



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

## ECOLOGIA EVOLUTIVA DE LA GERMINACION DE ONCE ESPECIES DE PLANTAS LEÑOSAS TROPICALES DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
B I O L O G O  
P R E S E N T A

MARIO VALLEJO MARIN

DIRECTOR DE TESIS:  
DR. CESAR DOMINGUEZ PEREZ-TEJADA



MEXICO, D. F.

2000

RECEBIDA EN LA SECRETARIA DE EDUCACION PUBLICA  
SECRETARIA DE EDUCACION PUBLICA

279320



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVÉÑMA DE  
MEXICO

**MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO**  
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Ecología Evolutiva de la Germinación de once especies de  
plantas leñosas tropicales de Los Tuxtlas, Veracruz.

realizado por Mario Vallejo Marín

con número de cuenta 9332547-5 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Dr. César A. Domínguez Pérez-Tejada *César A. Domínguez Pérez-Tejada*

Propietario Dr. Rodolfo Dirzo Minjares *Rodolfo Dirzo Minjares*

Propietario Dr. Jorge Meave del Castillo

Suplente Dr. Eduardo Morales Guillaumin *Eduardo Morales Guillaumin*

Suplente Dr. Mauricio Quesada Avendaño *Mauricio Quesada Avendaño*

FACULTAD DE CIENCIAS  
U.N.A.M.

*Edna María Suárez Díaz*

Consejo Departamental de Biología  
Dra. Edna María Suárez Díaz

DEPARTAMENTO DE BIOLÓGICA

## AGRADECIMIENTOS

Le agradezco enormemente al Dr. César Domínguez por haber dirigido esta tesis y haberme permitido colaborar dentro de su equipo de investigación. Gracias por las estimulantes discusiones que compartió conmigo y que han servido para alimentar mi gusto por la biología de manera fundamental.

Agradezco también al Dr. Domínguez el que me haya permitido participar en el proyecto de depredación artificial, un trabajo que ideó y llevó a cabo junto con el Dr. Dirzo hace unos años y que constituye el eje medular de esta tesis. Mi reconocimiento a ambos.

Quiero agradecer a los sinodales de esta tesis el Dr. Rodolfo Dirzo, el Dr. Eduardo Morales, el Dr. Mauricio Quesada y el Dr. Jorge Meave, por sus críticas y comentarios, así como por su excelente disposición en la revisión del trabajo. En especial le agradezco al Dr. Morales su tiempo e interés en la discusión de algunos aspectos de la tesis, sobre todo en lo que se refiere al análisis comparativo.

Un reconocimiento especial a todos mis compañeros en el Laboratorio de Interacción Planta-Animal por estar dispuestos a ayudarme a despejar las dudas que fueron surgiendo en torno a la tesis.

En el proceso relativo a los trámites de titulación, quiero agradecer a la Mat. Margarita Chávez y al equipo administrativo en la Facultad de Ciencias, quienes me brindaron su buena disposición durante este proceso. Mi sincero agradecimiento a Gina Mariscal y al Lic. Servando Juárez por su guía en la última etapa de la titulación.

De manera personal, agradezco infinitamente a mis papas y hermanas por haberme dado siempre su confianza y apoyo incondicional.

Gracias a Liliana.

A todos en mi familia gracias por estar siempre dispuestos a apoyarme en mis proyectos.

El desarrollo de esta tesis fue apoyado en parte mediante una beca para Tesis de Licenciatura en Proyectos de Investigación (PROBETEL). Este trabajo se llevó a cabo en el Laboratorio de Interacción Planta-Animal, del Instituto de Ecología, UNAM.

Con muchísimo cariño  
A mis Papás

# ÍNDICE

○ INTRODUCCIÓN.....	1
○ ÁREA DE ESTUDIO.....	8
○ MATERIAL Y MÉTODOS.....	9
Especies Estudiadas.....	9
Colecta y Cultivo de las Semillas.....	9
Dinámica de la Germinación.....	11
Volumen de las Semillas.....	13
Experimentos de Depredación Artificial.....	13
Análisis Comparativo.....	14
○ RESULTADOS.....	14
Germinación y Establecimiento.....	14
Dinámica de la Germinación y Establecimiento de las Plántulas.....	14
Experimentos de Depredación Artificial.....	18
Establecimiento de las Plántulas en los Tratamientos de Daño.....	25
Análisis Comparativos: Autocorrelación Filogenética.....	25
Germinación.....	25
Tamaño de la Semilla.....	26
Dinámica de Germinación y su Relación con el Tamaño de la Semilla.....	26
○ DISCUSIÓN.....	28
○ REFERENCIAS.....	36
○ APÉNDICE.....	41

## Introducción

En la naturaleza, la selección natural es la única fuerza evolutiva que puede producir adaptación. En general, se puede decir que aunque la acción de la selección natural no siempre resulta en la adaptación del organismo a su ambiente (debido a que pueda ser superada por otras fuerzas, por ejemplo los procesos aleatorios), inevitablemente toda adaptación es producto de la selección natural (Williams, 1992). El término adaptación tiene diversas definiciones. Una definición ecológica considera que ésta es un cambio fenotípico que ocurre como respuesta a un factor ambiental específico, y que aumenta la adecuación de los individuos (Williams, 1996). La adaptación puede presentarse a distintos niveles en los seres vivos. Teóricamente, este fenómeno se encuentra desde los niveles moleculares (como la producción de una enzima digestiva para explotar cierto recurso) hasta especies o grupos taxonómicos superiores (como la forma y espesor de la concha de algunos moluscos para resistir el ataque de los depredadores, Freeman y Herron, 1998). En los organismos, las adaptaciones también pueden ocurrir a varios niveles, incluyendo el morfológico, fisiológico y conductual. La plasticidad fenotípica, inclusive, puede ser considerada como una adaptación por sí misma (Freeman y Herron, 1998).

El proceso de germinación constituye un ejemplo de cómo diversos factores (tanto bióticos como abióticos) interactúan para producir adaptaciones. Por ejemplo, en las sabanas, donde los incendios son eventos comunes, diversas especies de plantas requieren del fuego (factor abiótico) para dispersar sus semillas y germinar (Lüttge, 1997, Keeley y Fotheringham, 1998). En estas zonas los incendios eliminan la vegetación herbácea (factor biótico), dejando el campo en condiciones propicias para el establecimiento de nuevas plantas. En especies con estas propiedades, la germinación puede ser disparada por los compuestos liberados en el humo durante la combustión (Keeley y Fotheringham, 1998). En otros casos, la germinación se ha acoplado a factores específicos presentes en un determinado microambiente. Así, la germinación puede ser modulada por la calidad de la luz que recibe una semilla una vez que ha sido dispersada. En especies tropicales colonizadoras de sitios abiertos como *Cecropia obtusifolia*, la presencia del fitocromo en su forma activa (Pfr) termina con la latencia y puede incrementar la germinación hasta en un

80% (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1996). Esta forma activa del pigmento es producida sobre todo en las semillas que se localizan bajo algún claro de la vegetación donde la relación de luz roja-rojo lejano es propicia para producirla.

En el caso de las especies que sufren altos niveles de depredación de semillas, la selección natural ha producido diversas estrategias adaptativas. Por ejemplo, las semillas de algunas especies pueden soportar que los depredadores consuman un gran porcentaje de la semilla, y aún seguir germinando. *Gustavia superba*, una especie tropical centroamericana con una semilla relativamente grande, es capaz de lograr una germinación exitosa aun después de la remoción del 50% de su biomasa. Esta capacidad para soportar tan abrumador porcentaje de depredación podría estar dado, entre otras cosas, por una gran cantidad de reservas en la semilla acondicionada específicamente para tratar con tal trauma (Dalling y Harms, 1999).

Estos ejemplos ilustran solamente un par de las múltiples adaptaciones que las especies tropicales presentan a su ambiente. Las semillas son un sistema de estudio ideal en este aspecto, ya que la germinación en un ambiente determinado requiere del ajuste de una gran cantidad de atributos entre los que se encuentran la forma, el tamaño, la morfología, el contenido de humedad, las reservas, los compuestos secundarios y otros rasgos fisiológicos como la quiescencia, el tipo y la periodicidad de la latencia y la velocidad de germinación. (Janzen, 1969, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1996, Armstrong y Westoby, 1993).

En las selvas tropicales perennifolias la luz es uno de los principales recursos limitantes para el establecimiento y el crecimiento de las plántulas. La disponibilidad y la calidad de la luz están generalmente asociadas al proceso de formación de claros. Es por esta razón que la evolución de la germinación en estos ambientes está ligada a la dinámica de formación de claros. Este proceso cíclico es iniciado por la caída de ramas, árboles e incluso grupos de árboles (Bazzaz, 1984, 1991). Las aberturas en el dosel de la selva permiten la entrada de una mayor cantidad de luz que puede llegar a las plántulas y semillas localizadas sobre el suelo o semienterradas en un estado latente. Muchas especies han adaptado su ciclo de vida a estas condiciones, lo que permite agruparlas de acuerdo a las características de regeneración que presentan. Así, se pueden distinguir tres grandes categorías: las especies pioneras, de rápido crecimiento, que se desarrollan en las aberturas o claros de la vegetación; las especies tolerantes, de lento crecimiento, que son capaces de

completar su ciclo de vida bajo el dosel; y las nómadas, que se desarrollan dentro de la vegetación madura pero que en algún punto de su ciclo de vida se aprovechan de los claros (Martínez Ramos, 1985, Bongers y Popma, 1988). Esta clasificación reúne especies leñosas tropicales con una identidad taxonómica muy variada y así, dentro de una misma categoría, se encuentran especies de géneros, familias e incluso órdenes distintos.

La alta similitud en la biología de la germinación que se observa entre especies de muy diversas afinidades taxonómicas podría ser el resultado de evolución convergente. En teoría, las especies que se desarrollan en los mismos ambientes, o en ambientes con características similares, presentan adaptaciones semejantes. Por ejemplo, en las selvas tropicales abundan los frutos y semillas grandes con cubiertas duras que constituyen una fuente de alimento muy importante en estas zonas. En el continente americano, los tucanes (Ramphastidae) han desarrollado picos largos y fuertes que les permiten explotar este tipo de alimento. Por otro lado, en las selvas de África y Asia, una familia de aves distinta, la de los karaos (Bucerotidae), presenta numerosas características similares a las de los tucanes, incluso este tipo de picos, alcanzando una increíble similitud morfológica y funcional (P. Rundel, *com. pers.*). Otro caso de convergencia en ambientes similares es el de la enorme semejanza entre las cactáceas y las euforbiáceas, ambas familias de plantas adaptadas al ambiente desértico. Estos dos grupos, independientes filogenéticamente, muestran impresionantes similitudes como la succulencia de los tejidos, un sistema metabólico que reduce la pérdida de agua durante la fotosíntesis (CAM) y una gruesa cutícula protectora, entre otros (Nobel, 1991). A pesar de estas similitudes, ambos grupos se han desarrollado en dos zonas geográficas muy distantes, las cactáceas son originarias de América mientras que las euforbiáceas son su equivalente ecológico en el Paleotrópico.

Sin embargo, no todas las similitudes entre especies reflejan verdaderas convergencias, ya que existen otros procesos evolutivos que pueden producir semejanza entre taxa. La principal causa para que dos grupos o especies compartan una característica, sin que se trate de una adaptación similar (convergencia o analogía), es que la similitud se deba a que estén emparentados filogenéticamente (Harvey y Pagel, 1991). Todos los seres vivos comparten un ancestro común entre sí y, de acuerdo a la teoría evolutiva, es de esperarse que los taxa más cercanamente emparentados sean más similares que los taxa más lejanamente relacionados. Al realizar estudios comparativos entre especies para caracterizar el

fenómeno de convergencia es necesario contar con una herramienta que nos permita determinar el grado de influencia de la historia filogenética en un rasgo o grupo de rasgos. La ancestría común entre especies hace que la distinción entre convergencia y similitud por descendencia sea difícil, lo que se traduce en la pérdida de grados de libertad en los análisis estadísticos debido a que los grupos a estudiar no son independientes entre sí (Harvey y Pagel, 1991). Los análisis filogenéticos desarrollados durante las dos últimas décadas ofrecen una herramienta estadística que ayuda a resolver este problema (Felsenstein, 1985, Cheverud y Dow, 1985, Cheverud et al. 1985). Estos métodos hacen una consideración explícita de las especies como puntos no independientes dentro de una filogenia. La aplicación de estos métodos requiere generalmente de una hipótesis de ancestría de los grupos a estudiar. La reconstrucción de la filogenia se realiza a partir de caracteres distintos a aquellos que se analizarán. Este tipo de filogenias son por ejemplo, las que se pueden obtener a partir de secuencias de ADN (*e. g.* Chase et al., 1993, Backlund y Bremer, 1997, Soltis et al., 1997). Una vez que se cuenta con esta hipótesis y dependiendo del tipo de datos a estudiar, se puede elegir uno de los distintos métodos de análisis comparativo (Harvey y Pagel, 1991, Losos y Miles, 1994, Gittleman y Luh, 1992) para abordar el problema en cuestión.

Uno de estos métodos es el análisis de autocorrelación filogenética (Cheverud y Dow, 1985, Cheverud et al., 1985), que divide la varianza observada en un rasgo en el componente filogenético (atribuible a un ancestro común) y en el componente específico (que comprende la evolución independiente o adaptación del grupo o taxón). El componente específico, contiene la varianza del atributo libre del efecto filogenético y puede ser utilizado para estudios comparativos. El modelo propuesto por Cheverud et al. (1985) está dado por:

$$y = \rho W y + e$$

donde 'y' representa el valor del rasgo en una especie, 'W' (matriz de conectividad filogenética) es la matriz que representa la relación filogenética entre las especies y que es obtenida directamente de la filogenia, y 'e' es el vector residual que puede ser interpretado como el componente específico. El coeficiente de autocorrelación filogenética ( $\rho$ )

cuantifica el grado en el que los valores fenotípicos del rasgo ( $y$ ) se correlacionan a través de la filogenia, y puede ser considerado como una medida de la fuerza del efecto filogenético. Este coeficiente varía entre -1 y +1. Un valor positivo indica que las especies cercanamente relacionadas presentan características similares en el rasgo estudiado; un valor de 0 sugiere que no hay ningún efecto de la filogenia en la distribución del rasgo; y un valor negativo evidencia que las especies más emparentadas tienden a ser disímiles (Cheverud et al., 1985). La varianza explicada por la filogenia ( $R^2$ ) así como el coeficiente de autocorrelación son calculados a partir de un procedimiento de máxima verosimilitud. A pesar de que existen diversos estudios que usan el método comparativo para determinar, y en su caso separar, el efecto de la filogenia en la distribución de rasgos cuantitativos, su aplicación en los sistemas vegetales se encuentra en su etapa inicial (Jordano, 1995; Morales 2000).

Los estudios comparativos están basados en la suposición de que los ambientes similares generan presiones de selección semejantes (Harvey y Pagel, 1991), y por lo tanto, se esperaría que las especies que habitan estos ambientes presenten una alta convergencia en los atributos que les permiten explotarlos. En el caso de la germinación de semillas se esperaría que el ambiente que caracteriza el suelo del bosque maduro de las selvas altas perennifolias, hubiera producido un alto nivel de convergencia en la biología de la germinación. Esta convergencia debería ser patente a pesar de la alta diversidad taxonómica que caracteriza a estos bosques.

Otro factor omnipresente en el suelo de los bosques tropicales es el alto riesgo de depredación de semillas (Dirzo y Domínguez, 1986, Brown y Venable, 1991, Paz Hernández, 1999). Esta presión selectiva ha sido de tal magnitud y recurrencia que muchos autores (Janzen, 1969, 1976, 1981, Brown y Venable, 1991, Grubb, et al, 1998, Mazer, 1998, Blate et al., 1998) la han considerado como uno de los factores, junto con el ambiente abiótico, que han moldeado la biología de la germinación de las especies tropicales. Es de esperarse que en el caso de las especies que sufren de depredación de semillas que en ocasiones no alcanza niveles letales, se produzca el ajuste de algunas características morfológicas y fisiológicas, que les permitan afrontar ésta presión selectiva (Janzen, 1976). La gama de respuestas que pueden exhibir las especies a la depredación no letal de semillas comprende aspectos como: una amplia disposición de reservas en la semilla (Dalling y

Harms, 1999), la reducción en la cantidad de endospermo (Janzen, 1969) o el incremento en la tasa de germinación al ser depredadas (Paz Hernández, 1999), entre otras. En un intento por determinar el efecto que tiene la depredación no letal en la adecuación de las plántulas, Janzen (1976) removió cantidades crecientes de biomasa de la semilla (1%, 5% y 10%) de *Mucuna andreana*, encontrando que la depredación reducía tanto el porcentaje de germinación como la adecuación de las plántulas

Por estas razones, el estudio de la biología evolutiva de la germinación no debería concebirse sin la incorporación del binomio formado por el ambiente abiótico y la depredación de semillas.

Con base en estas consideraciones, el objetivo general de este estudio fue comparar la dinámica de la germinación, así como las características asociadas con ésta, en un grupo de once especies de plantas leñosas tropicales de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Asimismo, esta información se usó para evaluar una serie de hipótesis relacionadas con la evolución de la germinación en estos ambientes (ver más adelante). Para lograr este objetivo se planteó lo siguiente:

i) Caracterizar la dinámica de la germinación de estas especies. Esta dinámica se definió a partir de la proporción de semillas germinadas, la tasa de germinación y el tiempo necesario para iniciar la germinación.

ii) Dado que la presión de selección ejercida por los depredadores de semillas afecta directamente los atributos relacionados con la germinación (Mazer, 1998), en este trabajo se evaluó el efecto de la depredación de semillas sobre la dinámica de la germinación de estas 11 especies.

iii) En teoría, existe una correlación entre las características de la germinación y el tamaño de la semilla (ver Paz Hernández, 1999). Por esta razón, se trató de determinar la existencia de covarianzas (Arnold, 1992) entre el tamaño de la semilla y la proporción y/o la tasa de germinación.

iv) Evaluar si la variación interespecífica en el porcentaje y la tasa de germinación, así como el tamaño de la semilla, son el resultado de restricciones filogenéticas, o son el producto de la adaptación a las condiciones bióticas y abióticas enfrentadas por cada especie en el curso de su historia evolutiva.

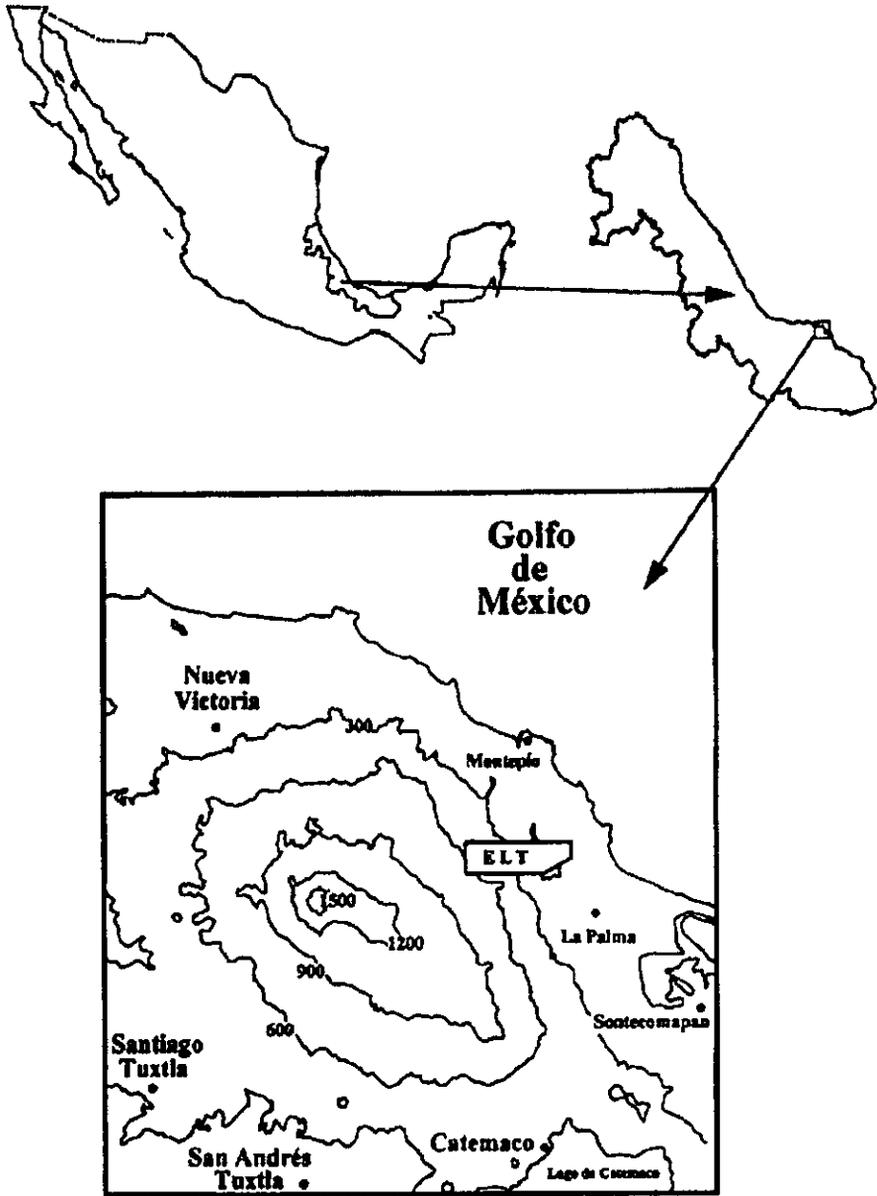


Figura 1. Mapa de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, en donde se muestra la localización de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Tomado de Soriano et al. (1997).

## Área de Estudio

Este trabajo se realizó en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz, perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México. La estación está localizada en el sudeste del país, entre los 18° 34' N y 95° 04' y 95° 09' W, sobre la ladera este del volcán de San Martín Tuxtla (Fig. 1). La altitud del terreno varía entre 150 y 650 m.

(Bongers et al., 1988) La mayor parte de la estación está cubierta por selva tropical perennifolia con una altura en el dosel de 25 a 35 metros. También se encuentran presentes otras variantes de vegetación como selva mediana y selva alta sobre pedregal (Bongers et al., 1988). La flora de la zona comprende 943 especies distribuidas en 137 familias (Ibarra Manríquez, et al. 1997). Dentro del estrato arbóreo, las familias mejor representadas en cuanto a número de especies son Leguminosae, Moraceae, Rubiaceae y Lauraceae. Asimismo, es común observar en esta zona diversas especies de lianas. Bajo el dosel, las palmas se encuentran representadas con pocas especies, pero con una alta densidad (Bongers et al., 1988).

La estación se encuentra en un macizo montañoso en la costa del Golfo de México. La región es afectada principalmente por dos fenómenos atmosféricos: los ciclones y los nortes, que son los que determinan algunos de los subtipos climáticos. La temperatura media en el mes más cálido es 25.1° C descendiendo hasta 18.3° C en el mes más frío (Soto y Gama, 1997). La precipitación media anual es de 4 639 mm con una estación relativamente seca entre marzo y mayo (Bongers et al., 1988). En la época de lluvias, de junio a octubre, ocurre el 60% de la precipitación anual. El régimen climático es cálido húmedo con lluvias en verano e influencia del monzón (Am). El suelo de la reserva tiene un alto componente volcánico y es relativamente rico en N, P y K (Martín-del Pozzo, 1997).

# Material y Métodos

## Especies Estudiadas

Las especies estudiadas en esta tesis fueron elegidas siguiendo dos criterios principales: primero, que formaran parte de la vegetación leñosa encontrada en la selva madura; segundo, que presentaran tamaños de semilla relativamente grandes. La muestra final incluyó a once especies repartidas entre diez familias: nueve árboles, un árbol pequeño (2-5 m de alto) y una liana. En términos de su estrategia de regeneración, éstas se agrupan en tolerantes a la sombra y en nómadas. Las especies elegidas y algunos aspectos de su floración, fructificación, tolerancia a la desecación y tamaño de la semilla se presentan en la Tabla 1.

## Colecta y Cultivo de las Semillas

Las semillas fueron colectadas de la misma manera para todas las especies de acuerdo al siguiente procedimiento. Las semillas se obtuvieron de frutos maduros colectados durante la época de fructificación (ver Tabla 1), a partir de un número de árboles que varió entre 10 y 20 dependiendo de cada especie. En estas colectas se trató de abarcar la mayor área posible dentro de la reserva. Los frutos se colectaron de diferentes regiones de la copa de cada individuo. Después de la obtención de los frutos maduros, las semillas fueron extraídas manualmente y se definió su viabilidad con el método de flotación. En este procedimiento las semillas se colocan en un recipiente con agua y las que flotan son desechadas. Para estas especies se ha comprobado que, efectivamente, las semillas que flotan son vanas, y las que se sumergen están llenas (R. Dirzo *com. pers.*). Siguiendo esta metodología, además, se pueden distinguir las semillas parasitadas (i.e. con larvas en su interior) de las viables, sin embargo, su exactitud no es demasiado alta ya que las etapas tempranas de parasitismo no se manifiestan.

Una vez que se removió la pulpa o los arilos, las semillas fueron puestas a secar al sol durante una hora, y una muestra al azar de entre 96 y 400 semillas, dependiendo de la

**Tabla 1.** Forma de crecimiento, estrategia de historia de vida, fenología, tamaño de las semillas y número de semillas utilizadas en los lotes testigo y los lotes de los experimentos de depredación artificial de once especies de plantas leñosas tropicales de Los Tuxtlas, Veracruz. n representa el número total de semillas por especie; entre paréntesis se muestra el número de semillas usadas por tratamiento (testigo, 1%, 5% y 10% de remoción de biomasa). Fuentes: Ibarra Manríquez (1985), Ibarra Manríquez y Sinaca (1995, 1996), Bongers et al. (1988), R. Dirzo (com. pers.), A. Orozco-Segovia (com. pers.), C. A. Domínguez (com. pers.).

Especie	Familia	Forma de Crecimiento	Estrategia de Historia de Vida	Sensibilidad a la Desecación	Floración/ Fructificación	Largo x Ancho Semilla (mm)	n	Semillas por Repetición	No. de Repeticiones
<i>Abuta panamensis</i> (Standl.) Krukoff & Barneby	Menispermaceae	Liana	Tolerante	Recalcitrante	jun-ago/ene-mar	25-29/15-18	300 (75)	15	5
<i>Protium copal</i> (Schtdl. & Cham.) Engl	Burseraceae	Árbol	Tolerante	Ortodoxa	feb-may/oct-mar	N. D.	400 (100)	20	5
<i>Calatola laevigata</i> Standl.	Icacinaceae	Árbol	Tolerante	Recalcitrante	abr-jun/nov-mar	40-60/20-40	96 (24)	6	4
<i>Couepia polyandra</i> (Kunth) Rose	Chrysobalanaceae	Árbol	Tolerante	Recalcitrante	may-jun/jul-sep	23-35/13-16	280 (70)	14	5
<i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E. Fr.	Anonaceae	Árbol	Nómada	Ortodoxa	mar-sep/feb-may	13-18/8-9	400 (100)	20	5
<i>Dussia mexicana</i> (Standl.) Harms	Fabaceae	Árbol	Tolerante	Recalcitrante	mar-may/may-jul	27-40/12-16	320 (80)	16	5
<i>Eugenia capuli</i> (Schtdl. & Cham.) O. Berg	Myrtaceae	Árbol pequeño	Nómada	Recalcitrante	dic-ene/mar-abr	5/4	200 (50)	10	5
<i>Licaria velutina</i> van der Weyff	Lauraceae	Árbol	Tolerante	Ortodoxa	may-jul/jun-ago	23-30/12-16	240 (60)	12	5
<i>Nectandra ambigens</i> (S.F.) Blake) C.K. Allen	Lauraceae	Árbol	Tolerante	Recalcitrante	abr-jul/ago-nov	18-28/16-20	400 (100)	20	5
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	Sapotaceae	Árbol	Tolerante	Recalcitrante	abr-jun/oct-ene	20-25/11-14	400 (100)	20	5
<i>Pseudolmedia</i> <i>oxyphyllaria</i> Donn. Smith	Moraceae	Árbol	Nómada	Ortodoxa	feb-abr/mar-may	11-13/10-12	400 (100)	20	5

especie, fue asignada a cada uno de los tratamientos experimentales (Ver Experimentos de Depredación Artificial). A continuación, las semillas fueron sembradas en charolas de plástico e irrigadas una sola vez. Las charolas se mantuvieron en una exclusión de malla fina en el borde del bosque maduro.

A partir de la siembra, las semillas fueron examinadas regularmente, registrando el número de semillas germinadas por tratamiento y por réplica, así como el número de plántulas sobrevivientes. El criterio que se tomó para determinar cuándo una semilla había germinado fue la emergencia de la radícula a través de la testa. Los experimentos fueron completados en dos años a partir de febrero de 1984, fecha en la que se inició el presente estudio.

La variación entre los individuos dentro de cada especie no fue tomada en consideración, ya que el énfasis de este trabajo fue la comparación de las estrategias de germinación interespecíficas. Por esta razón, las semillas colectadas de diferentes individuos fueron mezcladas formando una muestra conjunta para cada especie.

## Dinámica de la Germinación

En este trabajo se definió a la dinámica de la germinación como el patrón seguido durante la germinación de un grupo de semillas. Para definir el comportamiento de esta dinámica se consideró la proporción de semillas germinadas, el tiempo en que cada semilla germinó dentro de una especie (velocidad de germinación) y el tiempo promedio en el que cada grupo de semillas inició la germinación, es decir si se observa o no algún tipo de latencia. La probabilidad de germinación en función del tiempo fue ajustada al modelo de crecimiento logístico de Verhulst (Krebs, 1978), lo que permitió obtener un estimado comparable de la proporción máxima de semillas germinadas ( $K$ ) y la tasa instantánea de germinación ( $r$ ) dentro de cada grupo. El modelo logístico usado para el cálculo de  $K$  y  $r$  es la forma integral de la ecuación de crecimiento logístico y esta definido como:

$$PG = \frac{K}{1 + e^{-rt}}$$

Donde PG = Probabilidad de Germinación; K = Probabilidad Máxima de Semillas Germinadas; r = Tasa Instantánea de Germinación; a = Constante de Integración; t = Tiempo en Meses; e = Base de los Logaritmos Naturales.

Los parámetros relacionados con la dinámica de germinación, tanto aquellos que se observaron como los obtenidos del modelo logístico, fueron definidos en esta tesis de la siguiente manera:

*Probabilidad Máxima de Germinación (K):* La germinación de una semilla se caracterizó en el momento en que la radícula rompió la testa. Esta probabilidad equivale a la proporción promedio de semillas germinadas observada en un grupo experimental o en el testigo. En el modelo matemático de crecimiento logístico, K es la asíntota horizontal de la probabilidad de germinación observada. Su valor varía de 0 a 1.

*Tasa instantánea de germinación (r):* r se define como la probabilidad de germinación por semilla por unidad de tiempo, y se calculó a partir del modelo de crecimiento logístico. El estimador r constituye un indicador de una característica que se considera presente dentro de cada grupo de semillas. Matemáticamente, corresponde a la pendiente de la curva de crecimiento logístico. La tasa de germinación r indica, en este caso, la velocidad con la que las semillas dentro de los tratamientos o el control alcanzan su proporción máxima de germinación. Los valores bajos de r indican que las semillas dentro de un determinado grupo germinan gradualmente, llegando a su máxima proporción en un periodo más largo. Por otro lado, valores altos de r sugieren que independientemente del número final de semillas germinadas, éstas germinan en un lapso más corto, generalmente sin que ninguna, o sólo unas cuantas semillas lo hagan después. r puede ser interpretada más adecuadamente como un indicador de la homogeneidad temporal con la que las semillas germinan. Visto de esta manera, un valor bajo de r indica que las semillas germinaron a diferentes tiempos dentro de una especie (varianza en el tiempo de inicio de la germinación relativamente alta), y valores de r altos indican que las semillas germinaron aproximadamente al mismo tiempo (menor varianza en el tiempo transcurrido antes de germinar). En ambos casos, estos valores son independientes de si las primeras semillas dentro de un grupo iniciaron su germinación de forma temprana o tardía.

*Tiempo de germinación:* Es el tiempo promedio transcurrido entre la siembra y la germinación de la semilla.

Debido a que en esta tesis también se analizó el desarrollo de las semillas, desde la germinación hasta la etapa de establecimiento, el *establecimiento de las plántulas* se definió como la proporción de plántulas sobrevivientes al final del experimento. Esta proporción se calculó sobre el número de semillas sembradas originalmente en cada grupo.

Los análisis estadísticos de la germinación y la sobrevivencia de plántulas fueron hechos con JMP (SAS Institute, 1995). El ajuste de los datos experimentales al modelo logístico (i.e. la estimación de  $K$  y  $r$ ) fue realizado con el procedimiento de regresión no-lineal del programa STATISTICA (StatSoft Inc., 1993).

## Volumen de las Semillas

El volumen promedio de las semillas se obtuvo para diez de las once especies (con excepción de *Protium copal*) a partir de medidas morfológicas hechas en especímenes de herbario. Las semillas fueron medidas en sus dos ejes principales (largo y ancho) con un vernier. Estas medidas fueron utilizadas para obtener el volumen por medio de la fórmula de un elipsoide tridimensional. Esta figura es una buena aproximación a la forma real de la mayoría de las semillas estudiadas. De aquí en adelante, el volumen de la semilla será considerado como un estimador del tamaño.

## Experimentos de Depredación Artificial

Para estudiar los efectos de la depredación de semillas en el proceso de germinación y comparar estas respuestas entre especies, se realizaron tres tratamientos de depredación artificial de la siguiente forma. Los tratamientos fueron hechos removiendo el 1%, 5% y 10% de la biomasa de la semilla, principalmente el endospermo. Así mismo se incluyó un testigo, el cual consistió en un grupo de semillas sin remoción de tejido. La extracción de biomasa se realizó pesando cada semilla individualmente y calculando la cantidad de tejido que necesitaba ser removido para producir cada tratamiento. La remoción se realizó con la ayuda de un taladro eléctrico perforando el lado opuesto a donde se localizaba el embrión. El número de semillas por charola y por tratamiento para cada especie se muestran en la Tabla 1.

## Análisis Comparativo

Las autocorrelaciones filogenéticas para los distintos rasgos estudiados, se realizaron con ayuda del programa de computo desarrollado por Dow y Cheverud (1985) (MINRHO3) y modificado por Miles y Dunham (1992) (*Network autocorrelation package to infer phylogenetic correlations in life history traits* MRHO3). Las autocorrelaciones fueron calculadas para tres parámetros: la máxima probabilidad de germinación (K), la tasa de germinación ( $r$ ) y el tamaño de la semilla. Las comparaciones filogenéticas fueron realizadas a nivel de familia. La matriz de distancias filogenéticas entre las familias utilizada en las autocorrelaciones fue calculada a partir del árbol de consenso estricto (Search II), obtenido por Chase et al. (1993) para 499 taxa de plantas con semilla. La distancia fue tomada como el número de nodos que separan cada par de taxa (*patristic distance*) en el árbol filogenético de Chase et al. (1993) (Ver Apéndice).

## Resultados

Los resultados de esta tesis están presentados en dos secciones. La primera sección describe los aspectos funcionales de la germinación y el establecimiento de las once especies de plantas leñosas y su relación con el tamaño de la semilla. La segunda parte se relaciona con los aspectos evolutivos de la dinámica de germinación utilizando un enfoque comparativo entre especies.

### Germinación y Establecimiento

#### Dinámica de la Germinación y Establecimiento de las Plántulas

La proporción de semillas germinadas, así como la proporción de plántulas establecidas,

## Análisis Comparativo

Las autocorrelaciones filogenéticas para los distintos rasgos estudiados, se realizaron con ayuda del programa de computo desarrollado por Dow y Cheverud (1985) (MINRHO3) y modificado por Miles y Dunham (1992) (*Network autocorrelation package to infer phylogenetic correlations in life history traits* MRHO3). Las autocorrelaciones fueron calculadas para tres parámetros: la máxima probabilidad de germinación (K), la tasa de germinación (r) y el tamaño de la semilla. Las comparaciones filogenéticas fueron realizadas a nivel de familia. La matriz de distancias filogenéticas entre las familias utilizada en las autocorrelaciones fue calculada a partir del árbol de consenso estricto (Search II), obtenido por Chase et al. (1993) para 499 taxa de plantas con semilla. La distancia fue tomada como el número de nodos que separan cada par de taxa (*patristic distance*) en el árbol filogenético de Chase et al. (1993) (Ver Apéndice).

## Resultados

Los resultados de esta tesis están presentados en dos secciones. La primera sección describe los aspectos funcionales de la germinación y el establecimiento de las once especies de plantas leñosas y su relación con el tamaño de la semilla. La segunda parte se relaciona con los aspectos evolutivos de la dinámica de germinación utilizando un enfoque comparativo entre especies.

### Germinación y Establecimiento

#### Dinámica de la Germinación y Establecimiento de las Plántulas

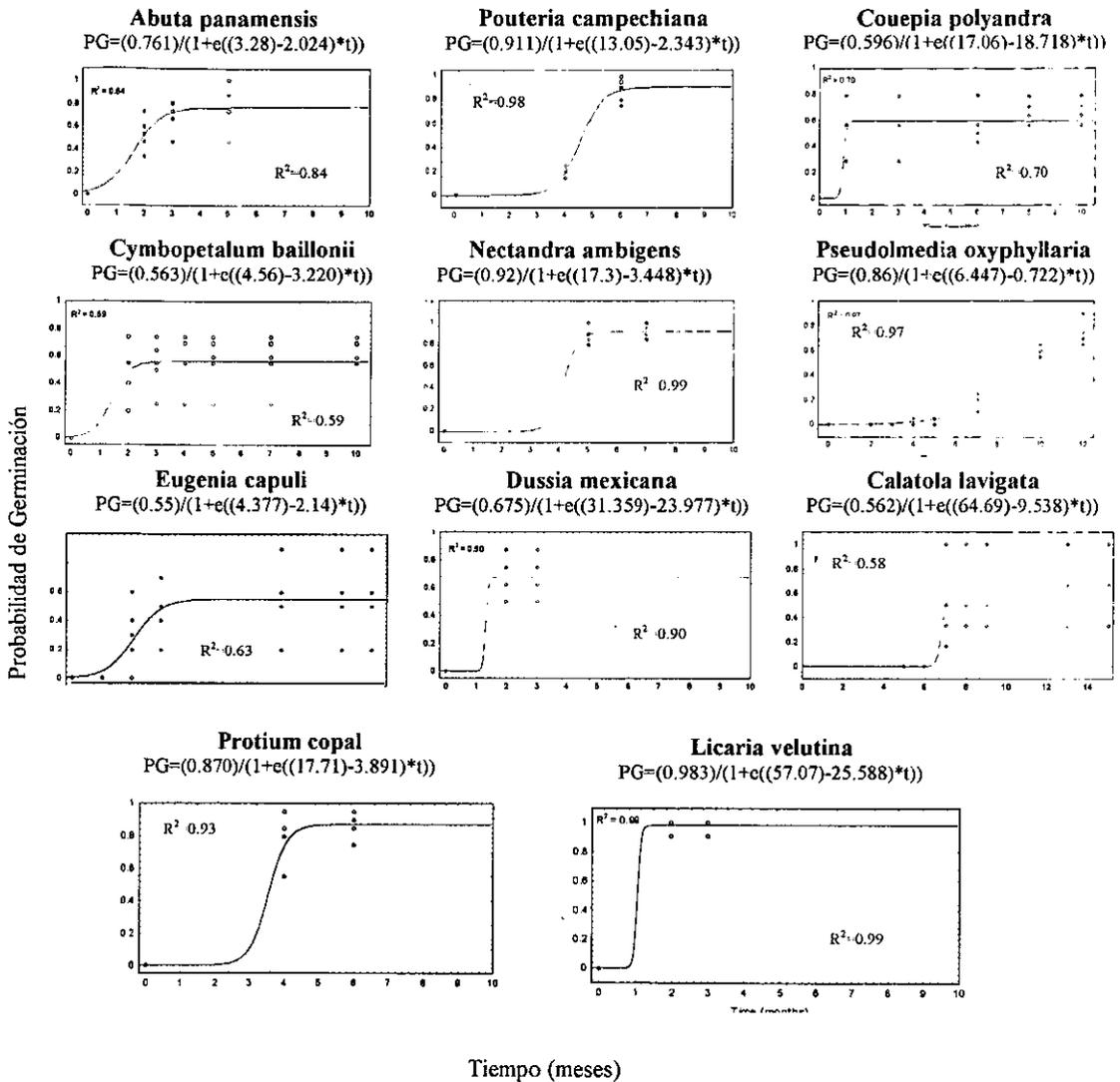
La proporción de semillas germinadas, así como la proporción de plántulas establecidas,

presentaron una amplia variación entre especies. La identidad específica influyó significativamente en la proporción de semillas germinadas ( $F= 132.748$ ,  $P<0.0005$ ,  $R^2=0.92$ ). La proporción máxima de semillas germinadas (K) para las once especies varió, tan sólo dentro de los tratamientos testigo, desde 52.6% (*Calatola laevigata*) hasta 98.3% (*Licaria velutina*). La tasa instantánea de germinación r del tratamiento testigo varió desde 0.722 en *Pseudolmedia oxyphyllaria* hasta 25.588 en *Licaria velutina* (Tabla 2). Otro factor muy variable en los lotes testigo fue el tiempo requerido para iniciar la germinación. Algunas especies como *Calatola laevigata* requirieron de hasta siete meses para empezar a germinar, mientras que otras alcanzaron su máxima proporción de semillas germinadas en sólo dos meses (e.g. *Licaria velutina*, *Dussia mexicana*; Fig. 2).

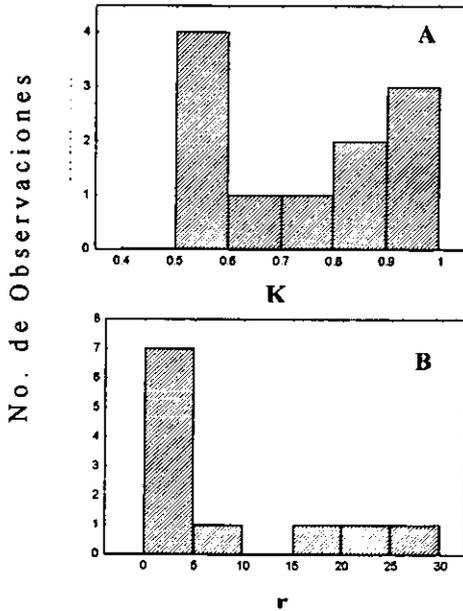
**Tabla 2.** Parámetros estimados (K y r), que describen la dinámica de la germinación de 11 especies de plantas leñosas de Los Tuxtlas, Ver. Se presentan los ajustes realizados para el testigo y cada uno de los tratamientos de depredación experimental. También se muestra la diferencia entre los valores extremos de K y r (valor absoluto). abpa.- *Abuta panamensis*; cyba - *Cymbopetalum baillonii*; euca.-*Eugenia capuli*.; poca.- *Pouteria campechana*; poxy.- *Pseudolmedia oxyphyllaria*; neca - *Nectandra ambigens*; live.- *Licaria velutina*; copo.- *Couepia polyandra*; dume.- *Dussia mexicana*; proco.- *Protium copal*; cala.- *Calatola laevigata*

Especie	K				r				ΔValores extremos	
	Testigo	1%	5%	10%	Testigo	1%	5%	10%	K	r
abpa	0,761	0,182	0,319	0,013	2,024	1,895	2,307	183,795	0,748	181,77
cyba	0,563	0,323	0,256	0,16	3,22	2,816	5,196	823,836	0,403	820,61
euca	0,55	0,26	0,02	0,08	2,14	0,812	8,376	14,403	0,470	12,26
poca	0,911	0,871	0,81	0,55	2,343	3,236	3,704	3,838	0,361	1,49
poxy	0,86	0,663	0,47	0,367	0,722	1,273	1,415	1,495	0,493	0,773
neca	0,92	0,95	0,96	0,97	3,44	3,933	3,485	4,067	0,050	0,627
live	0,983	0,983	0,883	0,883	25,588	25,378	10,07	9,763	0,100	15,82
copo	0,596	0,582	0,664	0,646	17,144	17,398	17,833	16,588	0,050	0,556
dume	0,675	0,763	0,8	0,775	22,828	23,032	9,724	18,976	0,100	3,85
proco	0,87	0	0	0	3,891	0	0	0	0,87	3,89
cala	0,526	0	0	0	9,543	0	0	0	0,526	9,54

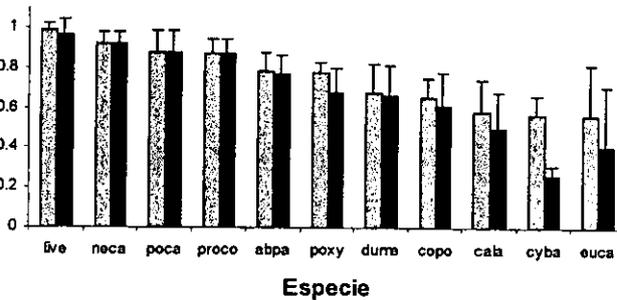
La Fig. 2 presenta los ajustes de los datos observados al modelo logístico. Es interesante observar que a pesar de la variación en la germinación dentro de una misma especie, el porcentaje de varianza explicada por el modelo fue en general muy alto. La figura también muestra que, una vez que habían empezado a germinar, la mayoría de las especies requirió de pocos meses para alcanzar su K. Sin embargo, éste no fue el caso de todas las especies, ya que *Pseudolmedia oxyphyllaria* extendió su germinación por aproximadamente ocho meses.



**Figura 2.** Dinámica de la germinación en los lotes testigo de 11 especies de plantas leñosas de la selva madura de Los Tuxtlas, Veracruz. Los datos observados se representan con un círculo abierto. La línea muestra el ajuste de los datos al modelo logístico:  $PG = \frac{K}{1+e^{a-t*b}}$  (Ver Métodos).



**Figura 3.** Distribución de frecuencias de los dos estimadores de la germinación obtenidos del modelo logístico de germinación de once especies de plantas leñosas tropicales en Los Tuxtlas, Veracruz. Las gráficas muestran la distribución de frecuencias de (A) la máxima proporción de germinación (K) y (B) la tasa instantánea de germinación (r) únicamente para los testigos.



**Figura 4.** Proporción de germinación y sobrevivencia de las plántulas de once especies de plantas leñosas tropicales de Los Tuxtlas, Veracruz. Las barras representan el promedio para los lotes testigo y las líneas en cada barra representan el error estándar.

■ Proporción de semillas germinadas. ■ Proporción de plántulas sobrevivientes al final del experimento. Especies: live, *Licaria velutina*; neca, *Nectandra ambigua*; poca, *Pouteria campechiana*; proco, *Protium copal*; abpa, *Abuta panamensis*; poxy, *Pseudolmedia oxyphyllaria*; durm, *Dusia mexicana*; copo, *Couepia polyandra*; cala, *Calatola laevigata*; cyba, *Cymbopetalum baillonii*; euca, *Eugenia capuli*.

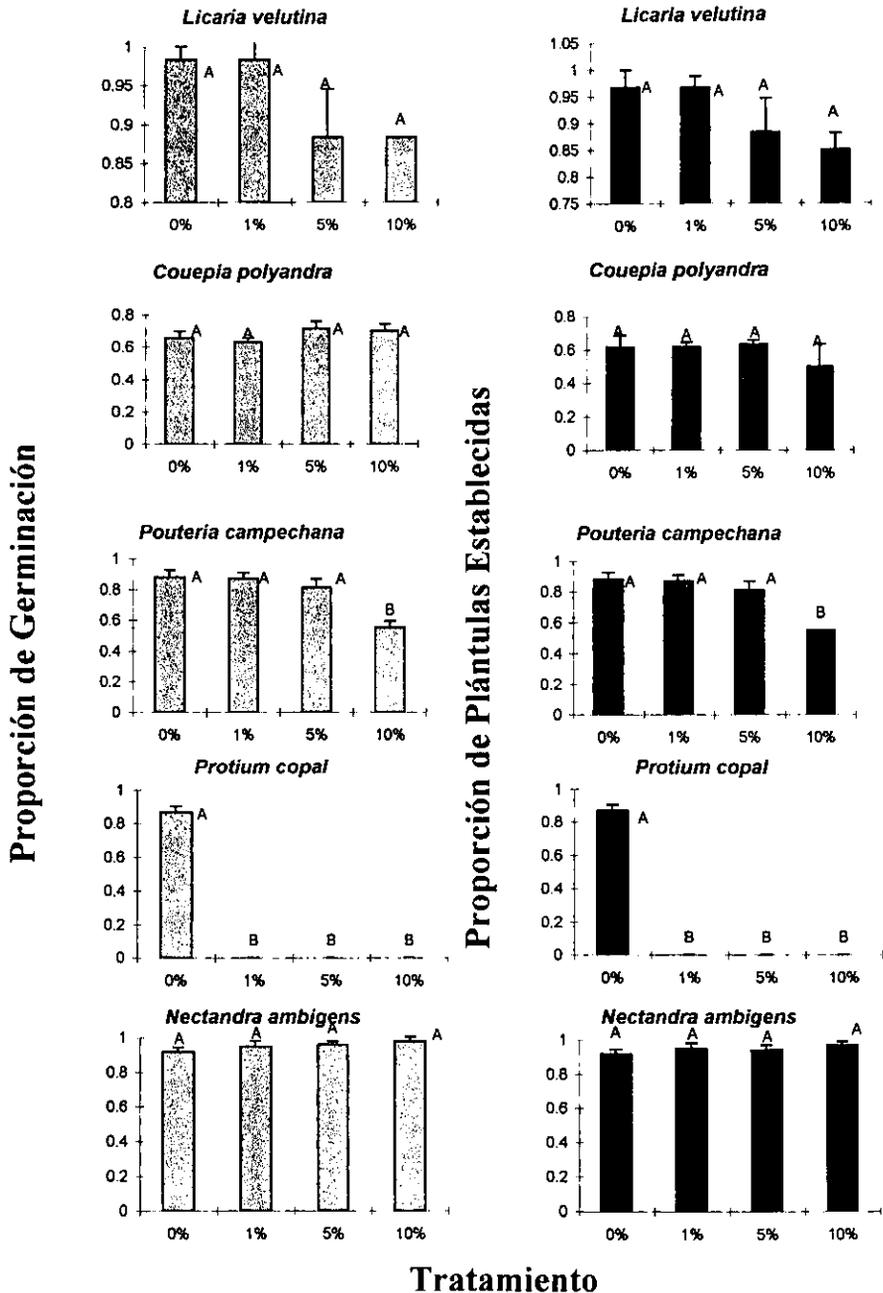
Por otra parte, la distribución de frecuencias de K no difirió significativamente de una distribución normal (Fig 3, Shapiro-Wilk  $W=0.899$ ,  $P<0.177$ ). De las 11 especies *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Protium copal*, *Pouteria campechiana*, *Nectandra ambigens* y *Licaria velutina* tienen una K mayor a 0.8, las mayores probabilidades de germinación observadas.

En el caso de la tasa de germinación r, la mayoría de las especies se encuentran concentradas en la primera clase (0.7-5) (Fig. 3), es decir las que germinan de una manera relativamente gradual a través del tiempo. Otras especies como *Couepia polyandra*, *Dussia mexicana* y *Licaria velutina* presentan valores de r mayores a 15, lo que implica que la germinación de la totalidad de las semillas es llevada a cabo en un lapso más corto (sincrónicas).

La probabilidad de establecimiento de las plántulas también mostró una amplia gama de variación entre especies ( $F=102.613$ ,  $P<0.0005$ ,  $R^2=0.89$ ). En general, la proporción de plántulas sobrevivientes al final del experimento fue equivalente al número de semillas germinadas (Fig. 4), lo que indica que en las condiciones del experimento la germinación fue el proceso más importante. Sin embargo, este tipo de respuesta no se aplica a todas las especies, como lo demuestra *Cymbopetalum baillonii* en la que el 56.3% de sus semillas germinaron, pero sólo la mitad sobrevivieron como plántulas (Fig. 4).

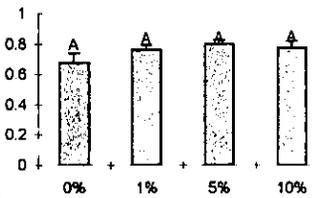
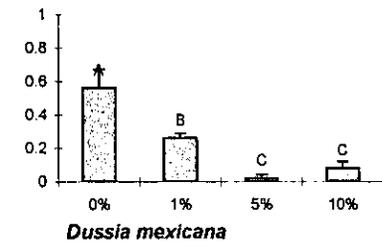
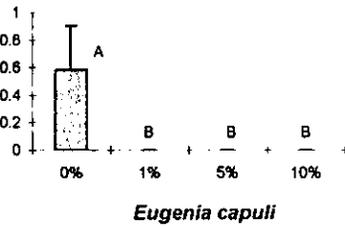
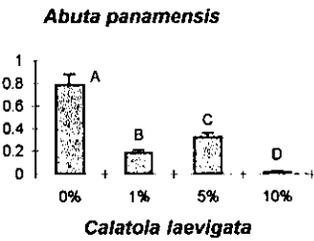
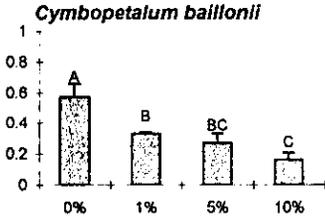
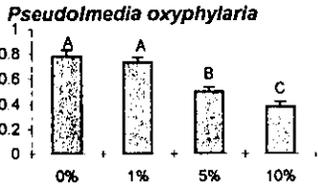
## Experimentos de Depredación Artificial

A pesar de que las especies estudiadas comparten un hábitat semejante en la selva, cada una respondió de manera diferente a los tratamientos de depredación, tanto en el número de semillas germinadas como en las plántulas sobrevivientes (Tabla 3; Fig. 5). Esta variación en la respuesta específica se evidenció en los parámetros K y r. En el caso de K, la respuesta individual de las especies fluctuó ampliamente cubriendo un ámbito desde cero hasta 0.983, el valor más alto observado en los lotes testigo (Tabla 2). Los valores observados de r variaron de forma aún más amplia, variando desde cero en el caso de las especies en las que la extracción de biomasa evitó completamente su germinación, hasta valores tan altos como 823.8. Los valores extremos de r fueron observados en algunas especies (e. g. *Abuta panamensis* y *Cymbopetalum baillonii*) cuando el daño alcanzó el



**Figura 5.** Proporción de semillas germinadas y de plántulas establecidas al final del experimento en once especies tropicales de Los Tuxtlas, Ver. Los tratamientos representan el porcentaje de biomasa de la semilla que fue removida en los experimentos de depredación artificial. Las barras con letras distintas dentro de una gráfica difieren significativamente ( $P < 0.05$ ). Las líneas verticales representan el E.E. de la media.

Proporción de Germinación



Proporción de Plántulas Establecidas

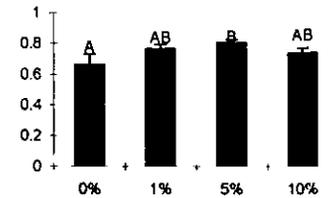
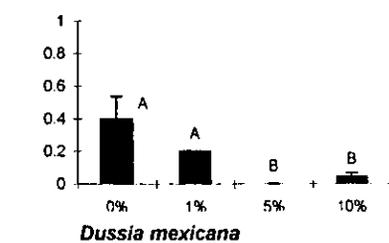
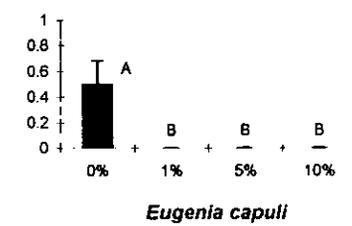
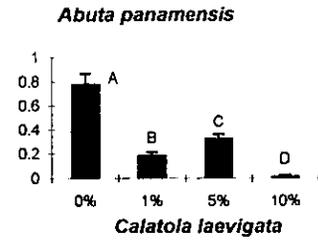
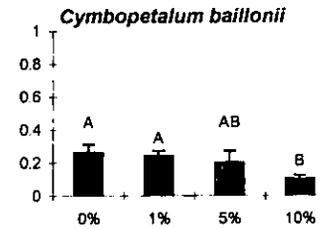
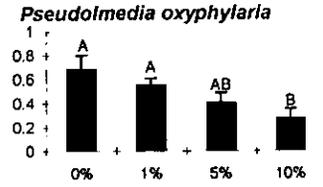


Figura 5. Continúa

Tratamiento

10% del peso de la semilla (Tabla 2). De manera general se puede observar que la depredación experimental provocó un ligero incremento en  $r$  y decremento en  $K$ , aunque esto no se presenta de manera particular en todas las especies. Este resultado sugiere que las semillas germinan de una forma más sincrónica después de sufrir cierto nivel de daño.

**Tabla 3.** ANDEVA de la germinación y la sobrevivencia de las plántulas por efecto de los tratamientos de depredación artificial y la interacción entre la identidad específica y el tratamiento. Todos los datos se transformaron a arcoseno.  $R^2$  representa la proporción de varianza explicada por el modelo (Especie+Tratamiento+Especie\*Tratamiento).

Semillas Germinadas			$R^2=0.9201$	
Fuente	g.l.	Suma de Cuadrados	F	P
Tratamiento	3	6.662	92.281	<0.0005
Especie*Tratamiento	30	8.667	8.667	<0.0005

Plántulas Sobrevivientes			$R^2=0.8924$	
Fuente	g.l.	Suma de Cuadrados	F	P
Tratamiento	3	6.044	58.207	<0.0005
Especie*Tratamiento	30	8.031	7.734	<0.0005

En la Fig. 6 se presentan los cambios en la probabilidad de germinación ocasionados por los tratamientos de depredación. Se puede observar que el daño a las semillas produjo diversas respuestas a la depredación, variando desde una completa imposibilidad para germinar frente a cualquier grado de daño (*Protium copal* y *Calatola laevigata*), hasta una aparente capacidad para soportar la depredación sin sufrir cambios importantes en la forma en que germinaban (*Nectandra ambigens*, *Couepia polyandra*, *Licaria velutina* y *Dussia mexicana*). Las respuestas dependieron no sólo de la cantidad de biomasa removida sino también de la especie considerada. Las diferentes respuestas observadas fueron agrupadas en cuatro patrones, que aquí llamaré grupos funcionales. Resulta notable señalar que a pesar de la diversidad específica de las plantas analizadas los diferentes niveles de depredación produjeron solamente cuatro tipos de respuesta (Fig.7). Estos grupos funcionales se caracterizaron por la manera en que la depredación afectó  $K$  y  $r$ .

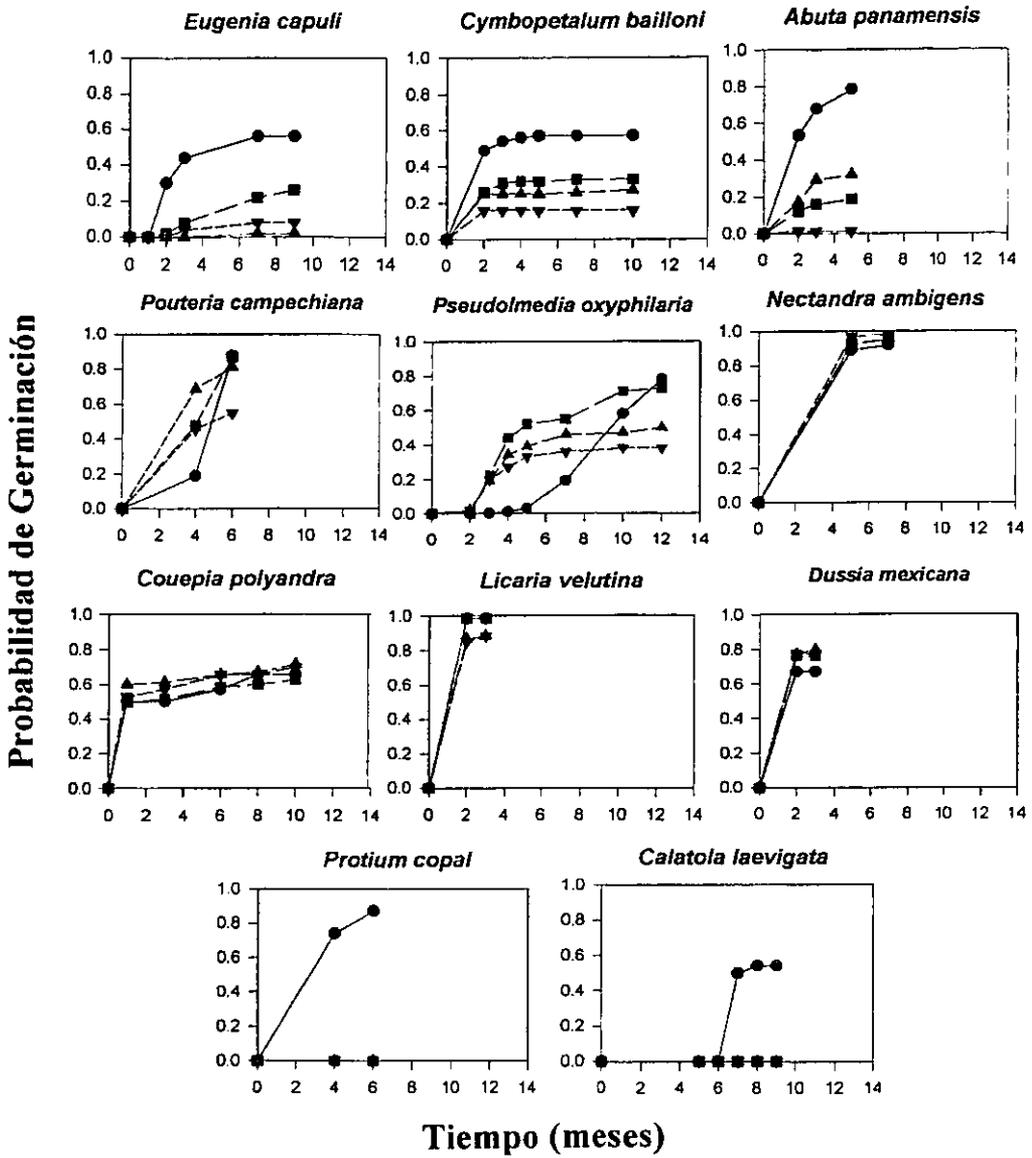
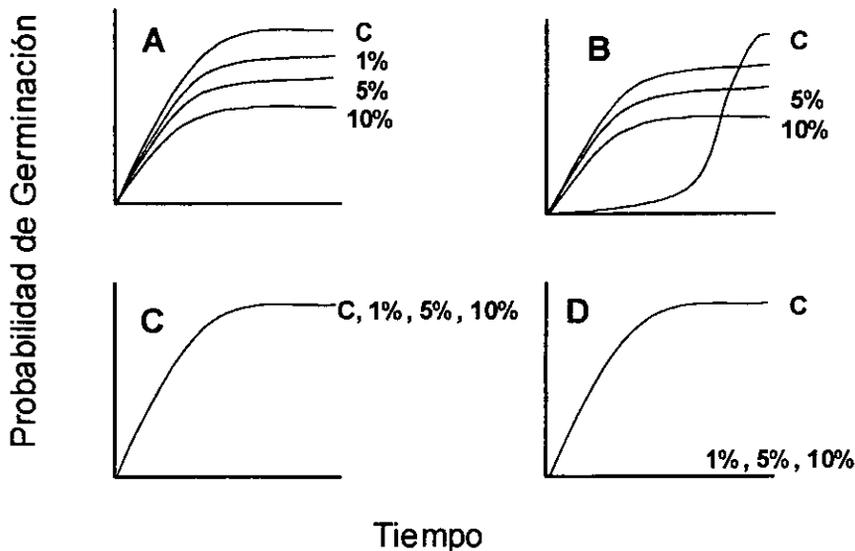


Figura 6. Datos experimentales que muestran los cambios en la dinámica de germinación ocasionados por la depredación artificial de las semillas de once especies de plantas leñosas tropicales de Los Tuxtlas, Veracruz. ● Control (sin depredación), ■ 1% de remoción de biomasa, ▲ 5% de remoción de biomasa, ▼ 10% de remoción de biomasa.

El primer grupo se caracteriza por una reducción progresiva en la máxima probabilidad de germinación a medida que se aumenta el grado de daño en la semilla (Fig. 7A). Al aumentar el nivel de depredación artificial al 10 %, K llegó a sus niveles más bajos (e. g. 0.013 en *Abuta panamensis*). Las especies de este grupo mostraron los niveles de K más bajos de entre todas las que lograron germinar después de la depredación artificial. Una de sus características distintivas fue que los tratamientos de daño no modificaron manifiestamente la forma de la curva de germinación respecto a los controles, lo que significa que los primeros germinan aproximadamente de la misma forma pero en menor proporción. Para el caso de r, ésta mostró una reducción en los tratamientos de daño del 1% y un incremento substancial en los de 5% y 10%, alcanzando valores muy altos (Tabla 2). Las especies incluidas en esta categoría son *Cymbopetalum baillonii*, *Abuta panamensis* y *Eugenia capuli*, todas con una probabilidad máxima de germinación baja a intermedia comparada con el resto de las especies (K= 0.55-0.76).

Un grupo similar es el formado por *Pouteria campechiana* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*, ambas con una probabilidad máxima de germinación alta (K= 0.86-0.91). Estas especies presentaron la misma reducción gradual en K al ir incrementando el daño. La mayor reducción en este parámetro fue en el tratamiento del 10% (Tabla 2). La característica que distingue a este grupo del anterior es que en este caso el daño aumentó el número de semillas que germinan rápido y cambió la curva de germinación de las semillas experimentales (Fig. 7B). Este cambio en la dinámica de germinación está acompañado de un aumento en r y de la ausencia de la latencia observada en los tratamientos testigo.

El tercer grupo funcional esta formado por las especies en las que el daño en las semillas no tiene un efecto en la germinación (Fig. 7C). Este grupo incluye más especies que cualquiera de los otros cuatro grupos de respuesta descritos. La probabilidad máxima de germinación en estas especies abarca ampliamente el ámbito de valores desde 0.6 hasta 0.98. En este grupo, ni K ni la dinámica de germinación son afectadas significativamente por la depredación. Especies tales como *Nectandra ambigens*, *Licaria velutina*, *Couepia polyandra* y *Dussia mexicana* aparentemente mantienen sus características de germinación, soportando un daño de hasta el 10% de su peso fresco.



**Figura 7.** Diferentes patrones de germinación observados en respuesta a la depredación artificial de once especies tropicales. A. Reducción progresiva de la germinación al incrementar el nivel de depredación artificial en la semilla. B. Reducción progresiva en la probabilidad de germinación al aumentar el nivel de daño, acompañado con un cambio en la velocidad de germinación de los tratamientos respecto al testigo. C. Diferentes niveles de depredación artificial no tienen efecto en la probabilidad de germinación. D. Cualquier nivel de daño evita completamente la germinación.

En el cuarto y último grupo se encuentran *Protium copal* y *Calatola laevigata*. En este caso, cualquier cantidad de daño evitó completamente la germinación (Fig. 7D). Es importante destacar que *C. laevigata* fue la especie con la menor probabilidad máxima de germinación (52.6%). En contraste, *Protium copal* tuvo valores relativamente altos (87%), lo que sugiere que la sensibilidad de las semillas no se explica solamente por el valor de K. Otra diferencia importante entre estas dos especies fue la latencia de las semillas, ya que mientras *Protium copal* alcanzó su máxima proporción de semillas germinadas en el sexto mes, *Calatola laevigata* empezó a germinar apenas en el séptimo, alcanzando su máximo en el mes diez.

## Establecimiento de las Plántulas en los Tratamientos de Daño

Los cuatro patrones de respuesta descritos para la germinación fueron similares a los de la sobrevivencia de las plántulas. Las especies con una disminución gradual en K al aumentar el daño también presentaron una reducción similar en el establecimiento de las plántulas, y las especies en las que no hubo diferencia en la germinación con respecto a la depredación mostraron un establecimiento equivalente (Fig. 5). Estos resultados sugieren que el daño a la semilla no tiene efectos significativos en el establecimiento de las plántulas a este nivel y en estas condiciones experimentales, y/o que independientemente de la cantidad de daño, una vez que la semilla ha germinado su expectativa de vida a través del establecimiento permanece alta, aunque es claro que es necesaria más evidencia para determinar este comportamiento

## Análisis Comparativos: Autocorrelación Filogenética

### Germinación

Con el objeto de explorar la influencia filogenética en la variación en K y en r se usó el método de autocorrelación filogenética (Cheverud et al., 1985). Esto permitió obtener los coeficientes de autocorrelación filogenética ( $\rho$ ), que miden el grado en el que las relaciones filogenéticas entre los grupos estudiados determinan el valor fenotípico de cada rasgo. El análisis se efectuó para diez de las once especies estudiadas aquí, ya que *Calatola laevigata* (Icacinaceae) no fue incluida debido a que la familia no está presente en la filogenia de plantas de Chase et al. (1993).

Los análisis llevados a cabo con la máxima probabilidad de germinación K, produjeron un coeficiente de  $\rho$  negativo (Tabla 4). De acuerdo a la interpretación tradicional del coeficiente, este valor negativo sugiere que las familias más cercanamente emparentadas en la filogenia tienden a presentar valores disímiles del atributo. La  $R^2$  para K fue de 0.663 mostrando que más del 66% de la varianza en este parámetro se puede atribuir a los efectos

filogenéticos. El mismo análisis de autocorrelación fue realizado para la tasa de germinación  $r$  y, una vez más, se obtuvo un coeficiente  $\rho$  negativo, aunque estadísticamente no significativo ( $P=0.0699$ ). La  $R^2$  en este caso fue menor pero aun así importante, explicando aproximadamente el 45% de la varianza (Tabla 4). Resumiendo, tanto  $K$  como  $r$  presentan valores altamente negativos para el coeficiente de autocorrelación filogenética, lo que sugiere que estos rasgos son más disímiles de lo que se podría esperar por las relaciones filogenéticas entre sus familias.

**Tabla 4.** Coeficientes de autocorrelación filogenética ( $\rho$ ) y proporción de la varianza explicada por la filogenia ( $R^2$ ) en tres rasgos de historia de vida de 11 especies leñosas de una selva tropical en el estado de Veracruz.

	n	$\rho$	P( $\rho$ )	Error Estándar ( $\rho$ )	$R^2$
Probabilidad de germinación (K)	10	-0.790	0.0001	0.113	0.663
Tasa de Germinación (r)	10	-0.640	0.0669	0.302	0.450
Tamaño de la Semilla	9	-0.740	0.0021	0.166	0.592

### Tamaño de la Semilla

Para el tamaño de las semillas se realizó otro análisis autocorrelativo, en el que no se incluyó a *Calatola laevigata* ni a *Protium copal*, esta última especie debido a que no se contaba con los datos de tamaño. Para este caso también,  $\rho$  fue altamente negativo y el valor de  $R^2$  fue de 0.592 (Tabla 4), señalando una influencia importante de la historia filogenética en el atributo.

### Dinámica de la germinación y su relación con el tamaño de la semilla

El tamaño de la semilla está correlacionado con muchas de las características que influyen a la germinación, por ejemplo, el grueso de la testa y la cantidad de reservas disponibles para el desarrollo del embrión entre otras. Así pues, es de esperarse que los

atributos de la germinación como K y r estén influenciados por el tamaño de la semilla. Por este motivo, se realizaron regresiones lineares entre K y r como variables dependientes y el tamaño de la semilla como la variable independiente (Tabla 5). Cuando se hizo la regresión la probabilidad máxima de germinación K contra el volumen de la semilla, se obtuvo una correlación negativa aunque no estadísticamente significativa. La tendencia negativa en la reducción en K al incrementar el volumen de la semilla fue invertida cuando *Calatola laevigata* fue excluida del análisis. No obstante, en este análisis la pendiente tampoco fue significativa. Al realizar una regresión entre la tasa de germinación (r) y el tamaño de la semilla, se obtuvo una pendiente positiva independientemente de si se incluía o no a *Calatola laevigata* (Tabla 5). Estos análisis no fueron estadísticamente significativos.

**Tabla 5.** Regresiones entre las características de germinación y el tamaño de la semilla de once especies tropicales de Los Tuxtlas, Veracruz.  $\beta$  representa la pendiente de la regresión; los resultados estadísticamente significativos se presentan en negritas. Los datos libres del efecto filogenético fueron calculados para el tamaño de la semilla y las características de germinación K y r, en un análisis de autocorrelación (Cheverud et al., 1985).

Variable Independiente	n	K			r		
		$\beta$	P	R <sup>2</sup>	$\beta$	P	R <sup>2</sup>
Tamaño de la Semilla	10	-0.330	0.357	0.106	0.089	0.807	0.007
Tamaño de la Semilla (No <i>C. laevigata</i> )	9	0.471	0.200	0.222	0.328	0.389	0.107
Datos libres del Efecto Filogenético	9	<b>0.841</b>	<b>0.004</b>	<b>0.706</b>	-0.250	0.518	0.061

En un intento por separar la inercia filogenética de los rasgos estudiados y determinar si existe una correlación entre el tamaño de la semilla y las características de la germinación considerando únicamente la evolución independiente de cada especie, llevé a cabo un análisis de regresión entre los valores específicos (i.e. evolución independiente del taxón) del tamaño de la semilla y los de r y K. En el caso de K obtuve una relación positiva y significativa con el tamaño de la semilla. El alto valor de la R<sup>2</sup> sugiere que la magnitud del efecto filogenético ha sido considerable. Por lo tanto, cuando la inercia filogenética es

removida, las especies con semillas más grandes tienden a presentar mayores probabilidades máximas de germinación (Tabla 5). Para la tasa de germinación,  $r$ , la pendiente se torna negativa en contraste con la obtenida con los datos en crudo, pero una vez más, no es significativa. Tampoco fue posible establecer una correlación significativa entre los valores residuales de  $K$  contra  $r$ , ( $\beta = -0.410$ ,  $P = 0.238$ ).

## Discusión

Las características asociadas con la germinación de las 11 especies analizadas en este trabajo presentaron una gran variación. Tanto la máxima probabilidad máxima de germinación ( $K$ ) como la tasa instantánea de germinación ( $r$ ) y el tamaño de la semilla variaron significativamente entre las especies. A pesar de esta variación, la respuesta a la depredación se resumió en sólo cuatro patrones. Se estableció una correlación positiva entre una de las características de la germinación ( $K$ ) y el tamaño de la semilla, cuando fueron analizados los valores específicos de ambos rasgos. Los análisis de autocorrelación filogenética dieron como resultado coeficientes ( $\rho$ ) negativos. Estos valores evidencian un patrón en la distribución de las características de la semilla y la germinación entre especies, diferente al esperado (en el que las especies más cercanas presentan mayor semejanza entre sí (Harvey y Pagel, 1991)), lo que plantea interesantes preguntas acerca de las posibles causas y consecuencias de este fenómeno.

Se ha discutido que algunos rasgos de historia de vida de las especies de la selva madura son adaptaciones que les permiten establecerse y crecer en las condiciones encontradas en la sombra característica de estos ambientes (Bazzaz, 1984, 1991). De cualquier forma incluso dentro de un mismo hábitat, la variación entre las características de las especies puede ser significativa como lo muestran nuestros resultados. A pesar de la aparente homogeneidad que existe en el suelo de la selva madura, las especies mostraron una gran variación en los atributos relacionados con la germinación. Los valores de  $K$  y  $r$  variaron entre 2 y 110 veces, respectivamente, tan sólo en los tratamientos testigo. Además, el tiempo necesario para iniciar la germinación varió desde unos cuantos días hasta siete

removida, las especies con semillas más grandes tienden a presentar mayores probabilidades máximas de germinación (Tabla 5). Para la tasa de germinación,  $r$ , la pendiente se torna negativa en contraste con la obtenida con los datos en crudo, pero una vez más, no es significativa. Tampoco fue posible establecer una correlación significativa entre los valores residuales de  $K$  contra  $r$ , ( $\beta = -0.410$ ,  $P = 0.238$ ).

## Discusión

Las características asociadas con la germinación de las 11 especies analizadas en este trabajo presentaron una gran variación. Tanto la máxima probabilidad máxima de germinación ( $K$ ) como la tasa instantánea de germinación ( $r$ ) y el tamaño de la semilla variaron significativamente entre las especies. A pesar de esta variación, la respuesta a la depredación se resumió en sólo cuatro patrones. Se estableció una correlación positiva entre una de las características de la germinación ( $K$ ) y el tamaño de la semilla, cuando fueron analizados los valores específicos de ambos rasgos. Los análisis de autocorrelación filogenética dieron como resultado coeficientes ( $\rho$ ) negativos. Estos valores evidencian un patrón en la distribución de las características de la semilla y la germinación entre especies, diferente al esperado (en el que las especies más cercanas presentan mayor semejanza entre sí (Harvey y Pagel, 1991)), lo que plantea interesantes preguntas acerca de las posibles causas y consecuencias de este fenómeno.

Se ha discutido que algunos rasgos de historia de vida de las especies de la selva madura son adaptaciones que les permiten establecerse y crecer en las condiciones encontradas en la sombra característica de estos ambientes (Bazzaz, 1984, 1991). De cualquier forma incluso dentro de un mismo hábitat, la variación entre las características de las especies puede ser significativa como lo muestran nuestros resultados. A pesar de la aparente homogeneidad que existe en el suelo de la selva madura, las especies mostraron una gran variación en los atributos relacionados con la germinación. Los valores de  $K$  y  $r$  variaron entre 2 y 110 veces, respectivamente, tan sólo en los tratamientos testigo. Además, el tiempo necesario para iniciar la germinación varió desde unos cuantos días hasta siete

meses, lo que señala diferentes patrones y requerimientos de germinación entre las especies. Las plantas de la selva madura tienen por lo regular tasas de germinación altas (en este caso, las semillas germinan en periodos relativamente cortos) y periodos de latencia reducidos (Bazzaz, 1991).

En general, las especies estudiadas aquí presentaron estas características, aunque hubo excepciones como los casos de *Calatola laevigata* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*. En estas últimas dos especies, los periodos de latencia y las bajas tasas de germinación observados pueden ser producto de factores tales como una testa impermeable en el caso de *C. laevigata* (Grubb et al., 1998), un embrión inmaduro, condiciones inadecuadas para germinar (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1996) o incluso debido a la deshidratación sufrida por las semillas en los tratamientos experimentales (A. Orozco-Segovia, *com. pers.*). Si en estas dos especies, la latencia observada estuviera determinada por una testa impermeable, podría esperarse que la penetración de la misma pudiera acelerar la velocidad de la germinación. Se ha demostrado que numerosas especies de ecosistemas tropicales requieren cierto grado de perturbación física en la testa para iniciar la germinación (Janzen, 1981, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1986, Armstrong y Westoby, 1993, Teketay y Granström, 1997). Este puede ser el caso de especies como *P. oxyphyllaria* en la cual el daño artificial reduce el tiempo para alcanzar cierta proporción de germinación (por ejemplo, 20%) de siete a tres meses. Nuestros resultados apoyan la idea de que las testas impermeables fueron, al menos en algunas especies, responsables de los estados de latencia y de las bajas tasas de germinación observadas.

Uno podría preguntarse acerca del significado de encontrar solamente cuatro diferentes patrones de respuesta a la depredación. En las selvas tropicales, la depredación de semillas es responsable de una gran mortalidad en los primeros estadios del desarrollo de las plantas (Dirzo y Domínguez, 1986, Brown y Venable, 1991, Holl y Lulow, 1997, Bate et al., 1998). Esta depredación constituye un factor que influye grandemente sobre la dinámica de la población y la evolución de las historias de vida de los árboles en las comunidades tropicales (Bate et al., 1998). Entre las características que pueden ser consideradas como adaptaciones para escapar al ataque de los depredadores de semillas se encuentra el rápido desarrollo de la semilla (es decir, el escape mediante la ausencia de un periodo latente). En una situación donde el riesgo de depredación es elevado, la selección natural favorecería a

los individuos que transitan más rápidamente a las fases menos susceptibles (Blate et al., 1998). Este rápido tránsito al estadio de plántula es observado en varias especies de nuestra muestra. Otra estrategia es invertir en defensa (resistencia). Por ejemplo, las testas gruesas y duras de *Calatola laevigata* y *Protium copal*, pueden evitar el ataque de una gran cantidad de depredadores; ambas especies tienen semillas grandes que significan una gran inversión de recursos y que son incapaces de germinar cuando son removidas cantidades tan pequeñas como el 1% de su peso fresco. Otra defensa alternativa contra la depredación es la tolerancia, es decir la habilidad para soportar cierto grado de depredación con poca o ninguna consecuencia en la adecuación (Janzen, 1976).

La mayoría de las especies estudiadas aquí fueron capaces de soportar cierto grado de depredación aunque sus respuestas variaron ampliamente. Una respuesta que posiblemente refleje una estrategia de tolerancia a la depredación fue la mostrada por especies como *Nectandra ambigens*, *Couepia polyandra*, *Licaria velutina* y *Dussia mexicana*, las cuales soportaron la extracción de hasta 10% de su peso sin mostrar cambios evidentes en la dinámica de germinación. Es de esperarse que especies como las mencionadas anteriormente estén comúnmente sujetas a tasas de depredación altas en las que el depredador consume la semilla solamente de manera parcial y no total. Por ejemplo, Sánchez Garduño (1996) encontró que las larvas de Coleoptera (Bruchidae y Scolitidae) atacan prolíficamente a *Nectandra ambigens*, consumiendo las semillas sólo parcialmente. De manera similar, la depredación artificial en *Mucuna andreana* (Janzen, 1976) aparentemente solo mata a la semilla cuando el daño simulado alcanza el embrión.

De cualquier forma, no todas las especies son capaces de soportar el daño sin sufrir un cambio marcado en las características de la germinación. Cinco de las once especies sufrieron una disminución proporcional en  $K$  al aumentar el grado de daño (*Cymbopetalum baillonii*, *Abuta panamensis*, *Eugenia capuli*, *Pouteria campechiana* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*), un resultado similar al encontrado por Janzen (1976) con *Mucuna andreana*. En este trabajo se consideró que la extracción creciente de biomasa reflejó una reducción en la cantidad de reservas disponibles para el embrión en sus primeras etapas de desarrollo (Lord et al., 1995, Dalling y Harms, 1999). De acuerdo a la correlación entre la cantidad de reservas en la semilla y el tamaño de esta (cf. Paz Hernández, 1999), esto equivaldría a decir que el incremento en el daño es similar a una reducción en el tamaño de la semilla

(Janzen, 1976). Por lo tanto, en los experimentos de depredación artificial de las cinco especies mencionadas,  $K$  puede considerarse como una función dependiente del tamaño de la semilla.

La relación entre las características de la germinación ( $K$ ) y el tamaño de la semilla en los tratamientos experimentales es de esperarse, considerando que las variables de la germinación podrían estar correlacionadas, al menos teóricamente (Arnold, 1992), con las características morfológicas. Por ejemplo, en diversos estudios (para una revisión ver Paz Hernández, 1999) se ha encontrado una correlación directa entre el tamaño de la semilla y su tasa y/o probabilidad de germinación, lo que sugiere frecuentemente que las semillas más grandes tienen proporciones de germinación altas pero tasas de germinación bajas, y viceversa para las semillas pequeñas. Lo que puede resultar sorprendente, entonces, es la ausencia de correlaciones entre los rasgos de la germinación ( $K$  y  $r$ ) y el tamaño de la semilla, al analizar los datos en crudo de los lotes testigo de las especies comprendidas en esta tesis.

Sin embargo, si fue posible encontrar una relación entre la germinación y la morfología de la semilla para los lotes testigo, al incluir un análisis comparativo entre especies. Mediante el análisis comparativo, se pudo establecer una correlación positiva entre  $K$  y el tamaño de la semilla, similar a la mostrada mediante los experimentos de depredación artificial. Esta correlación sólo pudo ser establecida cuando se removió la varianza correspondiente a los efectos filogenéticos de ambos rasgos, es decir, cuando se utilizaron en la regresión únicamente los valores específicos. A pesar de que ha surgido cierta controversia acerca de la interpretación de estos valores filogenéticos y específicos (Losos y Miles, 1994), estos últimos (valores residuales) representan, al menos en parte, la evolución independiente del taxón (Gittleman y Luh, 1992), misma que puede ser interpretada como adaptación.

Puntualizando, la depredación artificial ejercida sobre las semillas permitió evidenciar un compromiso entre la probabilidad máxima de germinación ( $K$ ) y el tamaño de la semilla, que no se apreciaba en los datos en crudo de los lotes testigo, pero que se vuelve claro al analizar los valores de los rasgos resultados de la evolución independiente de los taxa.

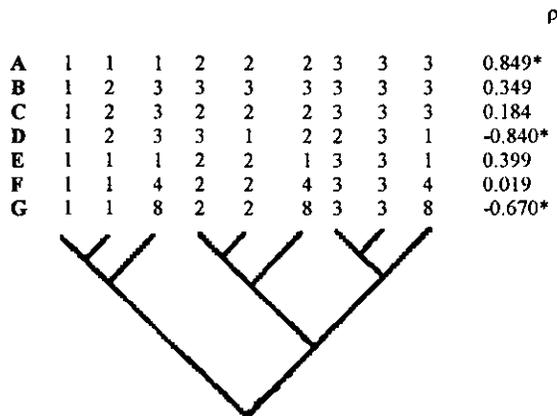
Además de dividir la varianza de un rasgo en sus componentes filogenéticos y específicos, el análisis de autocorrelación filogenética permite obtener un coeficiente ( $\rho$ )

que cuantifica la capacidad de predecir los valores fenotípicos con base en la filogenia. En los estudios que utilizan este análisis, se acusan generalmente, valores positivos —que indican que las especies más cercanamente emparentadas tienden a presentar atributos más parecidos que aquellas más lejanamente relacionadas—. Los valores negativos —tradicionalmente interpretados como ‘disimilitud entre taxa cercanamente emparentados’ (Cheverud y Dow, 1985)— se acusan menos frecuentemente.

En esta tesis se encontraron valores de  $\rho$  negativos para la probabilidad máxima de germinación (K) y el tamaño de la semilla (para la tasa de germinación (r),  $\rho$  fue negativo pero con  $P=0.0669$ ). Estos valores negativos sugieren una distribución en los rasgos contrastante con el patrón, que generalmente se esperaría produjera el curso de la evolución, en el que las especies más cercanamente emparentadas tienden a presentar atributos más parecidos (Harvey y Pagel, 1991, Herrera, 1992, Jordano, 1995). Con el fin de tratar de comprender mejor las condiciones en las que se pueden presentar los valores negativos de  $\rho$ , en el presente trabajo se realizó una simulación del análisis de autocorrelación filogenética, utilizando diferentes valores y distribuciones para un atributo en una filogenia predeterminada (Fig. 8).

A pesar de que este método ha sido sujeto recientemente a diversas revisiones (Harvey y Pagel, 1991, Losos y Miles, 1994, Gittleman y Luh, 1992, Morales, *en revisión*) en las que se han señalado algunas de las ventajas y desventajas de este método, un supuesto ampliamente aceptado (implícita o explícitamente) es que los valores negativos de  $\rho$  representan disimilitud entre especies cercanamente emparentadas, sin que se cuestione qué otras situaciones pueden producir este resultado. En la simulación realizada aquí (Fig. 8, programa MRHO3, Miles y Dunham, 1992), utilizando la misma topología del árbol y valores del rasgo similares a los de Losos y Miles (1994), se encontró una combinación de valores alternativos para producir  $\rho$  menores que cero. Fue posible obtener  $\rho$  negativas utilizando una topología con especies más cercanas y similares y especies más lejanas siendo distintas de sus parientes pero similares entre ellas (Fig. 8 G). Aparte de la distribución del rasgo en el árbol filogenético, la autocorrelación también fue determinada por los valores del rasgo en sí. De esta manera, la misma distribución del rasgo puede producir cambios muy importantes en  $\rho$  cambiando únicamente el valor otorgado al rasgo (Fig. 8 E-G). Losos y Miles (1994) ya habían notado que el estadístico de autocorrelación

es simplemente “una medida de qué tan bien los valores de las especies pueden ser predichos por la filogenia”, pero no han ido más allá en el establecimiento de cuáles otras combinaciones de valores puede originar  $\rho$  negativas. La simulación realizada aquí es una primera aproximación a este tipo de arreglos, sugiriendo que hace falta una mayor precaución cuando se interpreta este estadístico. A continuación, se intentará llegar a la interpretación de  $\rho$  más adecuada para los coeficientes negativos encontrados en esta tesis.



**Figura 8.** Coeficientes de autocorrelación filogenética ( $\rho$ ) para diferentes distribuciones de los valores del rasgo usando el método de autocorrelación de Cheverud & Dow (1985). El árbol filogenético y las simulaciones A-D obtenidos de Losos & Miles (1994). Los valores negativos de  $\rho$  se obtienen incluso cuando los taxa cercanamente relacionados presentan valores similares y aquellos más lejanamente relacionados convergen (simulación G). El coeficiente también depende de los valores del rasgo (simulaciones E-G). La distancia entre cualquier par de taxa se asigna con base en el número de nodos que los separa. (\*)  $P < 0.05$ .

El uso del análisis de autocorrelación filogenética en sistemas vegetales es relativamente muy reciente (Jordano, 1995, Martínez, 1999, Morales 2000). El resultado general reportado en estos trabajos es una correlación positiva entre la proximidad filogenética y la similitud del rasgo. Una excepción es el trabajo de Martínez (1999), que reporta una  $\rho$  negativa para la relación entre las características de la hoja y la defensa contra herbívoros.

Se ha demostrado que el tamaño de la semilla es filogenéticamente constante (Jordano, 1995, Lord et al. 1995, Lord et al. 1997). Esta constancia se expresa como la similitud en el tamaño de la semilla entre especies estrechamente relacionadas. Sin embargo, se sabe poco acerca de otras características relacionadas con la germinación. En un estudio realizado por Jordano (1995), cubriendo la flora de casi todos los continentes, se encontró solamente coeficientes de autocorrelación positivos para las características del fruto y la semilla, incluyendo el tamaño de esta última. Morales (2000) realizó otro estudio en once especies del género *Tithonia* y detectó también valores positivos para el tamaño de la semilla y otras características ecológicas y demográficas. Así pues, el resultado encontrado en esta tesis, independientemente de su interpretación, parece diferir de los datos teóricos y empíricos obtenidos en estudios que relacionan las características de la semilla y su germinación con la historia filogenética. Un factor que debe ser considerado cuando se analiza la disimilitud de especies relacionadas filogenéticamente es que la muestra utilizada aquí incluyó pocas especies, un problema que se podría resolver aumentando el número de especies analizadas. De cualquier forma, el hecho de que los coeficientes negativos se hayan encontrado tanto para el tamaño de la semilla como para K (dos rasgos correlacionados positivamente) sugiere una razón biológica para esta divergencia. Una posibilidad es que las especies que comparten el ambiente particular de la selva madura (en las que se esperaría existieran similitudes por desarrollarse en ambientes similares), son exitosas ahí debido a otros rasgos que no se relacionan con las características de la semilla y su germinación, aún sabiendo que éstos son usados frecuentemente para definir los grupos funcionales en los bosques tropicales (Martínez Ramos y Samper, 1998).

Un resultado notable en los análisis comparativos es que la historia filogenética relacionada con una  $\rho$  negativa explica aproximadamente entre el 45 y el 67% de la varianza en los rasgos estudiados. Esto demuestra no sólo el amplio grado de influencia que tiene la filogenia en los atributos, sino que además, al ser un valor negativo, sugiere que la distribución de cada rasgo no es un efecto únicamente de la proximidad filogenética. Las autocorrelaciones negativas estudiadas aquí se explican probablemente por una combinación de eventos divergentes entre las familias más relacionadas, junto con convergencias entre las que están más lejanamente emparentadas (tal vez similar a la distribución de rasgos en G, Fig. 8). En este caso, los grupos cercanamente relacionados

podrían encontrar mayor provecho en la divergencia de algunos rasgos (*e. g.* las características de la semilla y la germinación) evitando la competencia entre parientes (posiblemente permitiendo la diferenciación del nicho). Por otro lado, los grupos más lejanamente relacionados podrían encontrar mayores ventajas en compartir cierto arreglo de características que les permitieran competir más exitosamente en ambientes semejantes (*e.g.* la selva madura). Así mismo, la variación en los valores de  $R^2$  para cada rasgo puede interpretarse como diferentes grados de plasticidad evolutiva.

Se ha sugerido que uno de los principales efectos de la historia filogenética son las restricciones, responsables, en un amplio grado, de la similitud observada entre especies relacionadas (Harvey y Pagel, 1991). Apenas recientemente se ha comenzado a dar énfasis a otros procesos, como el conservacionismo filogenético del nicho, para explicar la similitud entre taxa (Lord et al., 1995). De cualquier forma, como se ha mostrado en esta tesis, puede haber otras expresiones de la historia filogenética en la distribución de los rasgos entre especies compitiendo en ambientes similares, no resultando siempre en un patrón de similitud entre taxa cercanamente emparentados. No obstante, habría que insistir en que esto último depende de la 'cercanía' filogenética entre las especies estudiadas.

En conclusión, las especies del bosque maduro presentan diferentes dinámicas de germinación y respuestas a la depredación artificial. La especie y la cantidad de daño ejercido en la semilla pueden determinar la respuesta específica en cada caso, formando cuatro patrones de respuesta. Las características de germinación ( $K$  y  $r$ ) no estuvieron relacionadas con el tamaño de la semilla o la estrategia de historia de vida. Se estableció una correlación entre el tamaño de la semilla y  $K$  cuando fueron utilizados los valores específicos (*i.e.* evolución independiente de los taxa) para ambos rasgos analizados. Esta correlación también fue sugerida al analizar el efecto de la depredación artificial sobre la germinación de algunas especies.

A pesar de las expectativas originales de este trabajo, los resultados sugieren que el patrón evolutivo de las especies estudiadas difiere del encontrado en otros estudios comparativos (Mazer, 1989, Herrera, 1992, Jordano, 1995, Lord et al., 1995, Morales 2000). El hallazgo de  $\rho$  negativas en todos los análisis comparativos realizados en este estudio, sugiere que la evolución de la germinación es una combinación de divergencia entre las especies más emparentadas y convergencia entre las más alejadas. Este resultado

indica que la interpretación de los estadísticos derivados de los análisis comparativos es más complicada de lo que se había supuesto hasta ahora (Losos y Miles, 1994). Además de las consecuencias metodológicas, estos resultados sugieren que el proceso evolutivo excede la complejidad de los mejores métodos comparativos.

Obviamente, esta afirmación, así como muchos de los resultados descritos en este trabajo, requieren de más estudios que amplíen nuestra comprensión de los procesos evolutivos.

## Referencias

- Armstrong, D.P. y Westoby, M. (1993) Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* **74**, 1092-1100.
- Arnold, S.J. (1992) Constraints on phenotypic evolution. *Am. Nat.* **140**, S85-S107.
- Backlund, A. y Bremer, B. (1997) Phylogeny of the Asteridaes str. based on *rbcL* sequences, with particular references to the Dipsacales. *Plant Syst. Evol.* **207**, 225-254.
- Bazzaz, F.A. (1984) Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. In: Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanes, C., (Eds.) *Physiological ecology of plants in the wet tropics*, pp. 233-243. Dordrecht: Junk Publishers
- Bazzaz, F.A. (1991) Regeneration of tropical forests: Physiological responses of pioneer and secondary species. En: Gomez-Pompa, A., Whilmore, T.A. y Hadley, M., (Eds.) *Rain forest regeneration and management*, pp. 91-118. Paris: UNESCO
- Blate, G.M., Peart, D.R. y Leighton, M. (1998) Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos* **82**, 522-538.
- Bongers, F. J. J. y Popma J. A. M. (1988) Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest: Species differentiation in relation to gap associated environmental heterogeneity. Tesis Doctoral. Utrecht. xvi + 185 pp.
- Bongers, F. J. J., Popma J. A. M., Meave del Castillo, J y Carabias, J. (1988) Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*. **74**, 55-80.
- Brown, J.S. y Venable, D.L. (1991) Life-history evolution of seed-bank annuals in response to seed predation. *Evol.Ecol.* **5**, 12-29.

indica que la interpretación de los estadísticos derivados de los análisis comparativos es más complicada de lo que se había supuesto hasta ahora (Losos y Miles, 1994). Además de las consecuencias metodológicas, estos resultados sugieren que el proceso evolutivo excede la complejidad de los mejores métodos comparativos.

Obviamente, esta afirmación, así como muchos de los resultados descritos en este trabajo, requieren de más estudios que amplien nuestra comprensión de los procesos evolutivos.

## Referencias

- Armstrong, D.P. y Westoby, M. (1993) Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* **74**, 1092-1100.
- Arnold, S.J. (1992) Constraints on phenotypic evolution. *Am. Nat.* **140**, S85-S107.
- Backlund, A. y Bremer, B. (1997) Phylogeny of the Asteridaes str. based on *rbcL* sequences, with particular references to the Dipsacales. *Plant Syst. Evol.* **207**, 225-254.
- Bazzaz, F.A. (1984) Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. In: Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanes, C., (Eds.) *Physiological ecology of plants in the wet tropics*, pp. 233-243. Dordrecht: Junk Publishers
- Bazzaz, F.A. (1991) Regeneration of tropical forests: Physiological responses of pioneer and secondary species. En: Gomez-Pompa, A., Whilmore, T.A. y Hadley, M., (Eds.) *Rain forest regeneration and management*, pp. 91-118. Paris: UNESCO
- Blate, G.M., Peart, D.R. y Leighton, M. (1998) Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos* **82**, 522-538.
- Bongers, F. J. J. y Popma J. A. M. (1988) Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest: Species differentiation in relation to gap associated environmental heterogeneity. Tesis Doctoral. Utrecht. xvi + 185 pp.
- Bongers, F. J. J., Popma J. A. M., Meave del Castillo, J y Carabias, J. (1988) Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* **74**, 55-80.
- Brown, J.S. y Venable, D.L. (1991) Life-history evolution of seed-bank annuals in response to seed predation. *Evol.Ecol.* **5**, 12-29.

- Chase, M.H., Soltis, D.E., Olmstead, R.G., Morgan, D.R., Les, D.H., Mishler, B.D., Duvall, M.R., Price, R.A., Hills, H.G., Qiu, Y.L., Kron, K.A., Rettig, J.H., Conti, E., Palmer, J.D., Manhart, J.R., Sytsma, K.J., Michaels, H.J., Kress, W.J., Karol, K.G., Clark, W.D., Hedrén, M., Gaut, B.S., Jansen, R.K., Kim, K.J., Wimpee, C.F., Smith, J.F., Furnier, G.R., Strauss, S.H., Xiang, Q.Y., Plunkett, G.M., Soltis, P.S., Swensen, S.M., Williams, S.E., Gadek, P.A., Quinn, C.J., Eguiarte, L.E., Golenberg, E., Learn, G.H., Graham, S.W., Barrett, S.C.H., Dayanandan, S. y Albert, V.A. (1993) Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann.Missouri Bot.Gard.* 80, 528-580.
- Cheverud, J.M. y Dow, M.M. (1985) An autocorrelation analysis of genetic variation due to lineal fission in social groups of Rhesus macaques. *Am. Jour of Phys Anthrop.* 67, 113-121.
- Cheverud, J.M., Dow, M.M. y Leutenegger, W. (1985) The quantitative assessment of phylogenetic constraint in comparative analyses: Sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* 39, 1335-1351.
- Dalling, J.W. y Harms, K.E. (1999) Damage tolerance and cotyledonary resource use in the tropical tree *Gustavia superba*. *Oikos* 85, 257-264.
- Dirzo, R. y Domínguez, C.A. (1986) Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. En: Estrada, A. y Fleming, T.H. (Eds.) *Frugivores and Seed Dispersal*, pp. 237-249. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers
- Freeman, S. y Herron, J.C. (1998) *Evolutionary Analysis*, Nueva Jersey.: Prentice Hall.
- Felsenstein, J. (1985) Phylogenies and the comparative method. *Am.Nat.* 125, 1-15.
- Gittleman, J.L. y Luh, H. (1992) On comparing comparative methods. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 23, 383-404.
- González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R.C., (Eds.) *Historia natural de Los Tuxtlas*, México.: UNAM
- Grubb, P.J., Metcalfe, D., Anne Grubb, E.A. y Jones, G.D. (1998) Nitrogen-richness and protection of seeds in Australian tropical rainforest: a test of plant defence. *Oikos* 82, 467-482.
- Harvey, P.H. y Pagel, M.D. (1991) *The comparative method in evolutionary biology*, NY: Oxford University Press.
- Herrera, C.M. (1992) Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology* 73, 1832-1841.
- Holl, K.D. y Lulow, M.E. (1997) Effects of species, habitat and distance from the edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* 29, 459-468.

- Ibarra Manríquez, G. (1985) Estudios preliminares sobre la floraleñosa de la estación de biología tropical Los Tuxtlas Veracruz, Mex. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 264 pp.
- Ibarra Manríquez, G., Martínez Ramos, M, Dirzo, R., Nuñez Farfán, J. (1997) La vegetación. En: González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R.C., (Eds.) *Historia natural de Los Tuxtlas*, pp. 61-82. Mexico, D.F.: UNAM
- Janzen, D.H. (1969) Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*. **23**, 1-27.
- Janzen, D.H. (1976) Reduction of *Mucuna andreana* (Leguminosae) seedling fitness by artificial seed damage. *Ecology* **57**, 825-828.
- Janzen, D.H. (1981) Digestive seed predation by a Costa Rican baird's tapir. *Reproductive Botany* **59-63**, 59-63.
- Jordano, P. (1995) Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *Am.Nat.* **145**, 163-191.
- Keeley, J.E. y Fotheringham C.J. (1998) Mechanism of smoke induced seed germination in a post-fire chaparral annual. *Journal of Ecology*. **86**, 27-36.
- Krebs, C.J. (1978) *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance.*, NY: Harper International.
- Lord, J., Westoby, M. y Leishman, M. (1995) Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche conservatism, and adaptation. *Am.Nat.* **146**, 349-364.
- Lord, J., Egan, J., Clifford, T., Jurado, E., Leishman, M., Williams, D. y Westoby, M. (1997) Larger seeds in tropical floras: consistent pattern independent of growth form and dispersal mode. *Journal of Biogeography* **24**, 205-211.
- Losos, J.B. y Miles, D.B. (1994) Adaptation, constraint, and the comparative method: phylogenetic issues and methods. En: Wainwright, P.C. y Reilly, S.M., (Eds.) *Ecological morphology: integrative organismal biology*, pp. 60-88. Chicago: University of Chicago Press
- Lüttge, Ulrich (1997) *Physiological ecology of tropical plants.*, Berlín. Springer-Verlag
- Martin-Del Pozzo, A.L. (1997) Geología. En: González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R.C., (Eds.) *Historia natural de Los Tuxtlas*, pp. 25-31. Mexico, D.F.: UNAM
- Martinez, R.I. (1999) Filogenia y herbivorismo en *Croton* de Chamela, Jal. México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 56 pp.
- Martinez-Ramos, M. (1985) Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración de las selvas altas perennifolias. En: Gómez Pompa, A. y del Amo, S. (Eds.)

*Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México*, pp 191-239. México: INIREB-Alhambra

- Martinez-Ramos, M. y Samper K, C. (1998) Tree life history patterns and forest dynamics: a conceptual model for the study of plant demography in patchy environments. *Journal of Sustainable Forestry* 6, 85-125.
- Mazer, S.J. (1989) Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms. *Ecological Monographs* 59, 153-175.
- Mazer, S.J. (1998) Rainforest plants protect their investments. *Evolution* 13, 471-473.
- Miles, D.B. y Dunham, A.E. (1992) Comparative analysis of phylogenetic effects in the life-history patterns of iguanid reptiles. *Am.Nat.* 139, 848-869.
- Morales, E. (en revisión) El método comparativo en ecología vegetal. *Bol. Soc. Bot. Méx.*
- Morales, E. (2000) Estimating phylogenetic inertia in *Tithonia* (Asteraceae): a comparative approach. *Evolution.* 54, 475-484.
- Nobel, P.S. (1991) *Physicochemical and environmental plant physiology.*, NY. Academic Press
- Paz Hernández, H. (1999) Sobre el significado ecológico y evolutivo de la masa de la semilla: un análisis comparativo para ocho especies del género *Psychotria*, en Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. pp.1-203.
- Sakai, S. (1996) Using phylogenies to explain seed size variation among plants. *J.Evol.Biol.* 9, 243-252.
- Sánchez-Garduño, C.M. (1996) Ecología de la depredación pre dispersión en semillas de *Nectandra ambigens* en Los Tuxtlas. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 96 pp.
- Soltis, D.E., Soltis, P.S., Nickrent, D.L., Johnson, L.A., Hahn, W.J., Hoot, S.B., Sweere, J.A., Kuzoff, R.K., Kron, K.A., Chase, M.W., Swensen, S.M., Zimmer, E.A., Chaw, S.-M., Gillespie, L.J., Kress, W.J. y Sytsma, K.J. (1997) Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences. *Ann.Missouri Bot.Gard.* 84, 1-49.
- Soto, M. y Gamma, L. (1997) Climas. En: González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R.C., (Eds.) *Historia natural de Los Tuxtlas*, pp. 7-23. Mexico, D.F.: UNAM
- Teketay, D. y Granström, A. (1997) Germination ecology of forest species from the highlands of Ethiopia. *Journal of Tropical Ecology* 14, 793-803.

- Vázquez-Yanes, C. y Orozco- Segovia, A. (1986) Dispersal of seeds by animals: effect of light controlled dormancy in *Cecropia obtusifolia*. En: Estrada, A. y Fleming, T.H., (Eds.) *Frugivores and seed dispersal*, pp. 71-77. Dordrecht, Netherlands: Junk Publishers
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco- Segovia, A. (1996) Physiological ecology of seed dormancy and longevity. En: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L. y Smith, A.P., (Eds.) *Tropical forest plant ecophysiology*, pp. 535-558. NY: Chapman Hall
- Williams, G.C. (1992) *Natural selection: Domains, levels and challenges.*, NY. Oxford University Press.
- Williams, G.C. (1996) *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought.*, NY. Princeton University Press.

## Apéndice I

Matriz de Distancias Filogenéticas para diez especies de plantas leñosas de la selva tropical de Los Tuxtlas, Veracruz. Las distancias representan el número de nodos (*patristic distance*) que separan a las familias de cada una de las especies en la filogenia de plantas con semilla de Chase et al. (1993). La primera columna y la primera fila (en negritas) representan a las especies de la siguiente manera: (1) *Abuta panamensis* (Mensipermeaceae), (2) *Cymbopetalum baillonii* (Anonaceae), (3) *Eugenia capuli* (Myrtaceae), (4) *Pouteria campechiana* (Sapotaceae), (5) *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Moraceae), (6) *Nectandra ambigens* (Lauraceae), (7) *Licaria velutina* (Lauraceae), (8) *Couepia polyandra* (Chrysobalanaceae), (9) *Dussia mexicana* (Fabaceae), (10) *Protium copal* (Bursseraceae).

	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>
<b>1</b>	0	14	16	15	23	11	11	22	19	17
<b>2</b>	14	0	21	20	28	8	8	27	24	22
<b>3</b>	16	21	0	12	12	18	18	11	8	10
<b>4</b>	15	20	12	0	19	17	17	18	15	13
<b>5</b>	23	28	12	19	0	25	25	12	7	17
<b>6</b>	11	8	18	17	25	0	0	24	21	19
<b>7</b>	11	8	18	17	25	0	0	24	21	19
<b>8</b>	22	27	11	18	12	24	24	0	8	16
<b>9</b>	19	24	8	15	7	21	21	8	0	13
<b>10</b>	17	22	10	13	17	19	19	16	13	0

## Apéndice II

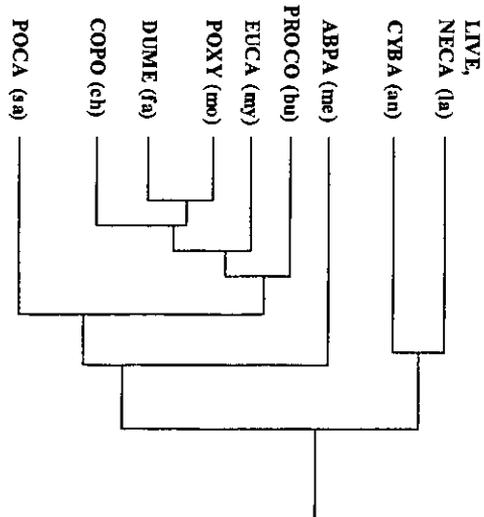


Diagrama de las relaciones filogenéticas entre las diez familias estudiadas. El diagrama constituye solamente una representación gráfica, por lo que las líneas no están dibujadas a escala ni representan las distancias reales entre familias. Los análisis de autocorrelación filogenética fueron realizados usando la Matriz de Distancias (ver Apéndice I). La reconstrucción está basada en la filogenia para plantas con semilla propuesta por Chase et al. (1993). La clave de especies y familias es la misma utilizada en la Tabla 3.