons, Inc. E.U.A.
- Dirzo, R., G. Ibarra y C. Sánchez-Garduño. 1995. *Nectandra ambigens* en: Historia Natural de Los Tuxtlas. González-Soriano, E., R. Dirzo, R.C. Vogt.(eds.) Conabio-UNAM, México (en prensa).
- Duncan, M.L. 1977. Ants foraging in jelutong seeds. Malay. For. 40:207-9.
- Erwin, T.L. 1982. Tropical Forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species, in Coleopterists Bulletin 36(1): 74
- Evans, K.A. 1992. The olfactory and behavioural response of seed weevils, *Ceutorhynchus assimilis*, to oilseed rape volatiles. Proc. 8th Int. Sym. Insect-Plant Relationships, Dordrecht. S.B.J., Menken, Visser, J.H. & P. Harrewijn (eds) pp. 107-108. Kluwer Acad. Publ., Holanda.
- Eagley, G.H. 1989. Water-impermeable seed coverings as barriers to germination. En: Recent advances in the development and germination of seeds. R.B. Taylorson (ed.) Plenum Press E.U.A.
- Feeney, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Recent advances in Phytochemistry. 10: 1-40.
- Fenner, M. 1985. Seed Ecology. Chapman and Hall, New York.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köepen. Inst. de Geografía, UNAM, México.
- García-Guzman, M.G. 1990. Estudio sobre la ecología de patógenos en el follaje de plantas en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Green, T.W. e I. G. Polmbald. 1975. Effects on insect predators on *Astragalus cibaricus* and *Astragalus uthahensis* (Leguminosae) Ecology 56: 1435-1440.

- Hanks, L.M. y R.F. Denno. 1993. The role of Demic adaptation in colonization and spread of scale insect populations. En: Evolution of insect pests. K.C. Kim y B.A. Mc. Pherum (eds.) pp. 393-411. John Wiley and Sons Inc., E.U.A.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, Londres.
- Heithaus, E.R., E. Stashko y P.A. Anderson 1982. Cumulative effects of plant animal interactions on seed production by *Bauhinia unguolata*, a neotropical legume. *Ecology* 63(5): 1294-1302.
- Hendrix, S.D., E. Nielsen, T. Nielsen, M. Schutt. 1991. Are seedlings from small seeds always inferior to seedlings from large seeds? Effects of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca sativa* L. *New Phytol.* 119, 299-305.
- Herrera, C.M. 1982. Defense of ripe fruit from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *Am. Nat.* 120(2): 218-241.
- Howe, H.F. y W. M. Ritcher 1982. Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*, a between and within tree analysis. *Oecologia* 53: 347-351.
- Howe, H.F. y J. Smallwood 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca-Colín. 1987. Listados florísticos de México VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtles. Inst. Biol. UNAM, México.
- Janzen, D.H. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. of Ecol. Sys.* 2: 465-492.
- Janzen, D.H. 1972 Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the bug *Dyserdercus fasciatus* in a Costa Rican deciduous forest. *Ecology* 53 (2):350-361.

- Janzen, D.H. 1976. Reduction of *Mucuna andreana* (Leguminosae) seedling fitness by artificial seed damage. *Ecology* 57: 826-828.
- Janzen, D.H.. 1977. How southern coupea weevil larva (Bruchidae: *Callosbruchus maculatus*) die on non host seeds. *Ecology* 58: 921- 927.
- Janzen, D.H. 1980. Specificity of seed atacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *Journal of Ecology* 68: 929-952.
- Janzen, D.H. , L.E. Fellows, P.G. Waterman 1990. What protects *Lonchocarpus* (Leguminosae) seeds in a Costa Rican dry forest? *Biotropica* 22(3): 272-285.
- Janzen, D.H. y C. Vázquez-Yanes. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands En: Rainforest regeneration and management. Gómez- Pompa, A, T.C. Whitmore and M. Hadley (eds.) Man and the biosphere series Vol. 6. Parthenon Publishing Group, E.U.A.
- Jones, R.E. 1991. Host location and oviposition on plants. En: Reproductive Behaviour of insects, individuals and populations. W.J. Bailey, y J. Ridsdill-Smith (eds.) pp. 108-133. Chapman and Hall, E.U.A.
- Keeley, J.E. y R.L. Hays 1976. Differential seed predation on two species of *Archastophylos* (Ericaceae). *Oecologia* 24, 71-81.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing enviroments: some theoretical explorations. Monographs in population Biology. Princeton Univ. Press, E.U.A.
- Louda, S.M. 1982. Limitation of the recruitment of the shrub *Haplopappus squarrossus* (Asteraceae) by flower and seed feeding insects. *J. Ecol.* 70: 43-53.
- Louda, S.M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. En: Ecology of Soil Seed Banks, Mary Allesio Leck, V. Thomas Parker y Robert L. Simpson (eds.) pp. 25-51. Academic Press, E.U.A

- Louda, S.M., M.A. Potvin y S.K. Collinge. 1992. Predispersal seed predation in the limitation of native thistle. Proc. 8th. Int. Symp. Insect-Plant Relationships. Dordrecht. Menken, S.B.J., V.H. Visser y P. Harrewijn (eds.) pp 30-32. Kluwer Acad. Publ., Holanda.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: presente, pasado y futuro. En: Investigaciones sobre regeneración de selvas altas altas en Veracruz, México. Gómez-Pompa, A., S. del Amo, C. Vázquez Yanes y A. Butanda (eds.) pp. 31-69. CECOSA, INIREB, México.
- Marquis, R.J. 1992. Selective impact of herbivores. En: Plant resistance to herbivores and pathogens. Fritz, R.S. y E.L. Simms (eds.) pp. 301-325. University of Chicago Press. E.U.A.
- Martínez-Gallardo, R. 1988. Estudio experimental de la remoción de frutos y semillas por roedores (*Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus*) de algunas de las principales especies arbóreas de la selva alta perenifolia en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Martínez-Ramos, M. 1991. Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda Neotropical. Tesis Doctoral. Centro de Ecología, UNAM, México.
- Molau, U., B. Eriksen y J.T. Knudsen 1989. Predispersal seed predation in *Bartsia alpina*. *Oecologia* 81: 181-185.
- Nájera, M. 1985. Contribución al conocimiento de los Hylobinae (Col. Curculionidae) de Los Tuxtlas. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Pennington, T.D. y J. Sarhukhán 1968. Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Secretaría de Agricultura y Ganadería y Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma.
- Puchet, C.E. y C. Vázquez-Yanes 1987. Heteromorfismo críptico en las semillas recalcitrantes de tres especies arbóreas de la selva tropical húmeda de Ver., México. *Phytologia* 62 (2): 100-106.

- Rosenthal, G.A. y D.H. Janzen 1979. *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York.
- Prokopy, R.J. y E.D. Owens 1983. Visual detection of plants by herbivorous insects. *Ann. Rev. Entom.* 28: 337-364.
- Singer, M.C. 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. En: *Insect-Plant interactions*. Miller, J. R. y T. A. Miller (eds.) pp. 66-94. Springer Verlag, Alemania.
- Stanton, M.L. 1984. Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* 65 (4): 1105-1112.
- Turlings, T.C.J., F.L. Wäckers, L.M.E. Vet, W.J. Lewis, and J.H. Tumlinson 1993. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids. En: *Insect Learning. Ecological and Evolutionary Perspectives*. Papaj, R.D., y A.C. Lewis (eds.) pp. 51-78. Chapman and Hall, New York.
- Unnasch, R.S. 1990. Seed predation and the limits to recruitment in two oak species of pine barrens oak. Tesis Doctoral. Universidad de Nueva York en Stony Brook.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1991. Seed dormancy in the tropical rain forest. En: *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Bawa, K. S and M. Hadley (eds.) pp. 247-260. *Man and the Biosphere series Vol. 7*. Parthenon Publishing Group, E.U.A.
- Vozzo, J.A. 1981. Xeroradiography for seed research. En: *Reunión sobre problemas en semillas forestales tropicales*. Publicación especial No. 35 Tomo 1. INIF-SARH, México.
- Wheelwright, N.T. 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. En: *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Fleming, T.H. y A. Estrada (eds.). Kluwer Acad. Publ., Amsterdam
- Winn, A.A. 1988. Ecological consequences of seed size in *Prunella vulgaris*. *Ecology* 69 (5) 1537-1544.

Wood, S.L., G. Stevens y H. Lezama 1992. Los Scolytidae (Coleoptera) de Costa Rica: Clave de la subfamilia Scolytinae, Tribu Corthylini. Rev. Biol. Trop., 40(3): 247-286.

Zimmerman, M. 1980 Reproduction in *Polenium*. pre-dispersal seed predation. Ecology 61(3): 502-506.