



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS.

LLUVIA DE SEMILLAS DE UNA SELVA ALTA
PERENNIFOLIA DE LOS TUXTLAS VERACRUZ

T E S I S
PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A
BEATRIZ DÍAZ RAMOS.

DIRECTOR DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ.



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

2007



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.

1. Datos del alumno

Díaz

Ramos

Beatriz.

57 45 76 89.

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias.

Biología

8225788-0

2. Datos del tutor

Dr.

Javier

Álvarez

Sánchez.

3. Datos del sinodal 1

M en C

Guadalupe

Barajas

Guzmán.

4. Datos del sinodal 2

Dr.

María Luisa

Martínez

Vázquez.

5. Datos del sinodal 3

M en C.

Oswaldo

Núñez

Castillo.

6. Datos del sinodal 4

Biol.

Yuriana

Martínez

Orea.

7. Datos del trabajo escrito

Lluvia de semillas de una selva alta perennifolia

88 p

2007

Al recuerdo de mis padres esperando que en algún lugar del universo estén.

A mi hija Pau por su amor, comprensión y paciencia.

A Ignacio porque su amor me a dado fortaleza y confianza.

Al recuerdo de mis hermanas Lupita, Petra y Leonor porque siempre recibí de ellas muestras de cariño.

A mis hermanos porque se que desean lo mejor para mi.

Agradecimientos.

Deseo manifestar mi agradecimiento a:

Dr. Javier Álvarez Sánchez por su asesoría y apoyo incondicional durante la realización de esta tesis.

Al los integrantes del Jurado: Dr. Guadalupe Barajas Guzmán por su valiosa ayuda en el análisis de datos, Dr. María Luisa Martínez Vázquez, M. en C. Oswaldo Núñez Castillo y Biól. Yuriana Martínez Orea por que sus acertados comentarios me ayudaron a corregir y mejorar mi trabajo.

Especialmente al Dr. Sergio Guevara Sada y Dr. María Luisa Martínez Vázquez por invitarme a participar en el proyecto “Regeneración De Selvas Tropicales”.

A mis compañeros del laboratorio de ecología que facilitaron mi trabajo durante el tiempo que acudí al conteo e identificación de semillas.

El presente trabajo se realizo con el apoyo del proyecto “Ecología De Suelos En La Selva Tropical Húmeda”. IN-203789-DGAPA. UNAM.

CONTENIDO

Resumen.....	
1.- Introducción.....	
1.1.- Dinámica de claros en la selva.....	
1.2.- Lluvia de semillas.....	
2.- Antecedentes.	
2.1.- Lluvia de semillas en la selva.....	
3.- Objetivos.....	
4.- Método.	
4.1.- Sitio de estudio.....	
4.2.- Muestreo de campo.....	
4.3.- Trabajo de laboratorio.....	
4.4.- Análisis de datos.	
4.4.1.- Análisis de distribución temporal.	
4.4.1.1.- Abundancia de semillas.....	
4.4.1.2.- Prueba de ANdeVA.....	
4.4.1.3.- Valores de importancia relativa y jerarquización de especies.....	
4.4.2.- Análisis de distribución espacial	
4.4.2.1.- Valores de Índice de Agregación.....	
5.- Resultados	
5.1.- Distribución temporal	
5.1.1.- Abundancia de semillas.....	
5.1.2.- Análisis de la abundancia (con la prueba de ANdeVA).....	
5.1.3.- Valores de importancia relativa.....	
5.2.- Distribución espacial	
5.2.1.- Valores de índice de agregación.....	
6.- Discusión y conclusiones	
6.-1.- Distribución temporal.....	
6.2.- Distribución espacial.....	
6.3.- Conclusiones.....	
7.- Literatura citada.....	

Resumen.

La lluvia de semillas es muy importante en la dinámica de la regeneración natural de la selva después de la formación de un claro. Las semillas de los árboles que caen a los claros, pueden tener diferentes historias de vida, las cuales se ha propuesto conjuntar en dos gremios ecológicos: a) especies pioneras.- se desarrollan en claros creciendo rápidamente, con un ciclo de vida corto, producen abundantes semillas que pueden permanecer latentes durante mucho tiempo y germinar al abrirse un claro. b) especies persistentes.- crecen a ritmos menores que las especies pioneras y requieren de varias décadas para alcanzar su estadio reproductivo; producen menos semillas que las especies pioneras y tienden a ser grandes y comúnmente germinan rápidamente bajo condiciones de sombra. Las plántulas pueden permanecer vivas bajo condiciones restringidas de luz por periodos de tiempo que varía entre las especies. En el presente trabajo se describieron los patrones espacio temporales de trece especies tanto pioneras como persistentes.

Este estudio se llevó a cabo en la reserva ecológica de los Tuxtlas Veracruz. Se colocaron sistemáticamente trampas en una hectárea y se colectó la lluvia de semillas durante tres años (Junio 1981 a mayo de 1984). En el laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias las trampas de cada colecta se tamizaron, para separar las semillas, las cuales posteriormente fueron identificadas a nivel de especie y se escogieron trece, seis pioneras, cinco persistentes y una liana. Estas especies se analizaron tanto espacial como

temporalmente. En el análisis temporal se cuantificó la abundancia de semillas por colecta (meses) durante los tres años de muestreo, se obtuvieron los Valores de Importancia Relativa de cada especie en cada época y se realizó el análisis de la varianza (ANDeVA; Zar 1999) y la prueba de Tukey en los factores año y época, cuando hubo diferencias significativas. En el análisis de la distribución espacial se obtuvo el índice de agregación de cada especie y la cantidad de semillas que cayeron en cada trampa por cada especie.

Las especies persistentes presentaron un número total de semillas mayor que las especies pioneras. Se encontraron diferencias significativas para el factor época en las especies pioneras *Heliocarpus donell-smithii*, *Myriocarpa longipes* y *Cecropia obtusifolia*. En el caso de las especies persistentes se encontraron diferencias significativas para el factor año solo en *Ficus yoponensis*.

Para el análisis de la abundancia relativa, se observaron patrones de dispersión estacional para las especies pioneras. Especies como *Piper hispidum*, *Cecropia obtusifolia* y *Bursera simaruba*, tuvieron una dispersión continua durante los tres años de muestreo, pero con mayor producción de semillas en una la época, *Cecropia obtusifolia* y *Piper hispidum* en la época de lluvias y *Bursera simaruba* en la época de nortes. Las especies pioneras restantes tuvieron una dispersión discontinua de semillas con picos de dispersión en nortes y lluvias. Las especies que produjeron semillas que se dispersaron en la época de secas fueron *Heliocarpus donell-smithii* y *Myriocarpa longipes*. En las especies persistentes se dispersaron menos semillas por colecta y en menos colectas en comparación con

las pioneras; su patrón de dispersión fue discontinuo y no estacional. La única especie con producción continua de semillas fue *Ficus insipida*, pero en cantidades pequeñas. La única especie que pertenece al grupo de las lianas es *Paulina pinnata*, la cual tuvo una producción de semillas discontinua y estacional, con picos de dispersión en época de secas. Los valores más altos de importancia relativa durante los tres años de muestreo lo tuvieron *Cecropia obtusifolia* y *Ficus yoponensis*. En época de secas *Heliocarpus donell smithii* tuvo un nivel de importancia alto.

En la distribución espacial de las semillas entre especies persistentes y pioneras no se encontró un patrón característico en cada gremio. En las especies predominaron los valores de índice de agregación mayores a 1, es decir su distribución fue agregada.

Se encontraron diferencias significativas en la distribución temporal de las semillas entre especies pioneras y persistentes, pero no hubo diferencias significativas en su distribución espacial. El comportamiento espacio-temporal de las semillas de especies pioneras fue similar a lo reportado por otros autores. La especie más abundantes fue *Cecropia obtusifolia*, lo cual también es reportado por otros autores.

1. Introducción.

La selva húmeda tropical es frecuentemente perturbada de manera natural debido a la caída de ramas o árboles por huracanes y nortes. Estas perturbaciones originan la formación de claros o huecos en la selva, destruyendo parte de la cobertura vegetal, modificando así de forma radical las condiciones ambientales que prevalecían anteriormente. La dinámica de formación de claros y de regeneración es un componente fundamental en la recuperación del dosel (Martínez-Ramos, 1994).

Los claros pueden ser nuevamente colonizados comenzando así un proceso de regeneración. La regeneración se activa por el cambio en las condiciones ambientales (intensidad y calidad de luz que llega a la superficie, humedad y temperatura a nivel del suelo, etc.) y depende de la disponibilidad de propágulos. La colonización de claros puede estar determinada por la composición florística circundante, así como los mecanismos de dispersión en espacio y tiempo que pueden determinar la llegada de nuevos propágulos a través de la lluvia de semillas y su presencia en banco de semillas (Pakeman *et al.*, 2005).

La Lluvia de semillas es muy importante en la dinámica de la regeneración de la selva y en el largo mantenimiento de la comunidad de plántulas (Peart, 2001) ya que tiene efectos directos en la distribución de individuos dentro de las poblaciones y colonización de nuevos habitats afectando el flujo génico de la población de plantas (Martínez-Ramos y Soto, 1992). La lluvia de semillas es

importante para predecir cambios futuros en la comunidad vegetal ya que a través del conocimiento de ésta en un sitio podemos valorar que especies puede llegar a germinar y establecerse al abrirse un claro.

Muchas especies dependen de sus semillas para colonizar nuevos sitios, lo que se manifiesta durante el proceso de colonización y regeneración de claros, en donde las semillas tienen mayor oportunidad de encontrar un sitio favorable para su germinación, crecimiento y establecimiento. Las investigaciones de la estructura de la vegetación y de los patrones espacio-temporales de la lluvia de semillas pueden proporcionar importante información para la conservación y manejo de las selvas tropicales (Garambone y Rodríguez, 2001), pues la migración de propágulos es un proceso fundamental para los cambios sucesionales en las comunidades ecológicas (Jefferson y Usher, 1989).

En el presente trabajo se estudiaron los patrones espacio temporales de la lluvia de semillas en la selva de los Tuxtlas Veracruz, debido a la importancia que tienen en la colonización y regeneración de la misma.

1.1. Dinámica de claros en la selva.

La selva es considerada como un mosaico de parches de vegetación de diferentes edades producidos por disturbios e influenciados por diferentes condiciones bióticas y abióticas (Martínez-Ramos, 1989). La vegetación natural es la resultante de la interacción de los atributos de la historia de vida de las especies y de los

distintos factores ambientales (Louman *et al.*, 2001) dependiendo de ellos la composición, diversidad y complejidad de las comunidades. Los claros forman parte de este mosaico y aparecen frecuentemente en las selvas; su probabilidad de ocurrir depende de factores como la frecuencia y la velocidad de los fuertes vientos, caída de árboles altos, profundidad y cohesión del suelo (Martínez-Ramos, 1994).

La formación de un claro propicia el surgimiento de nuevas condiciones físicas y biológicas como: cambios en la naturaleza de la superficie del suelo, exposición a la luz, disponibilidad de agua y composición de especies (Martínez-Ramos, 1985). Éstas condiciones cambian en cada claro e influyen para que sean colonizados por diferentes especies. Por ejemplo en claros con idéntico contenido de semillas pueden germinar y establecerse diferentes especies en cada uno de los ambientes, como resultado de muy pequeñas fluctuaciones en la disponibilidad de agua, luz y temperatura (Harper, 1977).

Tras la apertura de un claro suceden una serie de cambios que incluyen el establecimiento de un grupo de especies que varían en función de la historia del claro y el ambiente que lo rodea. Cada claro en su formación está conformado por una serie de factores tanto físicos como bióticos que actúan de manera selectiva sobre las especies que germinan; es de esperarse entonces que la diversidad de especies en un claro sea el reflejo de la diversidad de los claros y de las condiciones microambientales (Fenner, 1985).

Los pequeños claros (menos de 100 metros cuadrados) favorecen al tapete de plántulas ya establecidas o de árboles pequeños llenándose simplemente por crecimiento lateral de individuos alrededor de la periferia y se cierran rápidamente formando un sotobosque. Éstas especies son fundamentalmente de filiación persistente debido a que tienden a desarrollarse en etapas juveniles o adultas en las condiciones de un claro o presentan mayor tasa de producción foliar o crecimiento apical (Martínez-Ramos, 1985).

Los claros grandes (mas de 100 metros cuadrados), son favorables a aquellas plantas pioneras cuyo desarrollo se inicia a partir del banco de semillas del suelo. Finalmente los claros muy grandes que han sido mantenidos como tales por prácticas agrícolas, han sufrido una modificación drástica en su banco de semillas y cambios fuertes en el microclima, su colonización dependerá de aquellos propágulos que lleguen a partir de la diseminación de otras áreas, por lo que existe la probabilidad de introducir nuevas plántulas (Martínez-Ramos, 1985).

Los rasgos como germinación, latencia y viabilidad definen las características adaptativas de las especies (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984). Según estos autores, las adaptaciones fisiológicas de las semillas constituyen una respuesta a las condiciones ambientales particulares en las que se desarrollan los individuos adultos, de modo que las características de las especies que se establecen en las primeras etapas de la sucesión y las de las etapas sucesionales tardías se manifiestan de una manera clara con diferencias no solo en los individuos sino también en algunos rasgos fisiológicos de sus

semillas. Es decir, las especies establecen una relación con su medio ambiente, los cual se extienden durante todo su ciclo de vida y se ven condicionadas desde semillas.

Los atributos del ciclo de vida de muchas especies posiblemente evolucionaron con los claros y son importantes para entender procesos ecológicos como la sucesión cíclica de la selva húmeda-tropical (Martínez-Ramos, 1985). Tales atributos corresponden a tres elementos básicos: crecimiento, supervivencia y reproducción. En la selva de Los Tuxtlas Veracruz se ha propuesto conjuntar a las especies en dos grupos: Pioneras y persistentes (Martínez-Ramos, 1994).

Pioneras.- Son especies que se desarrollan en claros creciendo rápidamente desde el estadio de semilla hasta el reproductivo en tiempos menores de cinco años. Estos árboles maximizan la probabilidad de arribar a un claro a través de la producción abundante de semillas pequeñas que se diseminan ampliamente. Además, algunas especies pioneras producen semillas que pueden permanecer latentes en el suelo de los sitios cerrados y germinar cuando ocurre un claro. De este modo algunos árboles pioneros emergen del banco de semillas presentes en sitios cerrados y otros emergen de la lluvia de semillas que cae directamente en los sitios abiertos.

Las semillas de los árboles pioneros germinan estimuladas por el rico ambiente lumínico y las elevadas temperaturas prevalecientes en los claros. Las plántulas que emergen de estas semillas mantienen una ganancia positiva de

carbono sólo bajo altos niveles lumínicos, de manera que mueren bajo la sombra del dosel cerrado. Por lo tanto, las especies pioneras se presentan de manera restringida en los sitios del bosque en los que han ocurrido cambios rápidos en la estructura y composición de las especies. Los árboles de crecimiento rápido tienen ciclo de vida cortos (menos de 50 años) y usualmente mueren en pie, con su tronco y su copa fragmentándose paulatinamente.

Persistentes.- Tienen una tasa de crecimiento más lento que las especies pioneras y requieren de varias décadas para alcanzar su estadio reproductivo. Estos árboles presentan ciclos de vida muy largos, es decir se mantienen en el bosque por largos periodos de tiempo. En general estas especies producen una cantidad menor de semillas que las pioneras. Las semillas tienden a ser de dimensiones grandes y comúnmente germinan rápidamente bajo condiciones de sombra. Las plántulas pueden permanecer vivas bajo condiciones restringidas de luz por períodos de tiempo que varían entre las especies formando un banco de plántulas. La mayoría de las especies de una selva húmeda posee estos atributos.

Sin embargo es importante mencionar que la agrupación estricta en gremios ecológicos es operacionalmente difícil, siendo preferible adoptar una posición más flexible y elaborar un historial de las características del micrositio de las diferentes especies que permita conocer más acerca de sus patrones de crecimiento y supervivencia a través del tiempo (Guzmán, 1997).

1.2. Lluvia de semillas.

La lluvia de semillas está definida como una depositación continua mas o menos densa que depende del lugar y época del año y que se integran al suelo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984). La presencia de cada especie en la lluvia de semillas dependerá de su abundancia en la comunidad, de la producción de propágulos, de la naturaleza de los agentes que la dispersan, de la estacionalidad y de la duración de fructificación (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984). La relación de éstos elementos hace que las semillas se encuentren en cierta cantidad y época del año. Por ejemplo, se ha encontrado que la dispersión por pájaros es alta en la estación húmeda, coincidiendo con los meses de gran producción de frutos. Howe y Smallwood (1982) señalan que en particular en las selvas tropicales, entre el 50 y 75% de las especies arbóreas producen frutos carnosos adaptados para ser dispersados por pájaros y mamíferos. Los animales frugívoros tienen un papel central en la regeneración de la selva húmeda tropical, ya que ellos mantienen en un 60% a 95% de las plántulas tropicales, ellos preservan la heterogeneidad florística en la selva húmeda tropical (Julliot, 1997) en contraste las especies dispersadas por viento fructifican al final de la estación seca, tienen semillas pequeñas y comprenden generalmente las especies pioneras.

La dispersión de semillas también depende de sus características morfológicas que las relacionan con un tipo de dispersión especial (Tabla 1).

Tabla 1. Características morfológicas de las semillas y tipo de dispersión (tomado de Vázquez-Yanes, 1984).

Características morfológicas	Tipo de dispersión.
Alas o cubiertas carnosas.	Endozoocoras.-Son consumidas por animales y trasportadas en su aparato digestivo y después desechadas en sus excrementos.
Ganchos o sustancias viscosas	Ectozoocoras.- se adhieren al exterior del animal y son transportadas.
Alas y plumas	Anemócoras.- son dispersadas por viento, incrementando su resistencia al aire.
Frutos que tienen una apertura explosiva	Balócoras.-Se dispersan balísticamente a grandes distancias.

Se han desarrollado varias hipótesis a favor de las ventajas de la dispersión. Wilson (1989) menciona que los principales factores que están a favor de la dispersión son el escape a la depredación por enemigos naturales, la interacción de la plántula con parientes cerca de la planta progenitora y la probabilidad de encontrar mayor estabilidad en un sitio favorable. Por otro lado Howe y Smallwood (1982) proponen tres diferentes hipótesis que explican la dispersión:

1) Hipótesis de escape.

Explica que existe una mortalidad desproporcionada cerca de la planta progenitora. La mortalidad denso-dependiente de las semillas o plántulas es alta por depredación y competencia. Entonces las semillas que son dispersadas lejos de la planta progenitora “escapan de esta mortalidad”.

2) Hipótesis de colonización.

Esta hipótesis sugiere que una ventaja de la dispersión es la posibilidad de alcanzar aleatoriamente un sitio favorable cuya disponibilidad es impredecible en el tiempo y en el espacio. La meta de la planta progenitora es diseminar las semillas y que alguna encuentre un sitio favorable o esperar en la tierra la caída de un árbol, un derrumbamiento, fuego u otros disturbios que permitan a la planta establecerse y crecer.

3) Hipótesis de dispersión directa.

Fue sugerida para algunas especies que requieren de condiciones edáficas poco comunes y propone que los agentes dispersores son específicos y dispersan a las semillas a sitios favorables para su crecimiento y establecimiento; algunos ejemplos son las nueces que son llevadas a grandes distancias por pájaros, las diásporas transportadas rodando por hormigas o frutos comidos por pájaros y desechados en otro sitio.

Complementariamente Denslow y Gómez-Díaz (1990) proponen ciertas ventajas en la dispersión de semillas, principalmente de las que viajan a grandes distancias:

- 1) Estas semillas pueden incrementar la diversidad y competir por espacios del dosel.

2) Las semillas dispersadas pueden incrementar el flujo génico mediante el flujo entre poblaciones.

3) Las semillas dispersadas a grandes distancias pueden encontrar gran diversidad de factores físicos y biológicos y como consecuencia mayor probabilidad de encontrar un sitio favorable para su establecimiento.

Por otro lado Vázquez-Yanes (1990) menciona que la dispersión de semillas en zonas alejadas del árbol de origen, aumenta la probabilidad de germinación y supervivencia de éstas, ya que disminuye el ataque por enfermedades y depredación debido a la alta concentración de semillas debajo del árbol-madre, además de ofrecer la ventaja de lugares donde probablemente existirá menor competencia por la luz solar y los nutrientes del suelo. La dispersión también ayuda a distribuir de manera más amplia el material genético de las plantas, es decir una planta podrá tener más descendientes en lugares alejados. Esta distribución crea diferencias genéticas sutiles entre las plantas, las cuales a su vez aseguran la resistencia a cambios ambientales, que de otra manera podría causar extinción.

En la hipótesis de Janzen-Connell del mantenimiento de la diversidad de especies en bosques tropicales (Nathan y Cassagrand, 2004) la mortalidad dependiente de la densidad puede evitar que las especies comunes ocupen todo el espacio disponible, y por consiguiente puede ser importante en el mantenimiento de la diversidad en bosques tropicales

El destino de las semillas al llegar al suelo puede ser: germinar rápidamente, integrarse al banco de semillas, morir al no encontrar las condiciones propicias para germinar o ser atacadas por depredadores y parásitos (Vázquez-Yanes, 1990). Muchas semillas sobreviven a las actividades de dispersores secundarios, predadores e infecciones por hongos (Fornara y Dalling, 2000).

2. Antecedentes.

2.1. Lluvia de semillas en la selva.

La lluvia de semillas es un proceso muy importante que ocurre después de la producción de las semillas y antes del establecimiento de la nueva plántula. Este proceso ha sido estudiado en selvas tropicales desde diferentes enfoques, por ejemplo Waenerh (1965) analizó la lluvia de semillas en el centro de una selva perturbada, comparando el número de semillas dispersadas por viento con el número de semillas dispersadas por frugívoros, encontrando mayor número de semillas dispersadas por viento que especies dispersadas por pájaros, esto tal vez por la falta de cubierta vegetal en la selva dañada y la ausencia de semillas de vegetación nativa en el área circundante.

Willson y Cromet (1989) monitorearon los patrones de lluvia de semillas en el borde de una selva húmeda y también observaron que la dispersión de semillas por viento fue mayor en el campo abierto que en la selva debido a que no hay obstrucción física y que la dispersión por vertebrados es mayor en la selva. Contrario a estos resultados, Denslow y Gómez-Díaz (1990) al monitorear la lluvia de semillas y producción de frutos en la vecindad de cuatro claros, observaron que la mayoría de las semillas colectadas eran dispersadas por animales de lugares vecinos.

Willson y Cromet (1989) también encontraron en su trabajo que el número de semillas dispersadas decrece con la distancia al borde. Lo cual es corroborado

por Cubiña y Mitchell (2001), quienes estudiaron la lluvia de semillas de un bosque tropical aledaño a un pastizal en Puerto Rico, monitoreando la lluvia de semillas a lo largo de un año a varios metros de distancia desde el borde del bosque hacia el pastizal, encontrando que la densidad de semillas disminuye a mayor distancia del borde de la selva, ya que de las 32 especies que produjeron frutos en el bosque, solo 14 se encontraron en la lluvia de semillas y de estas solo tres especies lograron dispersarse a más de 4 m de distancia. También se observó un patrón similar en el banco de semillas, con un marcado descenso en la densidad de plántulas y riqueza de especies a mayor distancia del borde. Este estudio demuestra que son pocas las semillas dispersadas del bosque al pastizal, además de que muchas de ellas pierden viabilidad o son depredadas y que solo un pequeño subgrupo de especies contribuyen a la recuperación inicial de una zona perturbada.

Loiselle (1996) al estudiar los patrones espacio-temporales de la lluvia de semillas en cinco claros recién formados y en lugares cercanos a estos en el sotobosque de un bosque tropical al noroeste de Costa Rica, reporta que las semillas predominantes en los claros fueron dispersadas por viento y las semillas predominantes en el sotobosque de la selva fueron dispersadas por animales. Observó también que la composición de la lluvia de semillas fue similar en los tipos de hábitat (claros o sotobosque), sugiriendo que la actividad de forrajeo y la preferencia de hábitat de los dispersores, produce patrones no azarosos de la lluvia de semillas.

Lo anterior es corroborado por Clark y Poulsen (2001). Ellos estudiaron la importancia de los diferentes grupos dispersores en los patrones de lluvia de semillas, la cual fue muestreada durante doce meses en la reserva Dja en Camerún que corresponde a un bosque húmedo tropical, encontrando que dos grupos diferentes de vertebrados proporcionan diferentes servicios de dispersión, uno compuesto por grandes pájaros frugívoros y otro compuesto por monos. Estos grupos diseminan las plantas localmente en diferentes estratos del dosel y tienen una baja coincidencia en la dispersión de especies observando que los pájaros se alimentan comúnmente en diferentes estratos del dosel mientras que los monos y ardillas bajo el dosel ya que tienen la capacidad de forrajear en el denso follaje.

Los patrones de dispersión de semillas son diferentes en cada grupo funcional debido a sus hábitos alimenticios, tales patrones pueden tener implicaciones para la evolución de características en el fruto y semilla que promueven la sobrevivencia y establecimiento de las semillas bajo ciertas condiciones ambientales. Con tales resultados concluyen que la estructura de la vegetación afecta los patrones de dispersión de semillas.

Otro factor que influye en la lluvia de semillas es la estacionalidad. En varios trabajos se ha encontrado que la dispersión de semillas es mayor en la estación de lluvias. Garambone y Rodríguez (2001) al estudiar la lluvia de semillas y banco de semillas, en una selva semi-decidual al sureste de Brasil y examinar la influencia de la estacionalidad en la abundancia y composición de especies en la comunidad, observaron una gran cantidad de semillas en el suelo durante este

periodo coincide con la maduración de frutos en la selva. Sin embargo Denslow y Gómez-Díaz (1990) no observaron una marcada estacionalidad, es decir no hubo diferencias significativas entre la estación de lluvias y la estación de seca.

Dalling (2002) en uno de sus trabajos en la selva de Barro Colorado Panamá examinó la abundancia relativa en 14 especies de árboles pioneros en 36 claros, encontrando plántulas de estas especies en 27 de los 36 claros. Con estos resultados, concluyen que la lluvia de semillas de especies pioneras es un importante factor que contribuye a los procesos de reclutamiento de plántulas en los claros.

Al no existir suficiente información acerca de los patrones de dispersión de especies pioneras y persistentes en la selva tropical de México, es necesario entonces establecer la importancia de cada grupo en la lluvia de semillas y en la regeneración de la selva.

3. Objetivos.

En la presente tesis se estudia la lluvia de semillas de especies pioneras y persistentes de la selva tropical, planteándose los siguientes objetivos:

1. Realizar una descripción espacio-temporal de la lluvia de semillas en la selva de los Tuxtlas, Veracruz.

2. Relacionar los patrones de lluvia de semillas con la historia de vida (pioneras y persistentes) de dichas especies.

3. Determinar si existen diferencias en la lluvia de semillas en cada gremio ecológico.

4. Método.

4.1. Sitio de Estudio

El trabajo se realizó en la Estación de Biología de los Tuxtlas de Instituto de Biología de la UNAM. Esta reserva es de 640 hectáreas al sureste de Veracruz aproximadamente a 18° 25' y 18|° 45' latitud norte, y 95°00' y 95° 18' longitud Oeste (Castillo y Calvo, 2003) a 33 K de Catemaco rumbo a Montepío, en el macizo montañoso conocido como " Los Tuxtas", a una altitud de 150 msnm. Las elevaciones existentes son la Sierra de Santa Martha y el volcán de San Martín respectivamente; el terreno de la estación varia entre 150 y 530 msmn, en el cerro del Vigía (Figura 1).

El clima de la región es cálido–húmedo, de acuerdo con el sistema de clasificación climática de Köppen, modificado por García (1964). La temperatura media anual es de 32.8°C. El mes más frío es enero con una temperatura mínima de 16.4°C y el mes más cálido mayo con una temperatura entre septiembre y febrero el área es afectada por masa de aire frío y húmedo proveniente del norte con vientos húmedos que tienen velocidades de 100 Km/h produciendo descensos graduales en la temperatura ambiental registrándose de 10°C por un corto período de tiempo. Estos vientos conocidos con "Nortes" generalmente llegan con las lluvias y aportan 15% de la precipitación anual.

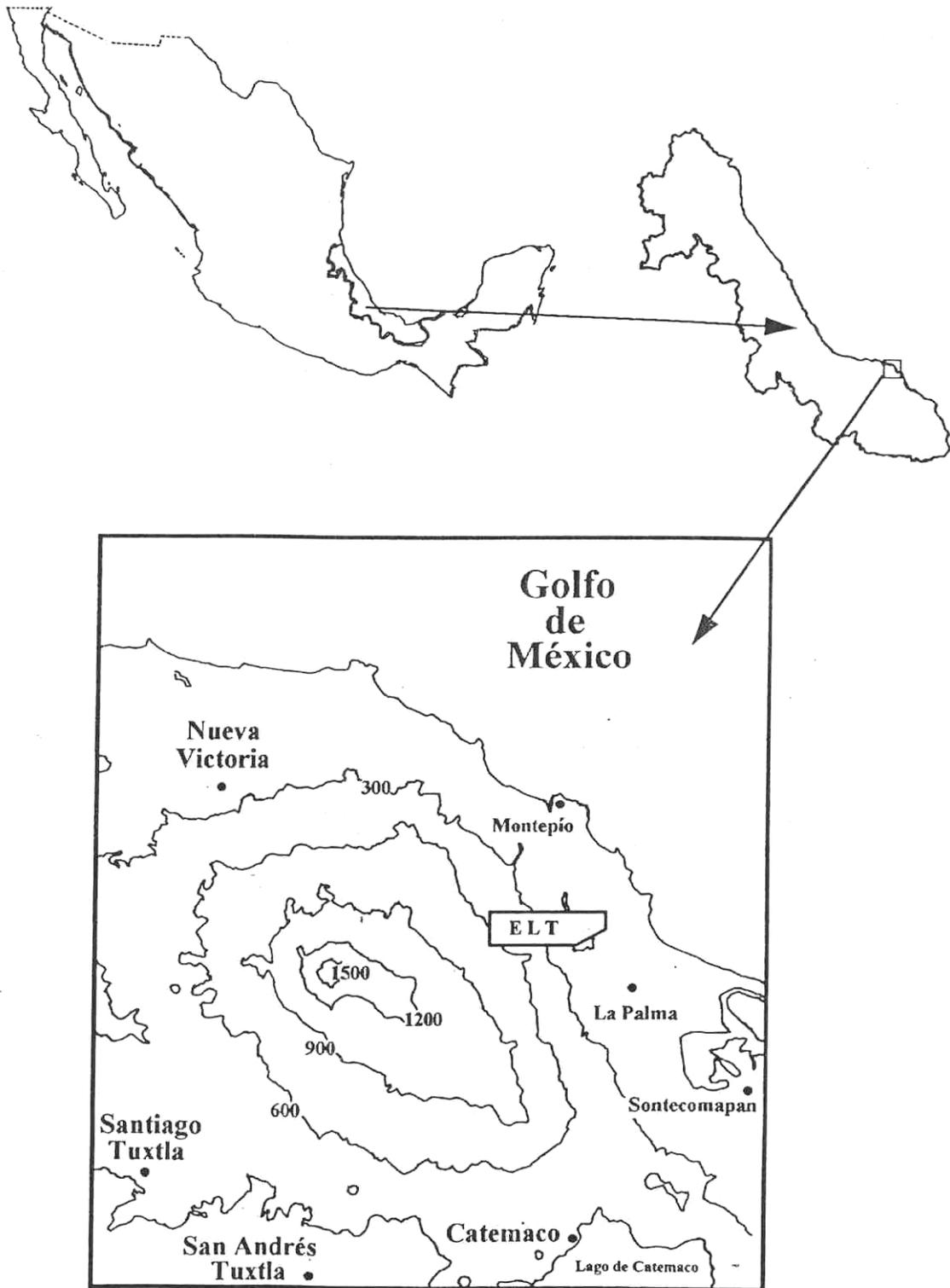


Figura 1. Ubicación de la Estación Biológica Los Tuxtlas (tomado de González-Soriano *et al.*, 1997).

La zona es lluviosa, con una precipitación media anual de 4000 mm (Guevara y Laborde, 2004) encontrándose entre las más elevadas del país. En época de secas, entre marzo y mayo la precipitación media mensual es de 111.7 mm. La época de lluvias es de junio a febrero con una precipitación media mensual de 489.2 mm. La distribución de la lluvia en cada año no es igual. La estación seca ocurre de marzo a mayo y la estación húmeda (cerca del 60% de las precipitaciones) ocurren de junio a octubre (Bongers *et al.*, 1988).

La vegetación está clasificada como selva alta perennifolia (Miranda y Hernández, 1963) o bien bosque tropical perennifolio, clasificado así por Rzedowsky (1981). Este tipo de selva tiene una variedad de formas de vida: con árboles de talla enorme, mediana y pequeños, lianas, trepadoras, herbáceas, hemiepífitas, epífitas, palmas, arbustos, hierbas umbrófilas y árboles estranguladores. Se caracteriza por su dosel de 30 m o más de altura. El follaje perennifolio es particularmente denso y cerrado entre los 20 y 35 m de altura. La mayoría de las especies presentan densidades menores a dos individuos por hectárea a escala local, es decir, en decenas o centenas de metros hay variación de abundancia relativa o densidad de las distintas especies. Lo anterior se traduce en una considerable heterogeneidad espacial formándose manchones que difieren en su composición florística, dándole a la selva un carácter de mosaico florístico (Guevara *et al.*, 2004).

Entre las especies del dosel destacan las leguminosas: *Lonchocarpus cruentus*, *L. guatemalensis* var. *mexicanus*, *Dussia mexicana*, *Ormosia*

panamensis, *Platymiscium pinnatum*, *Pterocarpus rohrii*, *Vatairea lundellii*, *Cynometra retusa* y *Dialium guianense*. También destacan las Lauraceas: *Nectandra ambigens*, *N. lundellii*, *N. cissiflora* y *Ocotea uxpanapana*; de la familia Moraceae: *Brosimum alicastrum*, *Poulsenia armata*, *Ficus yoponensis* y *F. tecolutensis*. Otras especies destacadas pertenecientes a diferentes familias son: *Pouteria sapota*, *Sideroxylon portoricense*, *Ceiba pentandra*, *Bernoullia flammea*, *Bursera simaruba*, *Vochysia guatemalensis*, *Cordia megalantha*, *Virola guatemalensis*, *Omphalea oleifera*, *Ampelocera hottlei*, *Terminalia amazonia* y *Calophyllum brasiliense*.

Existen también un gran número de especies arbóreas bajo el dosel, con individuos de menos de 20 m de altura capaces de madurar y reproducirse a la sombra de los árboles del dosel. Entre estos árboles destacan: *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Dendropanax arboreus*, *Cymbopetalum baillonii*, *Cupania glabra*, *Orthion oblanceolatum*, *Guarea glabra*, *Quararibea funebris*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Rollinia jimenezii*, *Diospyros digyna*, *Pimenta dioica*, *Annona muricata*, *Calycophyllum candidissimum*, *Citharexylum affine*, *Rheedia edulis* y *Coccoloba hondurensis*. Además, las Euphorbiaceae: *Croton schiendeanus*, *Alchornea latifolia* y *Tetrorchidium rotundatum*; las Leguminosae: *Albizia purpusii*, *Lonchocarpus santarosanus*, *Cojoba arborea*, *Inga pavoniana*, *Inga spp.* y las Lauraceae: *Ocotea dendrodaphne*, *Licaria velutina*, *Nectandra salicifolia*, y *N. globosa*.

En el sotobosque abundan las palmas, especialmente *Astrocaryum mexicanum*, le siguen *Chamaedorea tepejilote*, *Chernesti-augustii*, *Bactris baculifera*, *Desmoncus ferox* y *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior*.

La ruptura natural del dosel por caída de árboles grandes o de ramas crea claros en donde prosperan especies heliofitas de rápido crecimiento. Las más abundantes son: *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus apendiculatus*, *Trichospermum mexicanum*, *Ochroma pyramidale*, *Myriocarpa longipes*, *Trema micrantha* *Hampea nutricia*, *Urera caracasana* y varias especies del género *Piper*.

4.2. Muestreo de Campo

A. Localización del sitio de estudio

La hectárea está situada al norte de los edificios de la estación biológica y al oeste de camino a Catemaco-Montepío. El relieve de la zona está caracterizado por partes planas con pendientes pronunciadas (mayores de 12°), con pendientes ligeras (entre 5° y 8°) y pequeñas cuencas originadas por dos arroyos que corren a través de ella (Álvarez, 1982).

B. Trampas.

Se utilizaron 100 trampas de red de nylon circular con 50 cm de diámetro y 51 cm de profundidad con una abertura de maya de 280 micras. Estas redes se

colocaron sobre una base de aluminio de tres patas cilíndricas con una altura aproximada de 0.95 m sobre el suelo. Las trampas fueron marcadas y colocadas sistemáticamente en hileras cada 10 m una de la otra.

Las trampas se instalaron en junio de 1981 a mayo de 1984 (Tabla 2) fueron vaciadas desde el principio de estudio aproximadamente cada cuarenta días, teniéndose un total de 27 colectas.

4.3. Trabajo de Laboratorio

Las 27 colectas (con 100 trampas cada una) obtenidas durante los tres años de muestreo fueron llevadas al laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, y se revisaron de la siguiente manera.

1. EL material colectado en cada trampa se tamizó en un juego de cuatro tamices con apertura de malla de 8, 18, 24 y 35 milimicras.

2. Las muestras obtenidas en cada tamiz se colocaron en cajas de petri y se revisaron utilizando un microscopio de estereoscópico, separando en bolsas de papel celofán las semillas y los frutos.

3. Se cuantificó el número total de semillas de cada especie en cada una de las trampas.

4. Los datos cuantitativos de todas las especies se ordenaron por número de semillas de cada especie por trampa, total de trampas en las que cayeron semillas de cada una de las especies especie, total de especies en cada trampa y total de cada especie por colecta.

5. Se identificaron 14 especies, de las cuales se escogieron 13 tanto pioneras como persistentes, ya que cada una de ellas presenta diferentes atributos de vida (Tabla 3).

4.4. Análisis de Datos.

El análisis de los resultados se hizo desde el punto de vista cuantitativo, considerando dos escalas: la temporal y la espacial.

4.4.1. Análisis de la distribución temporal.

4.4.1.1. Abundancia de semillas durante los tres años de muestreo.- Se cuantificó el número de semillas por colecta (meses) durante los tres años de muestreo y estos resultados se graficaron. También se cuantificó y graficó el total de semillas de especies pioneras y de especies persistentes.

4.4.1.2. Prueba de AndeVa.-Se obtuvo la abundancia de semillas de cada especie por colecta y los resultados se agruparon por año y por época. Debido a que los datos pertenecen a variables discretas, fue necesario hacerles una

transformación logarítmica para poder aplicar una prueba paramétrica que en este caso fue un análisis de varianza de dos vías (año-época) (ANdeVA, Zar 1999). Cuando se encontraron diferencias significativas en el ANdeVA, se aplicó la prueba de Tukey para la comparación múltiple de medias.

4.4.1.3. Valores de importancia relativa y jerarquización de las especies.

Se estimó el valor de importancia (VI) de las especies de plantas en la comunidad. Esta se calculó para todas las especies durante los tres años de muestreo con base en la siguiente fórmula (Broweer y Zerroid, 1977):

$$VI = Drel + Frel$$

En donde:

$$Drel = \text{Densidad Relativa} = \frac{\text{Número de individuos de la especie } i}{\text{Total de individuos de todas las especies.}}$$

$$Frel = \text{Frecuencia Relativa} = \frac{\text{Frecuencia absoluta de la especie } x}{\sum \text{ de la frecuencia absoluta de todas las especies}}$$

4.4.2. Análisis de la distribución espacial.

4.4.2.1. Valores de Índice de Agregación.- Este índice se refiere a la distribución que tienen las semillas en el espacio y fue calculado con la fórmula de la razón varianza/media (Rabinovich, 1982).

$$I.A = S^2/m$$

Donde S^2 es la varianza de la muestra y m es la media de la misma muestra. Existen tres posibilidades:

- 1) $I: A < 1$, se dice que la distribución en el espacio es regular.
- 2) $I: A = 1$, se dice que la distribución en el espacio es Aleatoria.
- 3) $I: A > 1$, se dice que la distribución en el espacio es agregada.

Tabla 2. Meses, época y año en que fueron realizadas las colectas.

Colecta	Mes	Época	Año.
1 2 3	Junio Julio Agosto	Lluvias	1981
4 5 6	Septiembre Noviembre Diciembre	Nortes	1981
7	Febrero		1982
8 9 10	Marzo Abril Mayo	Secas	1982
11 12	Junio. Agosto.	Lluvias	1982
13 14	Octubre Noviembre	Nortes	1982
15	Enero		1983
16 17 18	Marzo Abril Mayo	Secas	1983
19 20	Julio Agosto	Lluvias	1983
21 22 23	Octubre Noviembre Diciembre	Nortes	1983.
24	Enero		1984
25 26 27	Marzo Abril Mayo	Secas	1984

Tabla 3. Características de las trece especies seleccionadas.

Especie	Estado sucesional	Forma de vida.	Fruto y semillas	Fenología	Temporada de dispersión	Dispersión
<i>Bursera simaruba</i>	Pionera	Árbol, mide de 20 a 35 m.	El fruto es una cápsula ovoide de 10 a 15 mm de largo, café-rojiza en la madurez, el huso totalmente cubierto por un pseudoarilo rojo o anaranjado. Las semillas miden de 8 a 10 mm de largo y 7 a 8mm de ancho. De color amarillo con arilo rojo cubriéndolas en su totalidad. Se produce una semilla por fruto.	Flores de marzo a mayo y sus picos de fructificación de enero a agosto.	octubre a marzo.	Por animales (mono aullador).
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Pionera	Árbol, mide de 20 a 30 m.	Los frutos son aquenios cilíndricos de color verde brillante, de 1-2 mm de longitud y .8 a 1.3 mm de ancho. Las semillas son cilíndricas pardo brillantes, de 1 a 2 mm de largo y .8 a 1.3 mm de ancho. Cada fruto produce aproximadamente 2792 semillas	Fructifican todo el año, con dos picos de abril a mayo y de septiembre a octubre.	enero a diciembre.	Por mamíferos (mono aullador, oso hormiguero y murciélagos) y aves.
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	Persistente	Árbol o arbusto de hasta 30 m de largo.	Frutos de 15 a 25 cm de largo y 8.5 a 9 cm de ancho cilíndrico a rojo lustroso y con 18 a 35 semillas por fruto. La semillas de 13 a 18 mm de largo y de 8.5 a 9 mm de ancho y 8.5 a 9 mm de grueso cilindro-aplanadas, color pardo rojizas o negruzcas y cubiertas con un arilo rojo. Con endospermo.	Florece de febrero a mayo. Fructifican de marzo a mayo.	marzo a mayo.	Por animales.
<i>Dendropanax arboreus</i>	Persistente	Árbol o arbusto de hasta 15 m de alto.	Infrutescencias has de 12 cm de longitud. Semillas aplanadas de 5 a 6 mm de longitud, de superficie irregular de color oscuro, con endospermo abundante.	Floración de noviembre a abril picos de fructificación de diciembre a febrero.	noviembre a marzo.	Por animales.

*Referencias consultadas: Estrada y Fleming, 1986; Rzedowski y C. de Rzedowski, 1996; Álvarez-Buylla, 1997; Ibarra-Manríquez y Sánchez-Ríos, 1997; Meave e Ibarra-Manríquez, 1997; López-Ferrari, 1999; Stevens *et al*; 2001.

Tabla 3. Características de las trece especies seleccionadas (continuación).

Especie	Estado sucesional	Forma de vida.	Fruto y semillas	Fenología	Temporada de dispersión	Dispersión
<i>Ficus insipida</i>	Persistente	Árbol que mide de 20 a 30 m.	Los frutos son siconos verdes de 30 a 40 mm de largo y 32-43 mm de ancho. Contiene de 50 a 150 semillas por infrutescencia.	Fructifican de febrero a septiembre.	febrero a septiembre.	Por aves y murciélagos.
<i>Ficus yoponensis</i>	Persistente	Árbol de 9 a 15 m.	Los frutos son siconos verdes o verde amarillo que contienen de 68 a 144 semillas. Las semillas miden .5 mm de longitud.	Fructifican de febrero a septiembre.	enero a diciembre.	Por aves, especialmente tucanes y mamíferos (murciélagos y mono aullador).
<i>Heliocarpus donell-smithii</i>	Pionera	Árbol que alcanza en dosel por arriba de los 20 m.	Infrutescencias de 12 a 7 cm de largo. Nueces de 1.5 a 2 mm de largo y .7 a 1 mm de ancho, esféricas aplanadas rosadas con tricomas en sus márgenes. Semillas de 1 a 2 por fruto de 1.5 a 2 mm de largo y de .5 a 1 mm de ancho, negruzcos, esféricos.	Picos de fructificación de febrero a abril.	De marzo a abril.	Por viento.
<i>Myriocarpa longipes</i>	Pionera	Arbusto de 5 a 8 m.	Los frutos son aquenios de alrededor de 1 mm de largo, elipsoides, café oscuro, con una semilla pequeña (peso promedio .00009 g) por fruto. Las semillas son planas de pardas a negruzcas.	Picos de fructificación de enero a febrero y de julio a septiembre.	De enero a abril y de julio a septiembre.	Por viento.
<i>Paulinia pinnata</i>	Liana	Liana de 900 m de largo.	Semillas de color negro lustroso de 12 a 15 mm de longitud.	Picos de fructificación en agosto.	De noviembre a marzo.	Por animales.
<i>Piper hispidum</i>	Pionera	Arbusto.	Infrutescencia de 4 a 6 cm de largo 3 a 4 mm de ancho de color verde gris con numerosas semillas Las semillas son de menores de 1 mm. Color negro.	Fructifican y florecen durante todo el año.	De noviembre a marzo.	Por Aves y murciélagos.

*Referencias consultadas: Estrada y Fleming, 1986; Rzedowski y C. de Rzedowski, 1996; Álvarez-Buylla, 1997; Ibarra-Manríquez y Sánchez-Ríos, 1997; Meave e Ibarra-Manríquez, 1997; López-Ferrari, 1999; Stevens *et al*; 2001.

Tabla 3. Características de las trece especies seleccionadas (continuación).

Especie	Estado sucesional	Forma de vida.	Fruto y semillas	Fenología	Temporada de dispersión	Dispersión
<i>Piper umbellatum</i>	Pionera	Arbusto de 1 a 5 m.	Los frutos son pequeños de ,5mm de longitud.	Fructifican y florecen durante todo el año.	De noviembre a marzo.	Por aves y murciélagos.
<i>Poulsenia armata</i>	Persistente	Árbol de 25 m.	Polidrupas cafés. 4 semillas por fruto que miden 8 mm de longitud. Los frutos de miden 1.5 a 2.5 cm de diámetro.	Picos de fructificación de mayo a junio.	De junio a octubre.	Por aves y mamíferos (murciélagos y mono aullador).
<i>Urera Caracasana</i>	Pionera	Arbusto o raramente árbol de 2 a 5 m.	Frutos son aquenios de color anaranjado a rojizo de 2 a 3 mm de diámetro.	Florece de mayo a junio y fructifica de enero a febrero.	De enero a marzo.	Por aves y murciélagos.

*Referencias consultadas: Estrada y Fleming, 1986; Rzedowski y C. de Rzedowski, 1996; Álvarez-Buylla, 1997; Ibarra-Manríquez y Sánchez-Ríos, 1997; Meave e Ibarra-Manríquez, 1997; López-Ferrari, 1999; Stevens *et al*; 2001.

5. Resultados.

5.1. Distribución temporal.

5.1.1. Abundancia de semillas durante los tres años de muestreo.

Se encontraron un total de 35 594 de semillas de especies pioneras y un total de 41 042 de especies persistentes (Figura 2).

Para analizar la abundancia de semillas de cada especie durante los tres años de muestreo las especies fueron divididas en dos grupos:

Especies con dispersión continua.-Especies que se dispersaron todo el año.

Especies con dispersión discontinua.- especies que se dispersaron sólo parte del año. En cada grupo se presentaron los siguientes patrones de dispersión.

Patrones estacionales de dispersión.-Especies con valores más altos de dispersión en la misma época durante los tres años de muestreo.

Patrones no estacionales de dispersión.-Especies con los valores más altos de dispersión en diferentes épocas durante los tres años de muestreo.

Los resultados fueron los siguientes:

Especies que presentaron un patrón de dispersión continua durante los tres años de muestreo.

Especies con patrones estacionales de dispersión.

Piper hispidum y *Cecropia obtusifolia*, tuvieron un patrón similar presentando los valores mas altos de dispersión durante la época de lluvias en los tres años de muestreo. *Bursera simaruba*, presentó sus picos más altos en época de nortes (Figuras 3, 4 y 5).

Especies con patrones no estacionales de dispersión.

En *Ficus insípida* (Figura 6) la dispersión de semillas ocurrió en cantidades pequeñas durante todo el tiempo de muestreo a excepción de las colectas 14 y 20 correspondientes a época nortes y lluvias, en donde se presentaron valores muy altos.

Especies que presentaron un patrón de dispersión discontinua durante los tres años de muestreo.

Especies con patrones estacionales de dispersión.

Heliocarpus donell-smithii se disperso solo en época de secas durante los tres años de muestreo (Figura 7).

Myriocarpa longipes se disperso durante los tres años de muestreo, presentando una mayor abundancia de semillas en época de nortes (Figura 8).

Ureca caracasana.- tuvo una mayor dispersión entre la temporada de nortes y temporada de secas durante los dos últimos años, con los valores más altos en época de secas (Figura 9).

Especies con patrones no estacionales de dispersión.

Poulsenia armata presentó una mayor dispersión de semillas en temporada de lluvias del primer año, entre los límites de lluvias y nortes del segundo año y entre los límites de lluvias y secas del tercer año (Figura 10).

Dendropanax arboreus presentó pocas semillas en el primer año de muestreo observándose sólo algunas semillas en la primera colecta correspondiente a la época de lluvias, en el segundo año la dispersión de semillas

fue en los límites de la temporada de nortes y la de secas; y en el tercer año la dispersión de semillas fue sólo en nortes (Figura 11).

Ficus yoponensis presentó semillas desde la colecta 10 a la 27, alcanzando los valores más altos de dispersión en el segundo año de muestreo durante la época de lluvias y de nortes (Figura 12).

En *Piper umbellatum*, *Paulinia pinnata* y *Cymbopetalum baillonii* los periodos de dispersión fueron en diferentes épocas en los tres años de muestreo. En *Paulinia pinnata* se presentaron tres períodos de dispersión, pero no coincidieron con una estación en particular (Figura 13), en *Piper umbellatum* los valores más altos de dispersión fueron en los límites entre época de lluvias y época de nortes (Figura 14) y en *Cymbopetalum baillonii* los valores más altos fueron en la época de nortes en el primer año y en temporada de secas en el segundo y tercer año (Figura 15).

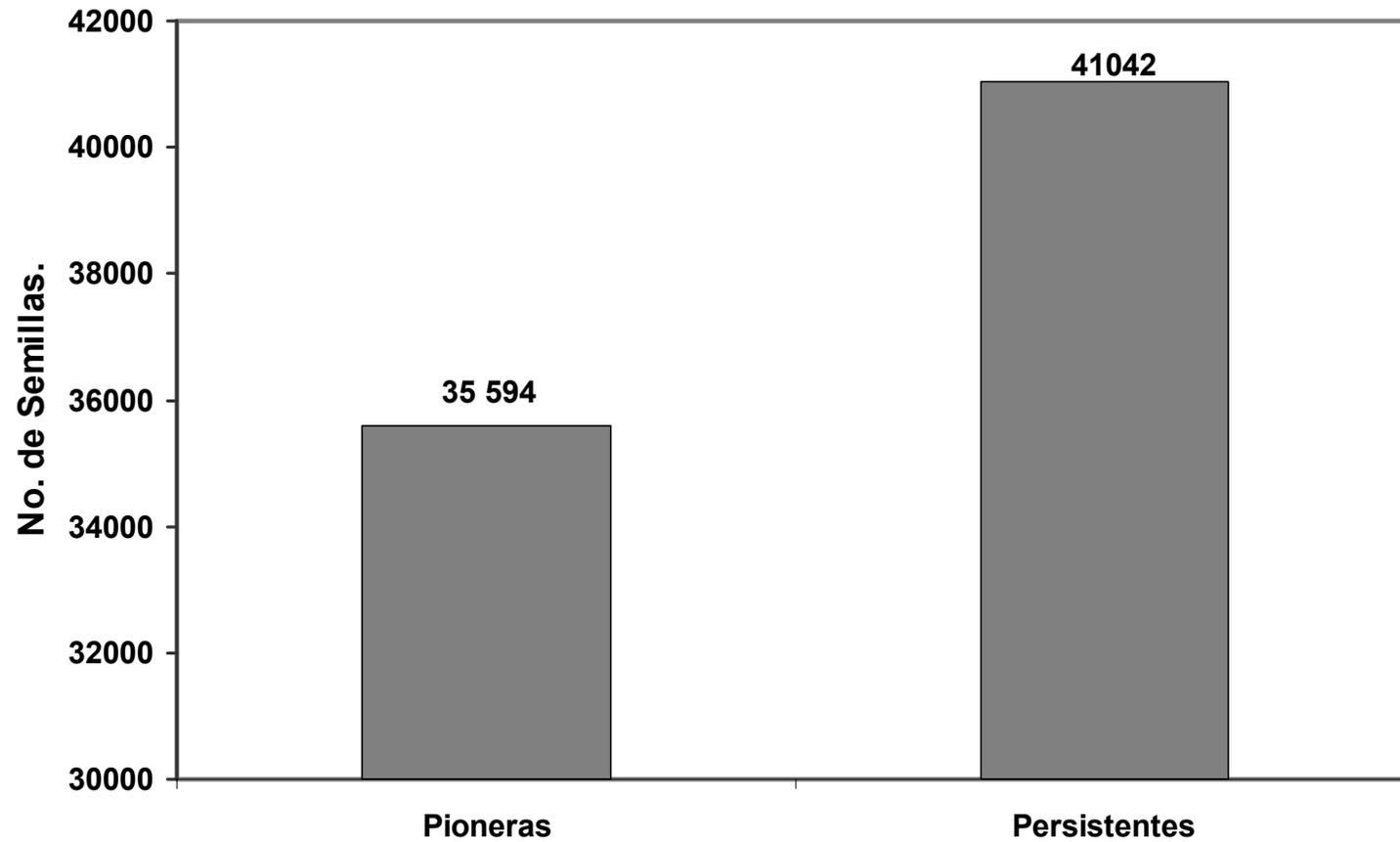


Figura 2. Número total de semillas colectadas durante los tres años de muestro de especies pioneras y de especies persistentes.

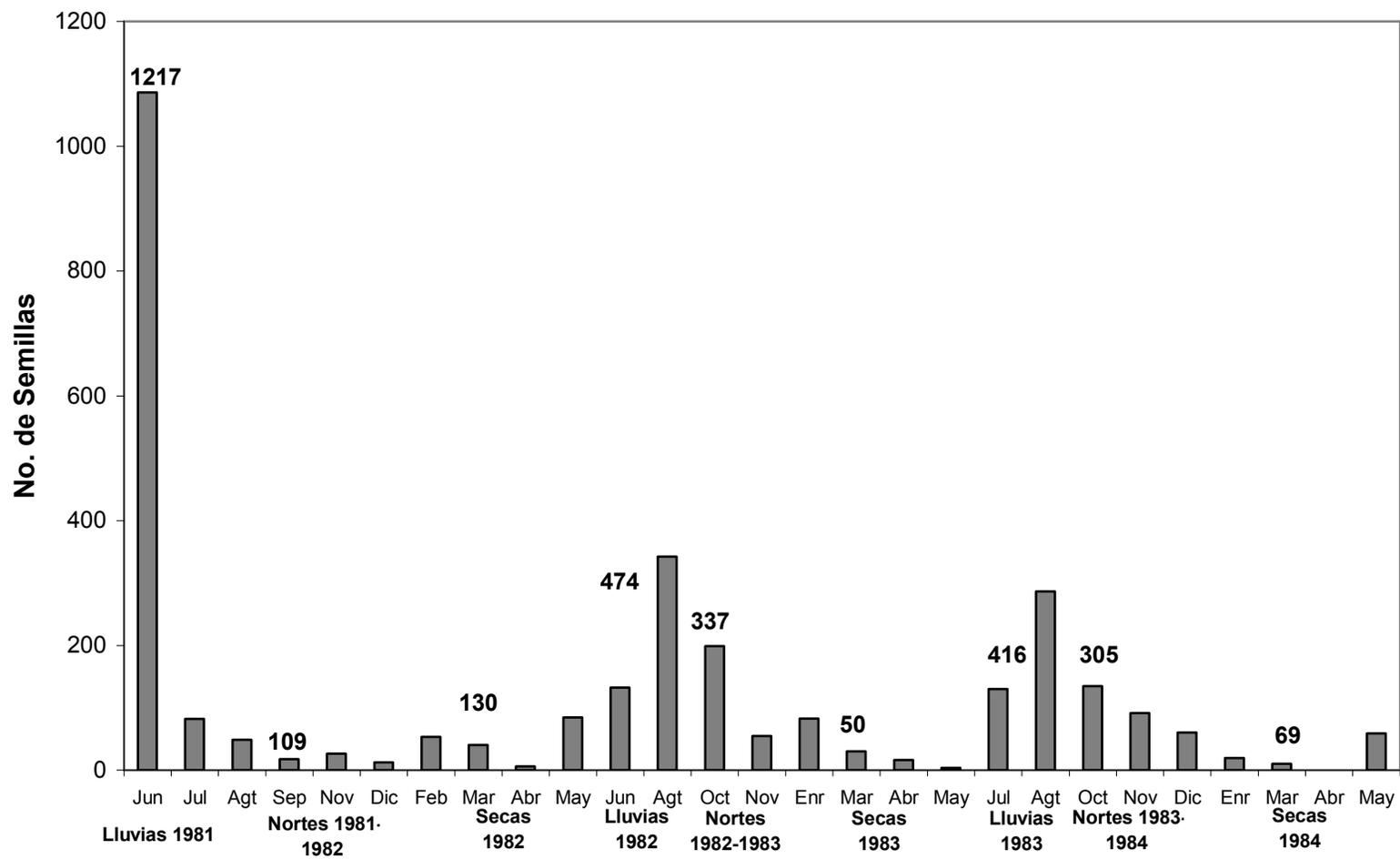


Figura 3. Patrones estacionales de dispersión para las semillas de *Piper hispidum*, durante los tres años de muestreo. El número en la parte superior indica el total de semillas por época.

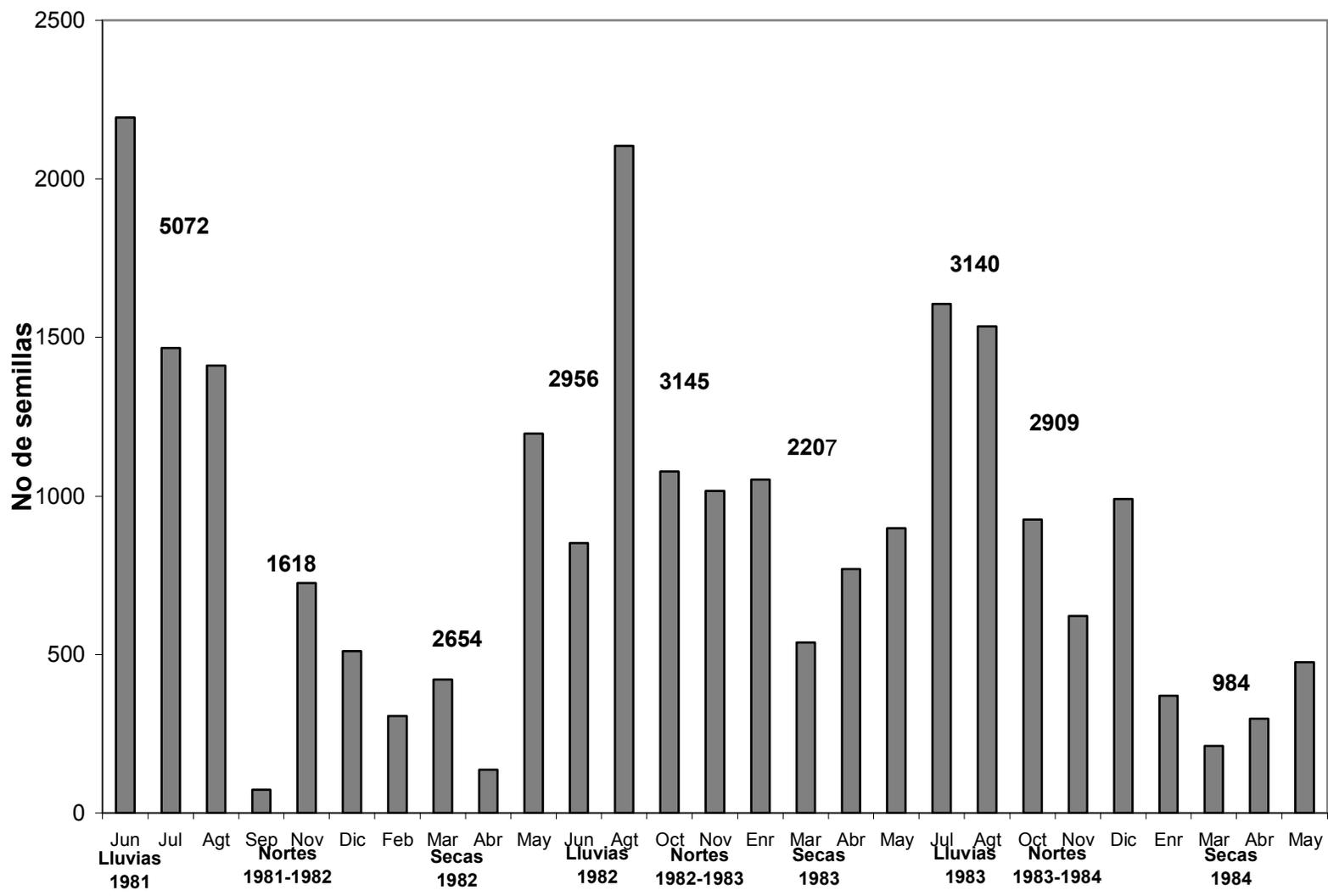


Figura 4. Patrones estacionales de dispersión para las semillas de *Cecropia obtusifolia*, durante los tres años de muestreo. El número en la parte superior indica el total de semillas por época.

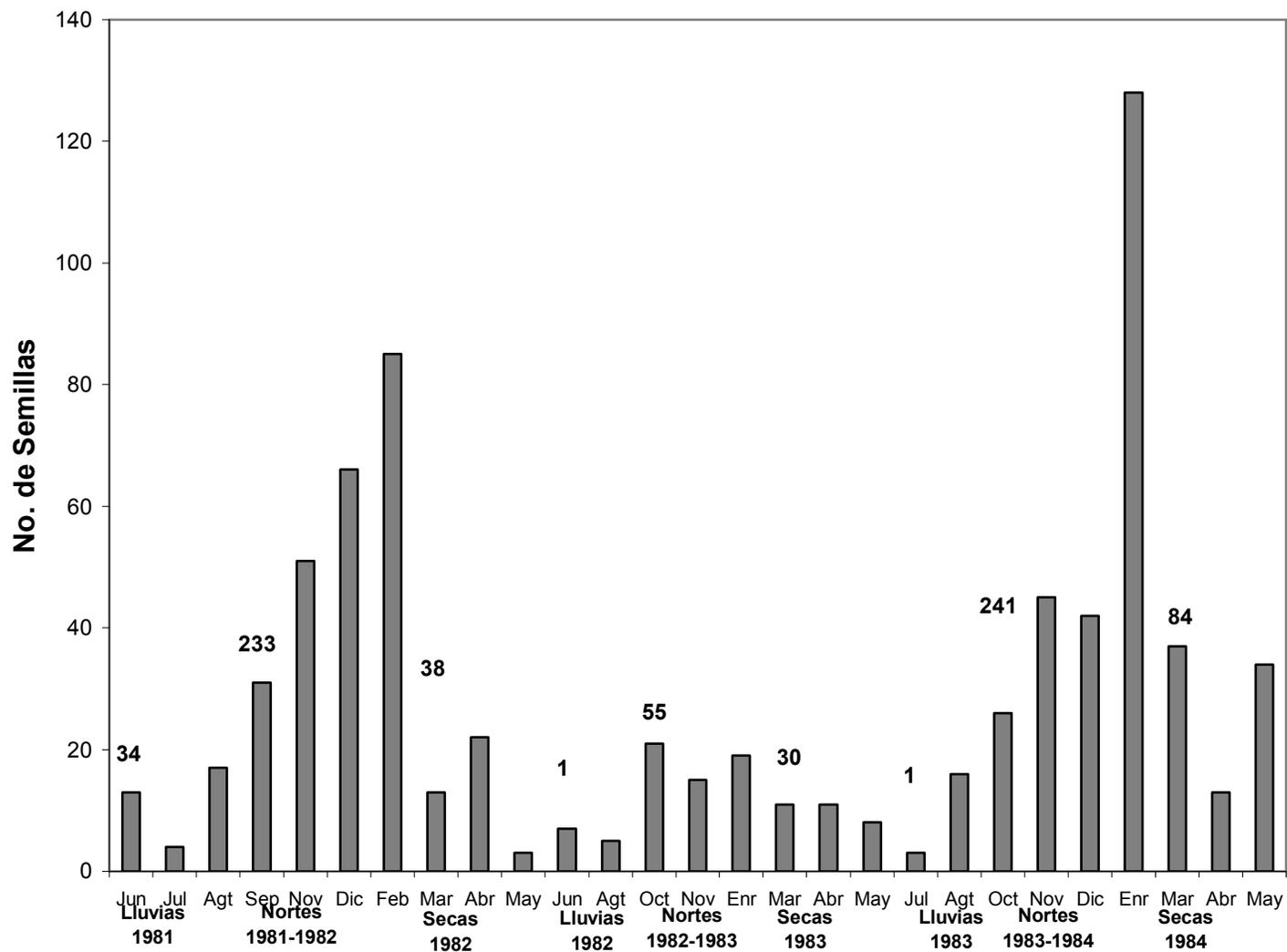


Figura 5. Patrones estacionales de dispersión para las semillas de *Bursera simaruba*, durante los tres años de muestreo. El número en la parte superior indica el total de semillas por época.

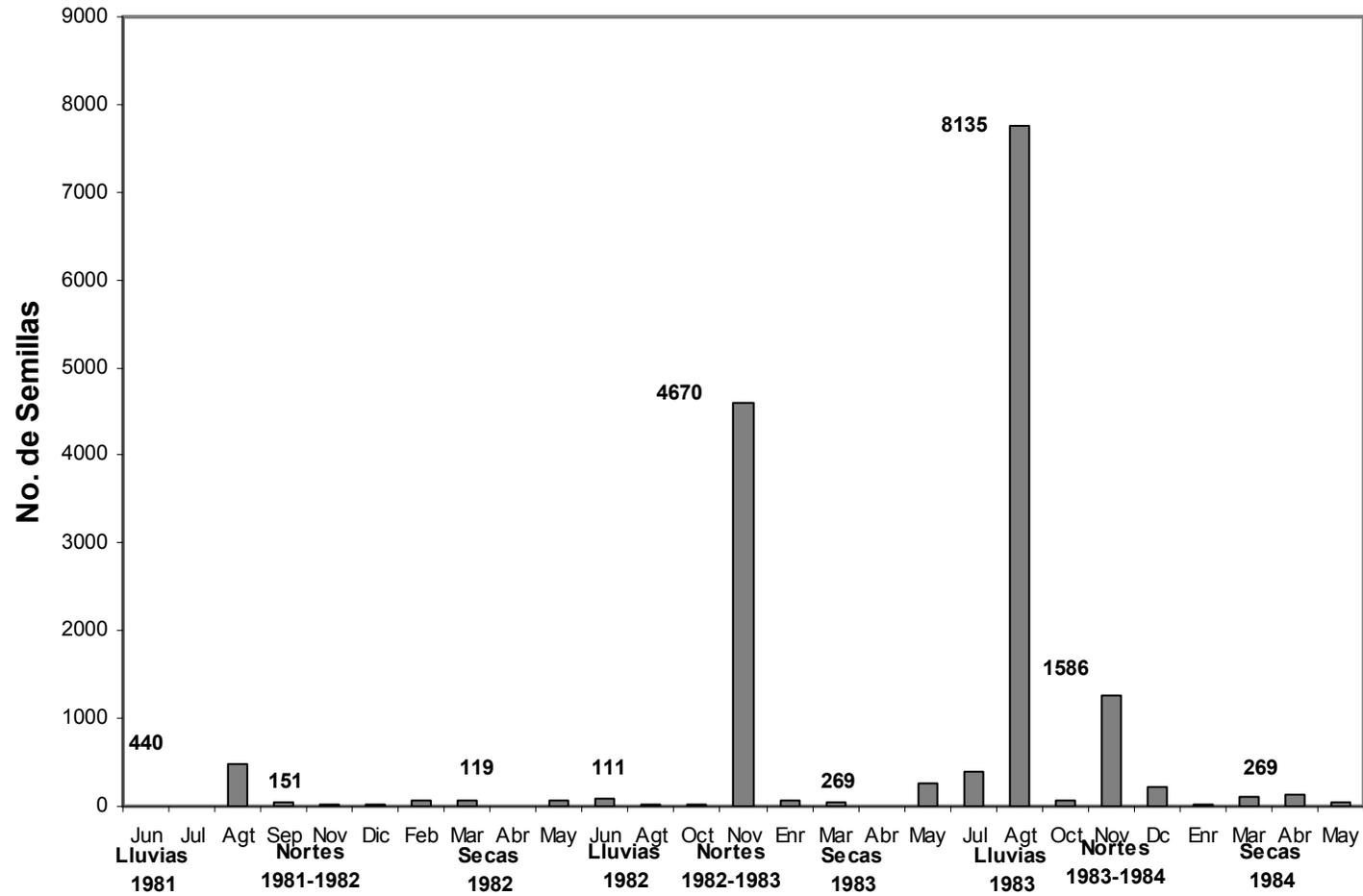


Figura 6. Patrones no estacionales de dispersión para las semillas de *Ficus insipida*, durante los tres años de muestreo. El número en la parte superior indica el total de semillas por época.

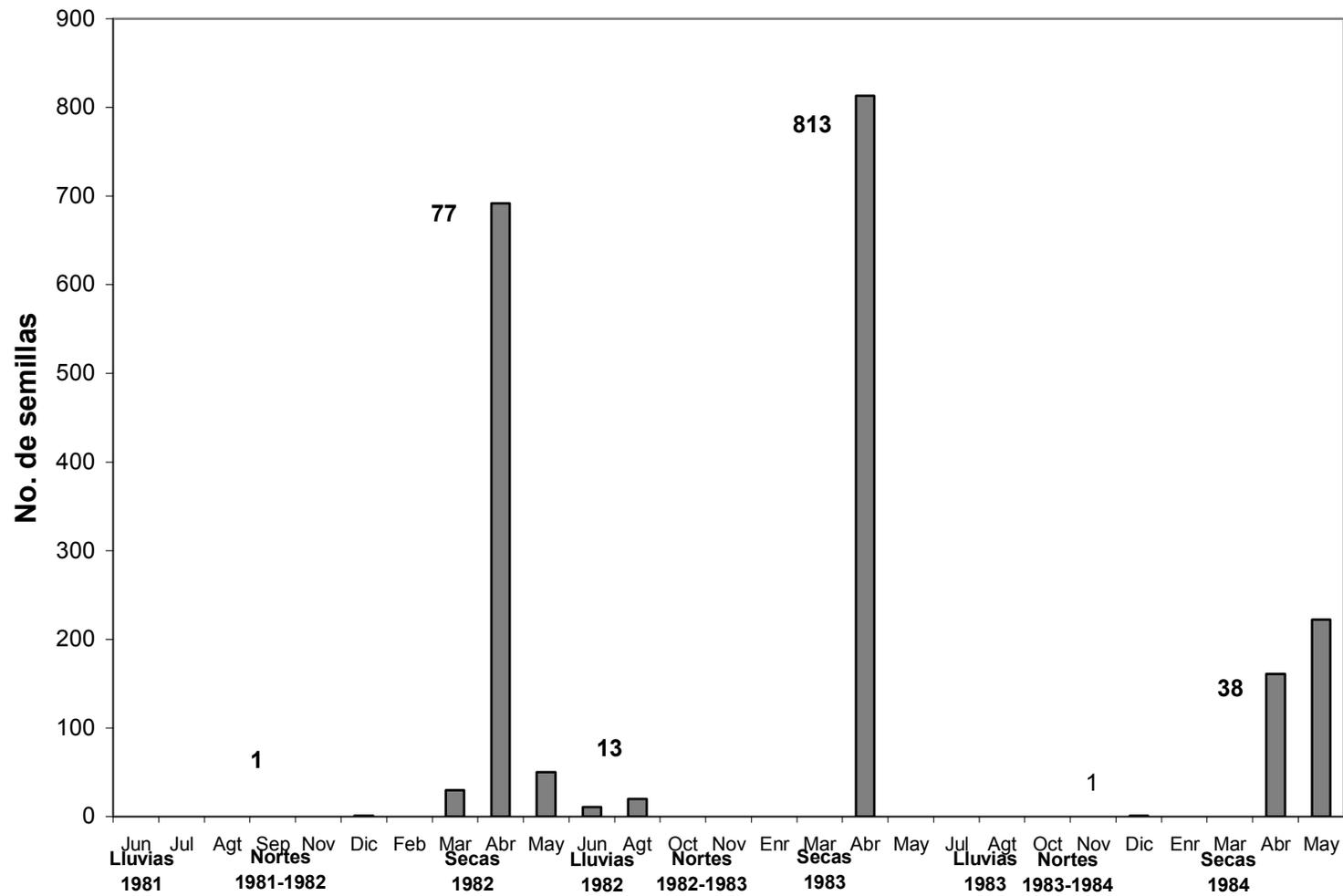


Figura 7. Patrones estacionales de dispersión para las semillas de *Heliocarpus donell-smithii*, durante los tres años de muestreo. El número en la parte superior indica el total de semillas por época.

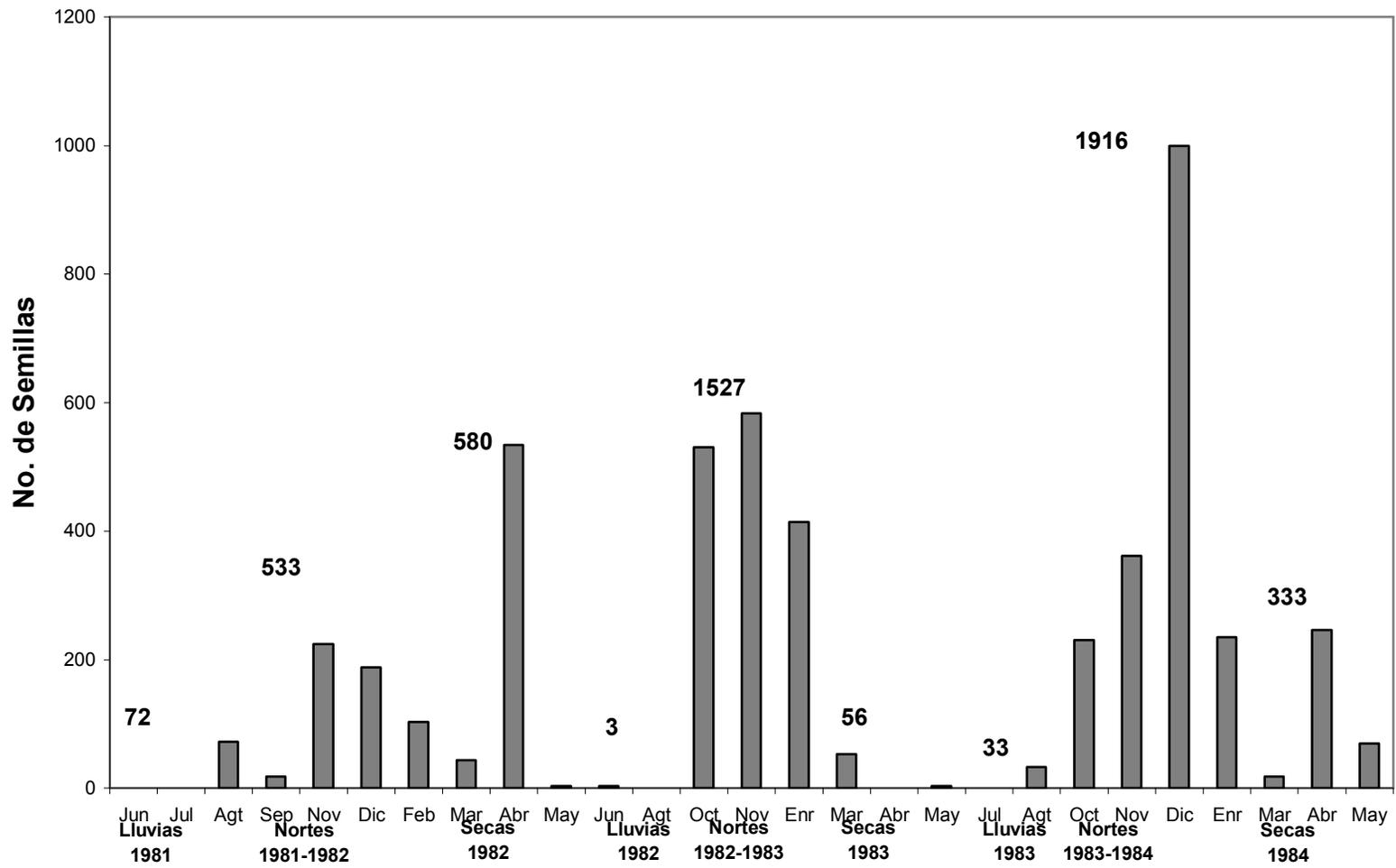


Figura 8. Patrones estacionales de dispersión para las semillas de *Myriocarpa longipes*, durante los tres años de muestreo. El número en la parte superior indica el total de semillas por época.

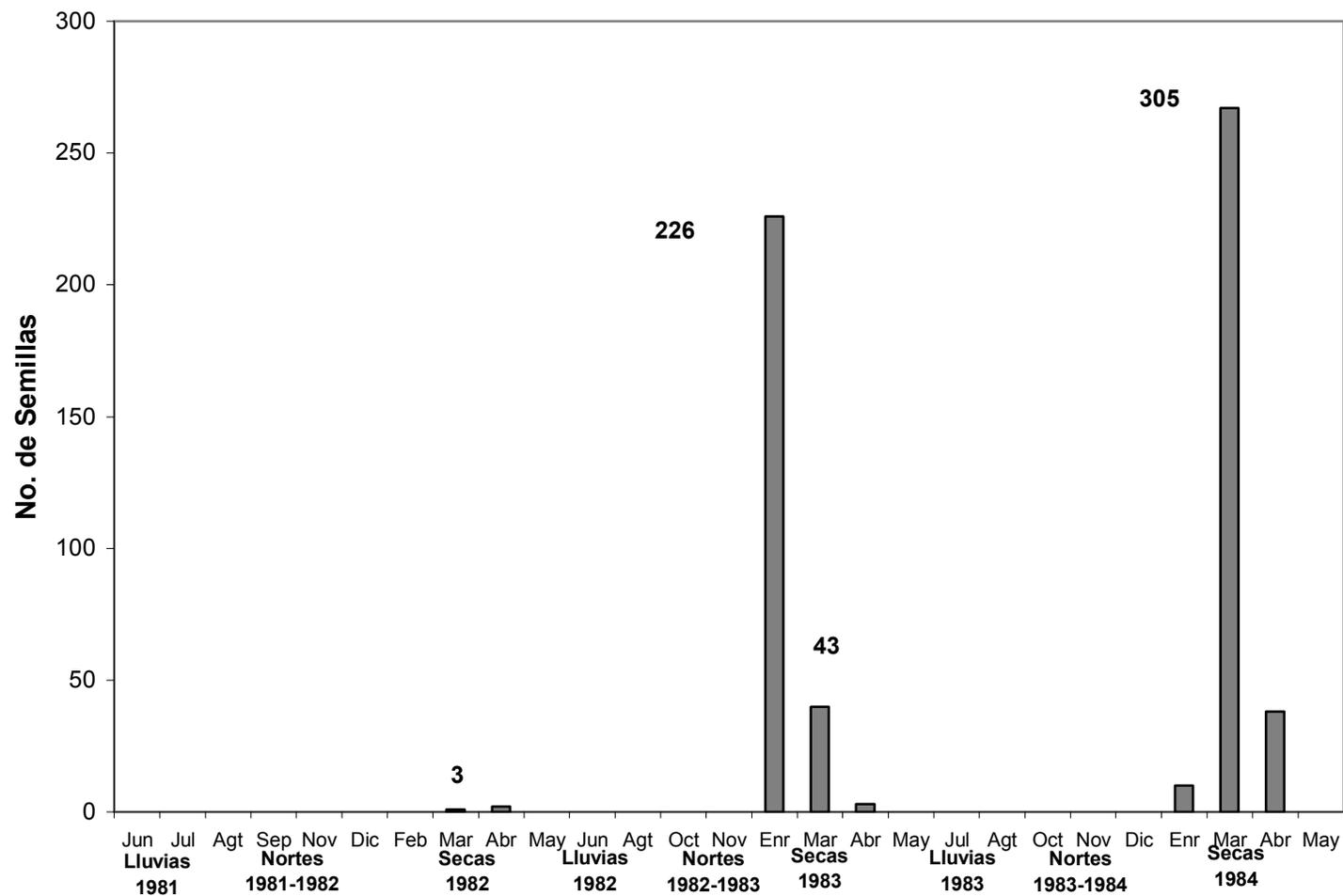


Figura 9. Patrones estacionales de dispersión para las semillas de *Urera caracasana*, durante los tres años de muestreo. El número en la parte superior indica el total de semillas por época

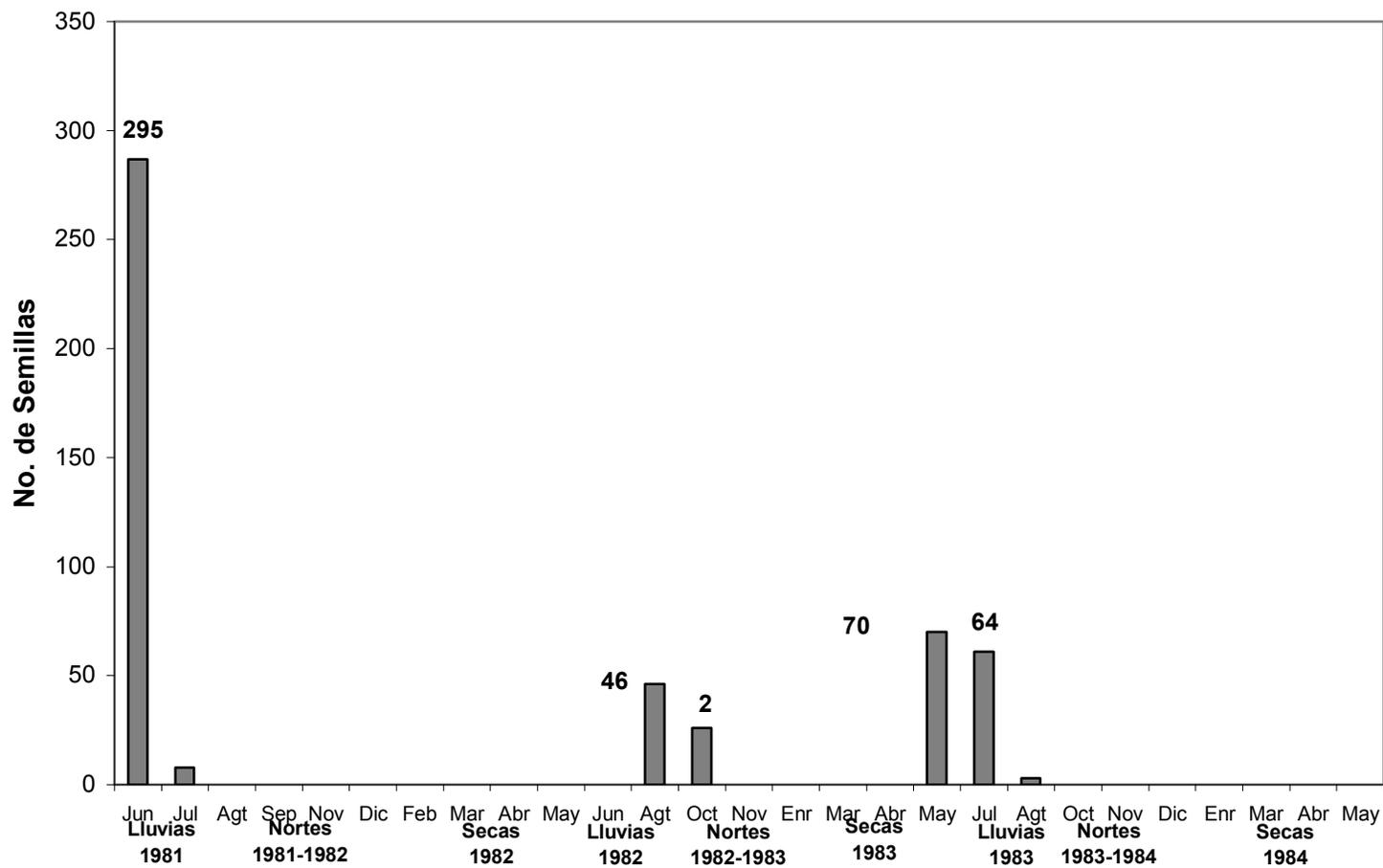


Figura 10. Patrones no estacionales de dispersión para las semillas de *Poulsenia armata*, durante los tres años de muestreo. El número en la parte superior indica el total de semillas por época.

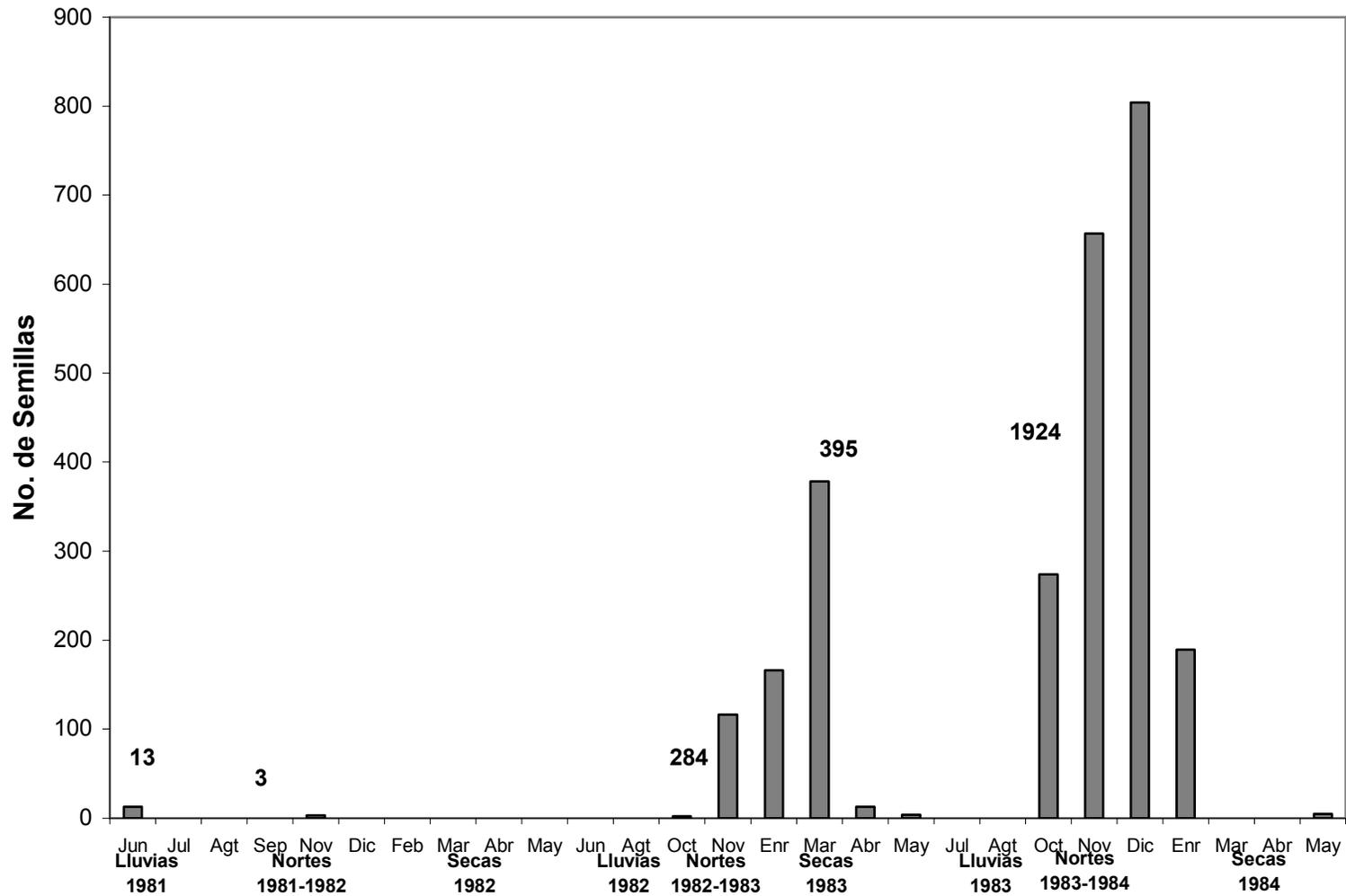


Figura 11. Patrones no estacionales de dispersión para las semillas de *Dendropanax arboreus*, durante los tres años de muestreo. El número en la parte superior indica el total de semillas por época.

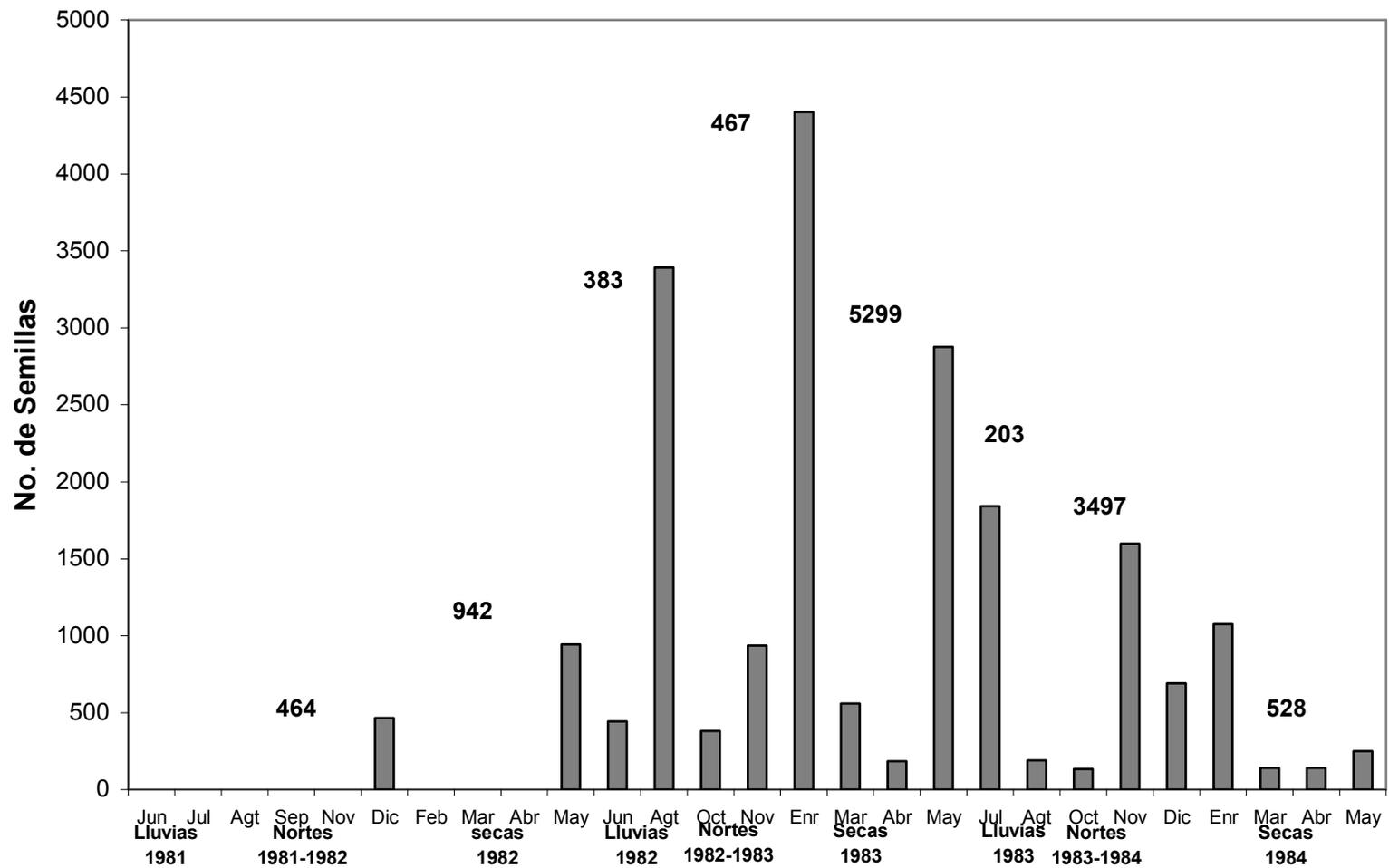


Figura 12. Patrones no estacionales de dispersión para las semillas de *Ficus yoponensis*, durante los tres años de muestreo. El número en la parte superior indica el total de semillas por época.

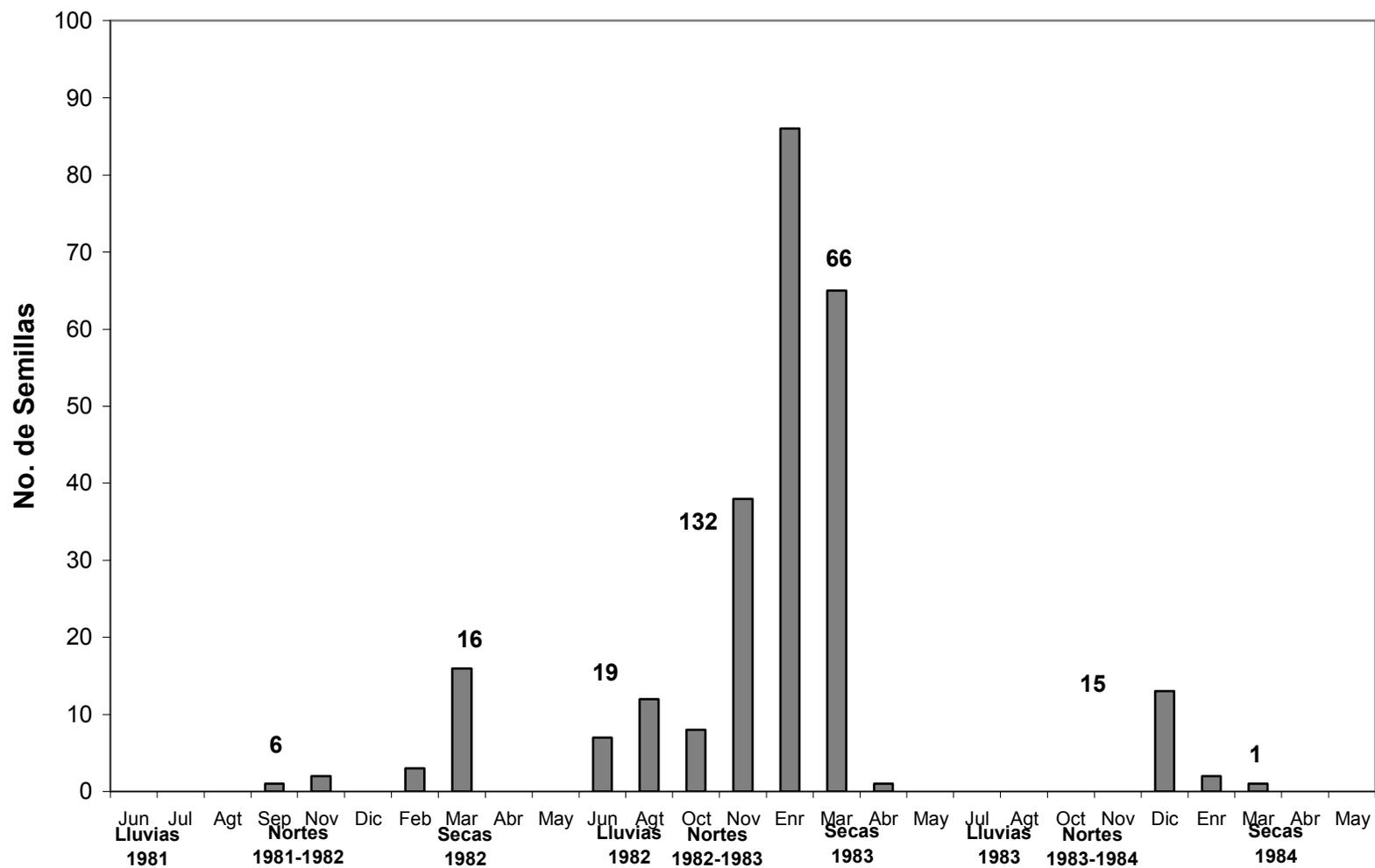


Figura 13. Patrones no estacionales de dispersión para las semillas de *Paulinia pinnata*, durante los tres años de muestreo. El número en la parte superior indica el total de semillas por época.

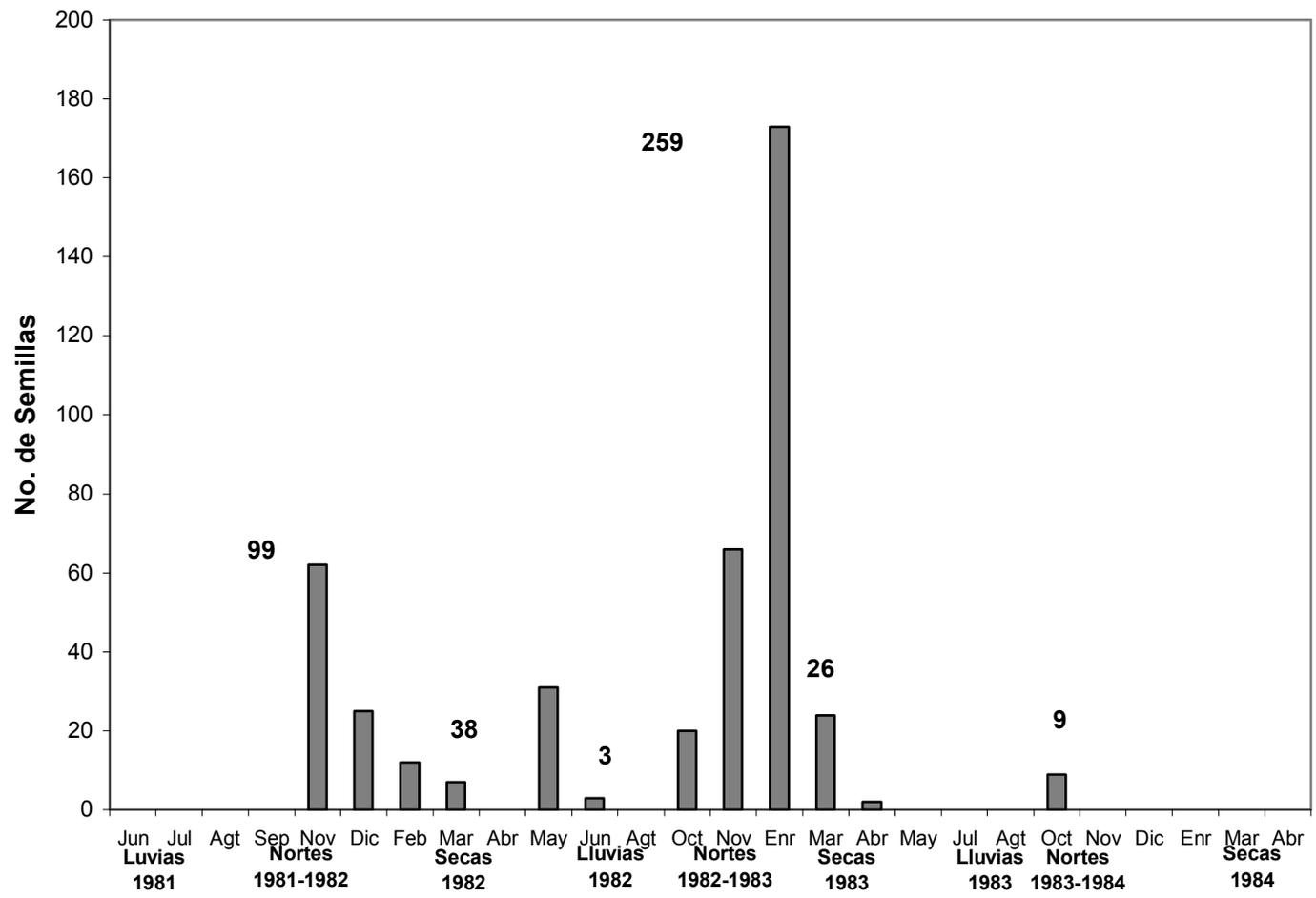


Figura 14. Patrones no estacionales de dispersión para las semillas de *Piper umbellatum*, durante los tres años de muestreo. El número en la parte superior indica el total de semillas por época.

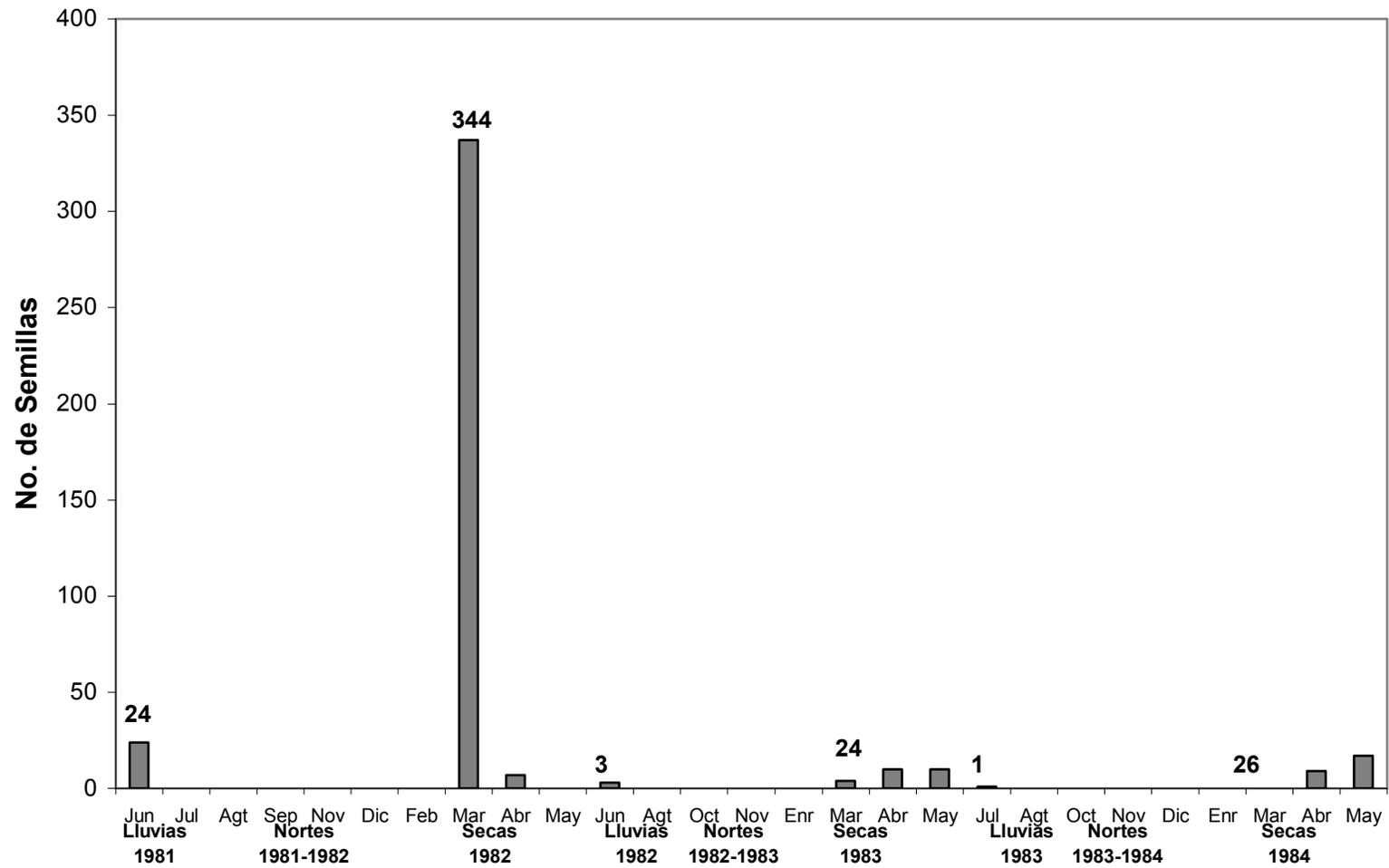


Figura 15. Patrones no estacionales de dispersión de semillas de *Cymbopetalum baillonii*, durante los tres años de muestreo. El número en la parte superior indica el total de semillas por época.

5.1.2. Análisis de la abundancia con la prueba de ANdeVA.

En el análisis de la abundancia para las trece especies (Tabla 4) se encontraron diferencias significativas para el factor época en *Cecropia obtusifolia* ($F= 10.73_{2,6}$; $p=.02$), *Heliocarpus donell-smithii* ($F= 69.80_{2,6}$; $p=.0008$) y *Myriocarpa longipes* ($F= 8.19_{2,6}$; $p=.0385$) (Figura 16 ,17 y 18) y para el factor año en *Ficus yoponensis* ($F= 9.94_{2,6}$; $p=.0281$) y *Paulinia pinnata* ($F= 10.47_{2,6}$; $p=.0257$) (Figura 19 y 20). También se encontraron diferencias significativas en el número de semillas de las trece especies (Figura 21).

5.1.3. Valores de importancia relativa

En el primer año de estudio (1981-1982) la especie que tuvo el valor más alto de importancia relativa fue *Cecropia obtusifolia*, en el segundo año (1982-1983) *Ficus yoponensis* y en el tercer año (1983-1984) *Cecropia obtusifolia*, en época de nortes y secas y *Ficus insipida* en época de lluvias. Otras especies que presentaron valores altos de importancia relativa durante los tres años fueron *Heliocarpus donell-smithii* en época de secas, *Piper hispidum* en época de lluvias y *Myriocarpa longipes* en nortes. *Ficus insipida* presentó valores altos de importancia relativa en lluvias del primer año, nortes del segundo año y lluvias del tercer año de estudio (Tabla 5).

Tabla 4. Resultado de las ANDeVAS para las trece especies seleccionadas.

Especie.	Factor	g.l.	F	P
<i>Cecropia obtusifolia.</i>	Año Época	2,8	2.97 10.73	.16 .02
<i>Bursera simaruba.</i>	Año Época	2,8	1.14 .70	.4047 .5481
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	Año Época	2,8	1.93 3.93	.2595 .1143
<i>Dendropanax arboreus.</i>	Año Época	2,8	.72 1.38	.5397 .3496
<i>Ficus insipida</i>	Año Época	2,8	.97 .72	.4541. .5392
<i>Ficus yoponensis.</i>	Año Época	2,8	.9,94 ..93	.0281 ..4653
<i>Heliocarpus donell-smithii</i>	Año Época	2,8	1.49 69.80	.3286 .0008
<i>Myriocarpa longipes</i>	Año Época	2,8	.38 8.19	.7057 .0385
<i>Paulinia pinnata.</i>	Año. Época	2,8	10.47 4.10	.0257 .1074
<i>Piper hispidum</i>	Año Época	2,8	.30 5.60	.7590 .0693
<i>Piper umbellatum.</i>	Año Época	2,8	4.50 3.44	.0946 .1353
<i>Poulsenia armata</i>	Año Época	2,8	.49 2.73	.6464 .1789
<i>Urera caracasana.</i>	Año Época	2,8	.92 1.19	.4704 .3932

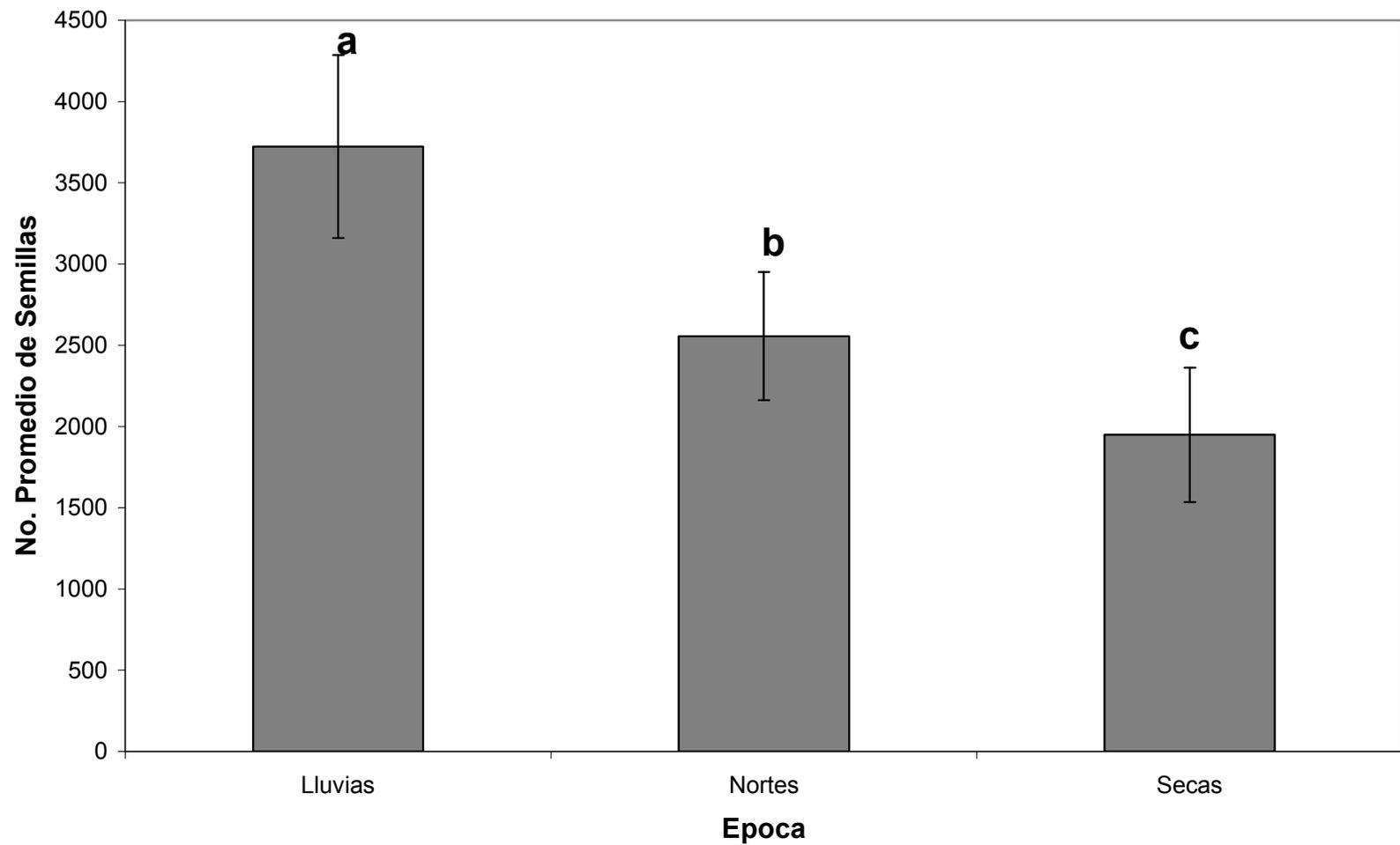


Figura 16. Número promedio de semillas durante las tres épocas en los tres años de muestreo (\pm E.E.) para *Cecropia obtusifolia*. Las letras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey.

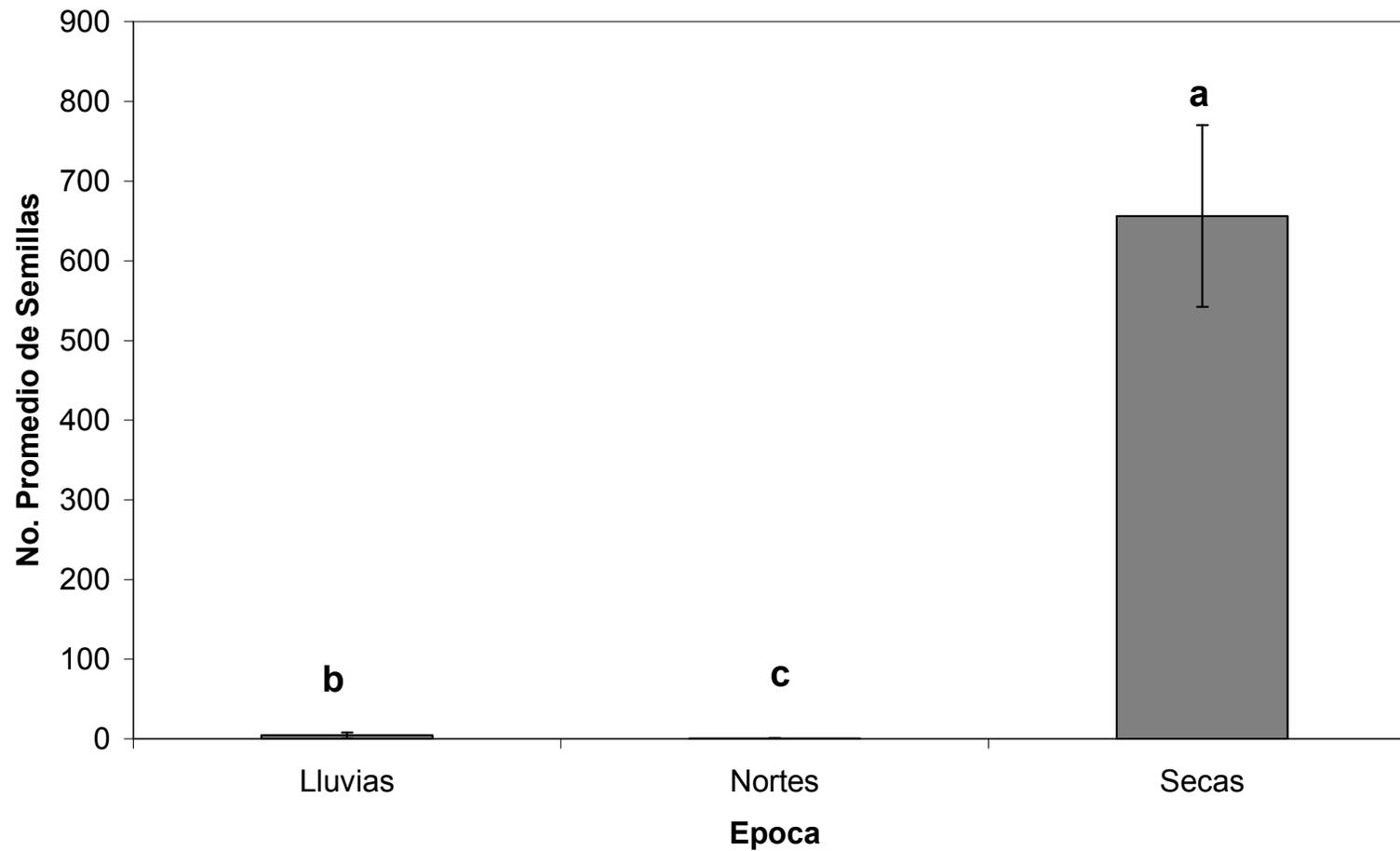


Figura17. Número promedio de semillas durante las tres épocas en los tres años de muestreo (\pm E.E.) para *Heliocarpus donell-smithii*. Las letras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey.

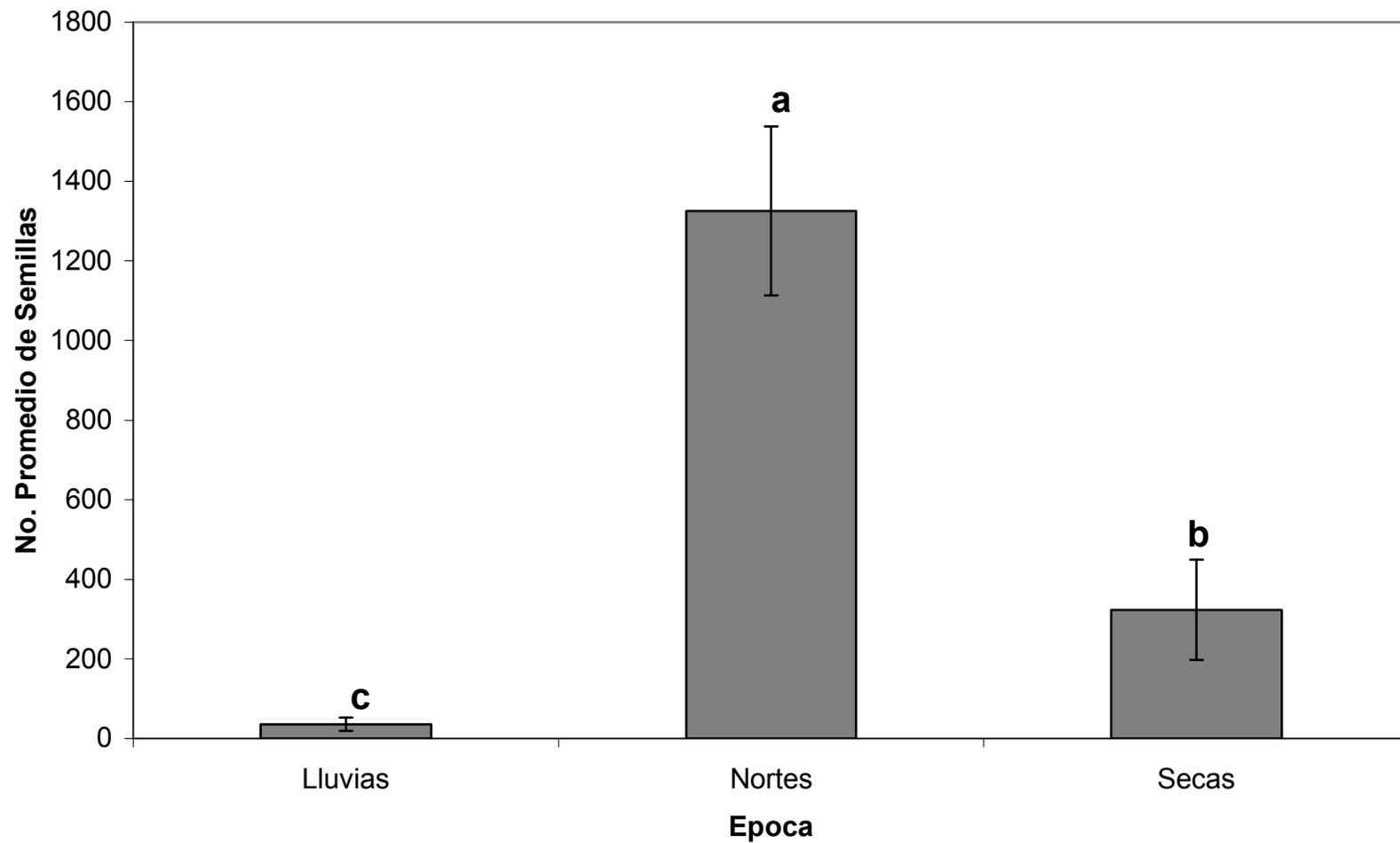


Figura 18. Número promedio de semillas durante las tres épocas en los tres años de muestreo (\pm E.E.) para *Myriocarpa longipes*. Las letras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey.

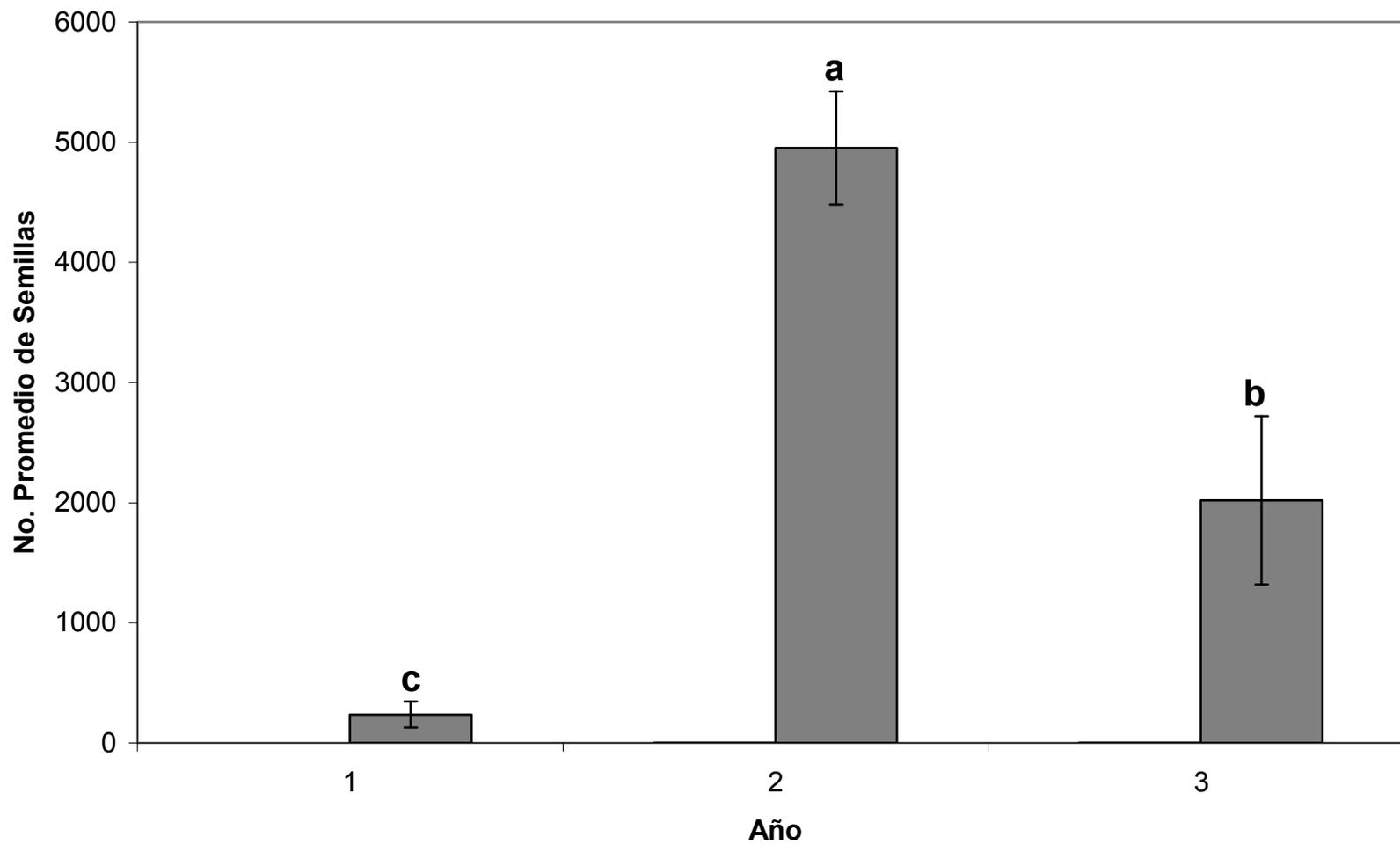


Figura 19. Número promedio de semillas durante los tres años de muestro (\pm E.E.) para *Ficus insipida*. Las letras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey.

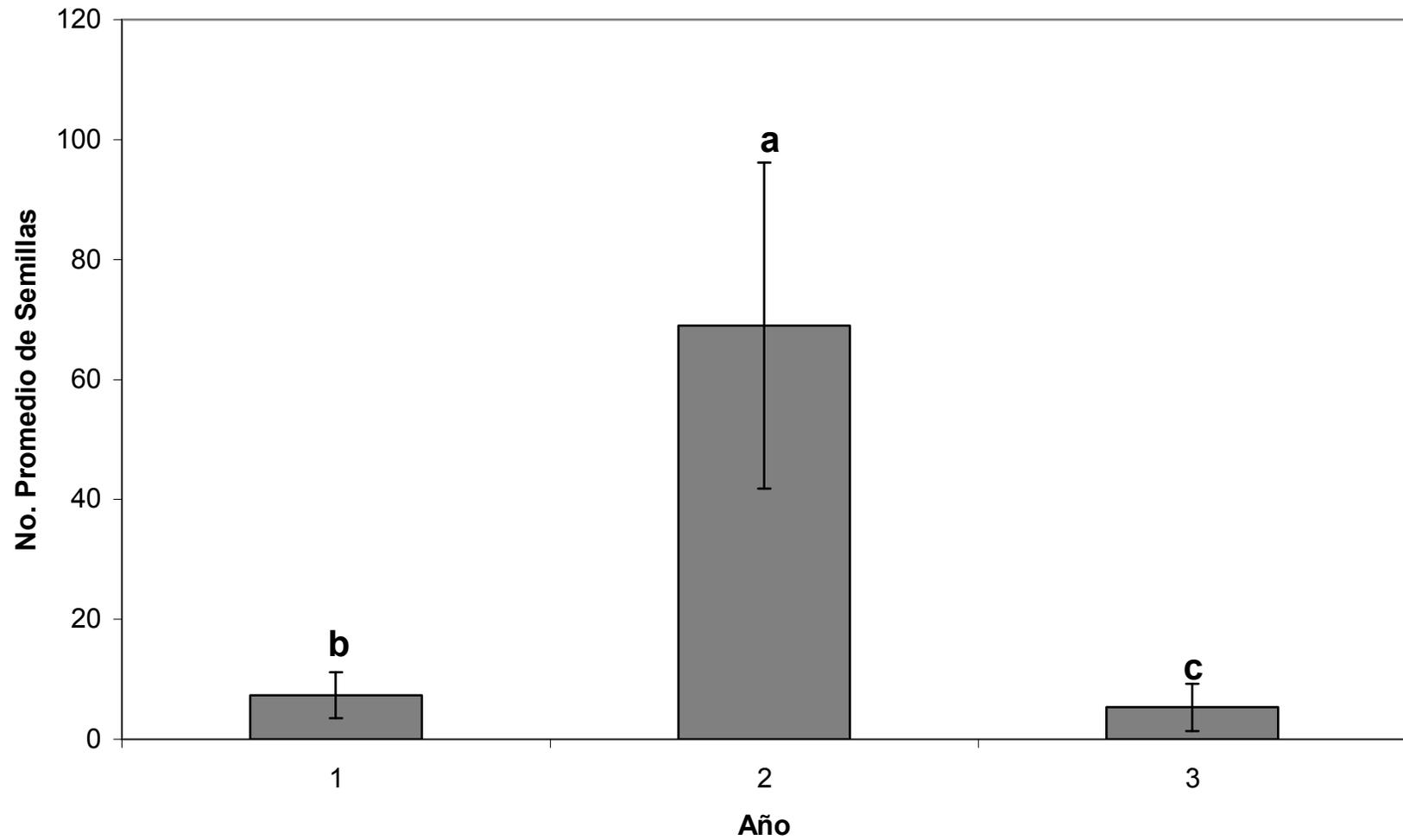


Figura 20. Número promedio de semillas durante los tres años de muestro (\pm E.E.) para *Paulinia pinnata*. Las letras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey.

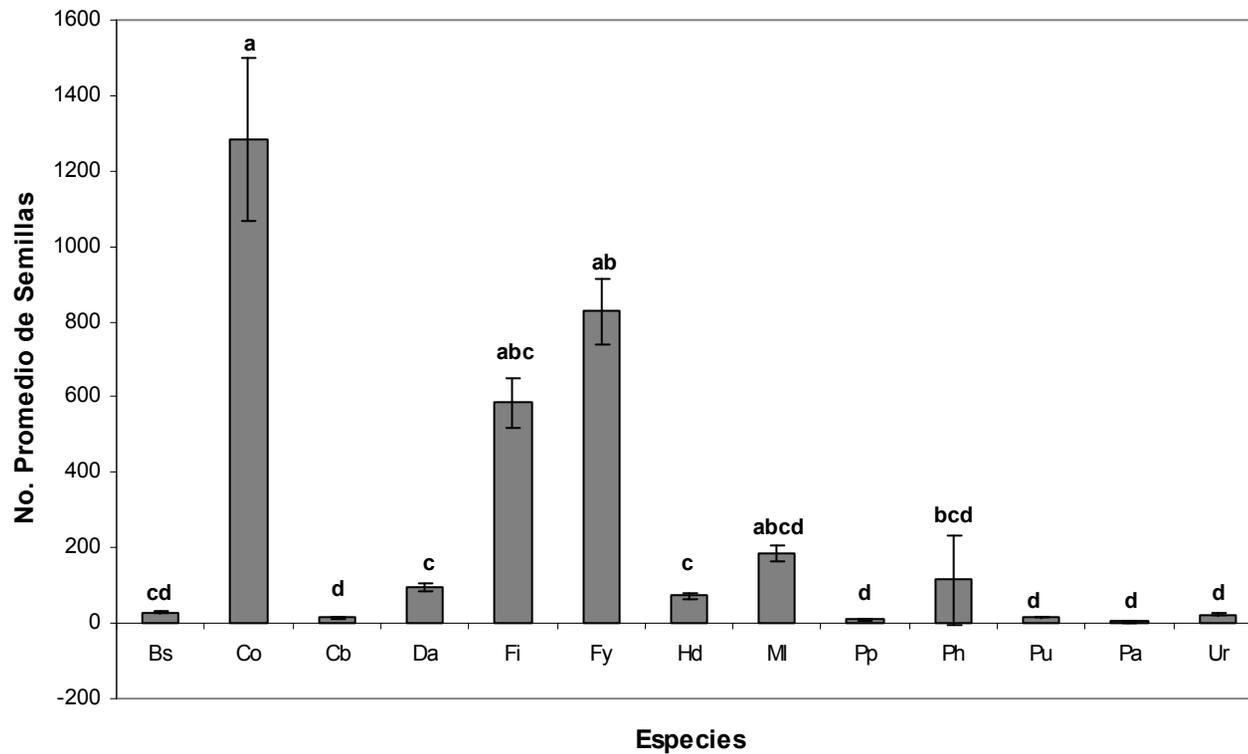


Figura 21. Número promedio de semillas para todas las especies durante los tres años de muestro (\pm E.E.). Las letras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey.

Simbología

Bs.-*Bursera simaruba*.

Hd.-*Heliocarpus donell-smithii*.

Uc.-*Urera caracasana*.

Ph.-*Piper hispidum*.

Fy.-*Ficus yoponensis*.

Pa.-*Poulsenia armata*.

Da.-*Dendropanax arboreus*.

Pu.-*Piper umbellatum*.

Cb.-*Cymbopetalum baillonii*.

Pp.-*Paulinia pinnata*.

Co.-*Cecropia obtusifolia*.

MI.-*Myriocarpa longipes*.

Fi.-*Ficus insípida*

Tabla 5. Valores de importancia relativa por época para cada especie.

Especie	Lluvias 1981	Nortes 1981-1982	Secas 1982	Lluvias 1982	Nortes 1982-1983	Secas 1983	Lluvias 1983	Nortes 1983-1984	Secas 1984
<i>Bursera simaruba</i>	.037	.16	.05	.106	.030	.030	.0255	.068	.084
<i>Cecropia obtusifolia</i>	1.01	.619	.868	.784	.4859	.570	.677	.5993	.628
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	.008	0	.13	.004	0	.024	.002	0	.027
<i>Dendropanax arboreus</i>	.0065	.003	0	0	.069	.068	0	.261	.0029
<i>Ficus insipida</i>	.107	.097	.09	.053	.422	.077	.722	.297	.192
<i>Ficus yoponensis</i>	.002	.25	.266	.7965	.569	.855	.379	.4987	.3769
<i>Heliocarpus donell-smithii</i>	0	.001	.32	.024	0	.223	0	.002	.2932
<i>Myriocarpa longipes</i>	.0152	.23	.134	.004	.137	.037	.009	.252	.162
<i>Paulinia pinnata</i>	0	.0098	.016	.016	.04	.034	0	.010	.001
<i>Piper hispidum</i>	.308	.083	.092	.273	.110	.032	.156	.093	.042
<i>Piper umbellatum</i>	0	.07	.018	.002	.073	.015	0	.005	0
<i>Poulsenia armata</i>	0	0	0	.018	.0075	.008	.024	0	0
<i>Urera caracasana</i>	.069	0	.003	0	.004	.018	0	.005	.183

5.2. Distribución espacial.

5.2.1. Valores de Índice de Agregación.

La mayoría de la especies presentaron un índice de agregación mayor de 1, es decir su distribución en el espacio fue agregada (Tabla 6). Las especies que se dispersaron todo el año como *Bursera simaruba*, *Ficus yoponensis* y *Cecropia obtusifolia* tuvieron un índice de agregación mayor a 1 en casi todas las colectas, es decir su distribución fue agregada. Los valores del número de semillas por colecta y promedio de número de semillas por trampa fueron más altos, con una dispersión abundante todo el año.

En el grupo de especies que no se dispersaron en todas las colectas, las que presentaron con frecuencia valores del índice de agregación menores de 1, fueron *Cymbopetalum baillonii* en la mayoría de las colectas, especialmente en época de secas de los dos últimos años, *Piper hispidum* en temporada de nortes del primer y tercer año; y en temporada de secas del tercer año y *Myriocarpa longipes* en la temporada de secas del primer y tercer año; y en la temporada de lluvias del segundo y tercer año. En las especies restantes predominaron los valores de índice de agregación mayores que 1, es decir su distribución en el espacio fue agregada en la mayoría de sus trampas.

**Tabla 6. Valores de índice de agregación de las trece especies seleccionadas.
Año 1981-1982**

Especies	junio	julio	Agosto	Septiembre	Noviembre	Diciembre	Febrero	Marzo	Abril	Mayo
<i>Bursera simaruba</i>	a		R	a	a	a	a	a	a	
<i>Cecropia obtusifolia</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	a							a		
<i>Dendropanax arboreus</i>	R				R					
<i>Ficus insipida</i>		R	a	a	a	a	a	a		a
<i>Ficus yoponensis</i>						a				a
<i>Heliocarpus donell-smithii</i>									a	a
<i>Myriocarpa longipes</i>			a	a	a	a	a	a	a	R
<i>Paulinia pinnata</i>								a		
<i>Piper hispidum</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	R	a
<i>Piper umbellatum</i>					a	a	a	.R		a
<i>Poulsenia armata</i>	a	a								
<i>Urea caracasana</i>							R			

* Las letras indican como se distribuyen las semillas en el espacio A = al azar a = Agregado. R = Regular

**Tabla 6. Valores de índice de agregación de las trece especies seleccionadas (continuación).
Año 1982-1983**

Especie	Junio	Agosto	Octubre	Noviembre	Enero	Marzo	Abril	Mayo
<i>Bursera simaruba</i>	R	R	a	R	a	R	R	.R
<i>Cecropia obtusifolia</i>	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	a						R	R
<i>Dendropanax arboreus</i>				a	a			
<i>Ficus insipida</i>	.a	a	R	a	R	a	a	a
<i>Ficus yoponensis</i>	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Heliocarpus donell-smithii</i>	R						a	a
<i>Myriocarpa longipes</i>	R	a	a	a	a	a	a	R
<i>Paulinia pinnata</i>	a	a	R	a	a	a	¿	
<i>Piper hispidum</i>	a	a	a	a	a	R	a	a
<i>Piper umbellatum</i>			a	a	a	a		
<i>Poulsenia armata</i>		a	a					a
<i>Ureca caracasana</i>					a	a	R	

* Las letras indican como se distribuyen las semillas en el espacio A = al azar a = Agregado. R = Regular

**Tabla 6. Valores de índice de agregación de las trece especies seleccionadas (continuación).
1983-1984**

Especie	Julio	Agosto	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero	Marzo	Abril	Mayo
<i>Bursera simaruba</i>		a	R	a	a	a	a		a
<i>Cecropia obtusifolia</i>	a	a	R	a	a	a	a	a	a
<i>Cymbopetalum baillonii</i>								R	R
<i>Dendropanax arboreus</i>			a	a	a	a			
<i>Ficus insipida</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Ficus yoponensis</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Heliocarpus donell-smithii</i>								a	
<i>Myriocarpa longipes</i>		a	a	a	a	a	R	a	a
<i>Paulinia pinnata</i>					R				
<i>Piper hispidum</i>	a	a	R	a	a	R	a		a
<i>Piper umbellatum</i>			R						
<i>Poulsenia armata</i>	a								
<i>Ureca caracasana</i>							a	a	

* Las letras indican como se distribuyen las semillas en el espacio A = al azar a = Agregado. R = Regula

6. Discusión.

6.1. Distribución temporal.

Se encontraron diferencias significativas para el factor época en tres especies pioneras la cuales fueron *Heliocarpus donell-smithii*, *Myriocarpa longipes* y *Cecropia obtusifolia*, en estas especies se observó una marcada estacionalidad, en *Cecropia* a pesar de tener una dispersión continua se observa claramente que aumenta su dispersión en época de lluvias. En el caso de las especies persistentes se encontraron diferencias significativas para el factor año solo en *Ficus yoponensis*.

El total de número de semillas de especies persistentes fue mayor que el de especies pioneras, estos resultados se debieron a que *Ficus yoponensis* y *Ficus insipida* tuvieron valores muy altos en algunas épocas y representaron el 90% del total de semillas de especies persistentes y el otro 10% las especies restantes. En las especies pioneras *Cecropia obtusifolia* fue la que tuvo el número de semillas más alto, representando el 50.94% del total de semillas de las especies pioneras.

Al analizar la abundancia relativa, se observaron patrones de dispersión estacional para las especies pioneras, es decir sus picos de dispersión se presentaron en la misma época durante los tres años de muestreo. Especies como *Piper hispidum*, *Cecropia obtusifolia* y *Bursera simaruba*, tuvieron una dispersión

continua durante los tres años de muestreo, pero con mayor producción de semillas en una época, en *Cecropia obtusifolia* y *Piper hispidum* en época de lluvias y en *Bursera simaruba* en nortes. Estos resultados coinciden con la caracterización que hace Martínez-Ramos (1992) de las especies pioneras, la cuales tienen una abundante producción de pequeñas semillas ampliamente dispersadas, tanto espacial como temporalmente.

Las especies pioneras restantes tuvieron una dispersión discontinua de semillas con picos de dispersión en nortes y lluvias. Estos datos coinciden con los reportados por Ibarra y Martínez-Ramos (1996), para árboles de la selva de los Tuxtlas los cuales tienen una floración en época de secas, en tanto que la fructificación y caída de semillas tienen un pico durante el inicio de temporada de lluvias y otro durante la época de nortes, lo que favorece la propagación de la especie. La única especie de este grupo que produjo semillas que se dispersaron en época de secas fue *Heliocarpus donell-smithii*, estos resultados coinciden con su síndrome de dispersión, ya que es por viento y se ha reportado que las especies que tienen este síndrome tienden a reproducirse y propagarse en la estación seca en la selva (Howe y Smallwood, 1982).

Las especies persistentes tuvieron un patrón de dispersión discontinuo y no estacional. La única especie con producción continua fue *Ficus insipida*, pero en cantidades pequeñas de semillas (de 1 a 100 semillas por colecta) a excepción de algunas colectas, en donde se encontraron abundantes semillas (de 5000 a 7000 semillas). Martínez-Ramos (1996) menciona que las semillas de las especies

persistentes se encuentran de manera heterogénea en el suelo de la selva tanto espacial como temporalmente, pues debido a su tamaño tienen una dispersión por patrones direccionales y una fructificación (producción de semillas) estacional. Sin embargo contrario a lo reportado por este autor la dispersión de estas semillas no se observó una clara estacionalidad, esto podría deberse a que la dispersión esta influenciada por varios factores como las respuestas fisiológicas de cada especie o por las condiciones climáticas como humedad y temperatura, las cuales pueden tener una influencia en la producción de semillas y frutos (Carabias y Guevara, 1985). Estas condiciones varían en el tiempo y pueden existir diferencias entre un año y otro, en donde un año puede resultar especialmente húmedo o especialmente seco, reduciendo o alargando la temporada de floración y fructificación, afectando también la dispersión de semillas (Garambone *et al.*, 2001) Las fluctuaciones estacionales o anuales en la producción de semillas llegan a influir en la densidad de semillas en el suelo (Dalling *et al.*, 1997).

Soto (1992) reporta para especies pioneras una lluvia de semillas continua a través de todo el año y los gremios restantes que agrupa como nómadas y tolerantes con una dispersión más estacional lo cual no coincide totalmente con los datos de esta tesis, sin embargo en este estudio al hacer un análisis de las diferentes variables para la asignación de gremios, el único grupo que resulta bien diferenciado de acuerdo a sus atributos (dispersión, tamaño de semilla, abundancia, vehículos de dispersión y fenología) fue el de las especies pioneras.

Cecropia obtusifolia junto con *Ficus yoponensis* tuvieron los valores más altos de importancia relativa durante los tres años de muestreo. Tales resultados también son reportados por Martínez-Ramos y Soto (1992), encontrando que estas especies fueron las más abundantes en la comunidad respecto a la lluvia de semillas, presentando los niveles más altos de importancia relativa, sin embargo fueron raramente registradas en otros estadios de vida.

La presencia de estas especies en la lluvia de semillas no garantiza su permanencia en el banco de semillas ni su establecimiento. Por ejemplo Guevara (2004) al hacer un estudio de la lluvia de semillas debajo del dosel de tres árboles aislados observó que una de las especies más abundante fue *Cecropia obtusifolia*, con más de 250 semillas /m² en la lluvia de semillas, pero menos de 3 semillas/m² en el banco de semillas, una posible explicación es la predación que sufren estas semillas después de la dispersión. Las semillas de esta especie son removidas por hormigas (*Paratrechina vividula*) y ninfas de una especie no identificada de grillo (*Hygronemobius sp*), una porción considerable muere por ataque de bacterias y hongos, otra germina, y después de un año las semillas que quedan viables en el suelo son únicamente entre el 2.2% y 3.8% (Álvarez- Buylla y Martínez-Ramos, 1990).

Heliocarpus donell smithii tuvo un nivel de importancia alto durante la época de secas y lo anterior corrobora el hecho de que esta especie sea dispersada por viento, aumentando su producción y dispersión en esta época y presentando una clara estacionalidad en secas durante los tres años de muestreo.

Paulina pinnata tuvo una producción de semillas escasa, discontinua y no estacional. Su mayor producción de semillas fue en el segundo año de estudio, esta especie es la única que pertenece al grupo de las lianas, las cuales se encuentran entre las formas de crecimiento importantes en la estructura de la selva, ya que compiten por la luz con las especies del dosel y existe gran cantidad de lianas en sitios perturbados. La escasa producción de semillas podría deberse a que una de sus formas de profusión es la ramificación de ramas existentes y se sugiere que el reclutamiento de lianas tanto en la sombra como en claros, es vegetativo y depende del subsidio energético de las lianas establecidas en la copa (Peñalosa, 1985). La escasa producción de semillas puede compensarse con la reproducción vegetativa de las lianas.

6.2. Distribución espacial.

Al hacer la comparación de la distribución espacial de las semillas entre especies pioneras y persistentes, no se observó un patrón característico para cada gremio. Las especies persistentes *Cymbopetalum baillonii*, *Dendropanax arboreus* y *Poulsenia armata* presentaron valores de índice de agregación menores de 1, es decir tuvieron una distribución regular, en las colectas donde cayeron pocas semillas y en las colectas donde se presentaron picos de dispersión altos el índice de agregación fue mayor a 1, es decir su distribución espacial fue agregada. Este patrón también se observa en las especies pioneras a excepción de *Cecropia obtusifolia*. En el caso de las persistentes *Ficus yoponensis* y *Ficus insipida* sus semillas cayeron en más colectas y tuvieron en su mayoría una distribución de

tipo agregado, aún en donde no hubo picos de dispersión. Las semillas de *Cecropia obtusifolia*, presentaron en todas las colectas valores de índice de agregación mayores a 1, es decir su distribución fue agregada.

Alcocer (1988) al hacer un análisis de la distribución espacial de las plántulas de las especies más abundantes en la selva, menciona que *Cecropia obtusifolia*, *Piper umbellatum*, *Urera caracasana*, *Ficus insipida* y *Heliocarpus donell-smithii* tienen una distribución agregada, coincidiendo con los datos de esta tesis. Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1990), reportaron en su trabajo que *Cecropia Obtusifolia* presenta un índice de agregación muy elevado atribuyéndolo a la dispersión de semillas en masa por medio de heces fecales de algunos animales, principalmente aves. Los datos coinciden con los de esta tesis teniendo *Cecropia obtusifolia* los valores más altos de índice de agregación. Sin embargo Soto (1992) reporta que las especies pioneras que analizó tuvieron una distribución aleatoria, encontrando también que las especies que estuvieron ampliamente dispersadas (más del 50% de trampas) tuvieron una dispersión de este tipo, mientras que las especies con frecuencia menores del 50% tuvieron una dispersión agregada, que fue el caso de todas las especies nómadas y la mitad de las tolerantes. Las especies que coinciden con las estudiadas son las pioneras *Cecropia obtusifolia* y las persistentes *Ficus sp* y *Dendropanax arboreus* reportadas con una distribución aleatoria no coincidiendo con los datos de esta tesis.

La distribución agregada en estas especies se debe a los patrones de comportamiento de sus agentes dispersores. La mayoría de las especies son dispersadas por animales a excepción de *Myriocarpa longipes* y *Heliocarpus donell-smithii* que son dispersadas por viento. Los animales que dispersan estas semillas son comúnmente aves y mamíferos como murciélagos, y en algunas especies también el mono aullador (*Alouatta palliata*), como en *Cecropia obtusifolia*, *Ficus yoponensis*, *Bursera simaruba* y *Poulsenia armata*. Los patrones de comportamiento de estos agentes dispersores son reportados por algunos autores. Por ejemplo Wenhcke (2004) al comparar los patrones de defecación de *Cebus* capuchino y *Alouatta palliata*, encontró que *Cebus* defeca en pequeñas cantidades, generando un patrón de dispersión más esparcido que *Alouatta*, ya que este último produce grandes defecaciones propiciando un patrón de distribución agregado. Por otro lado Julliot (1997) observó que los monos frugívoros frecuentan ciertos árboles para alimentarse y para dormir. Este autor estudió el comportamiento del mono aullador rojo (*Alouatta seniculus*) y observó que la mayoría de las semillas que consume son dispersados cerca de su nido, con patrones agregados de deposición. Estos resultados sugieren que la preferencia de hábitat y dieta alimenticia de los agentes dispersores produce patrones no azarosos de la lluvia de semillas (Loiselle, 1996). Las aves también presentan patrones de deposición agregados, pues generalmente defecan en los sitios de percheo y al defecar depositan gran cantidad de semillas en el suelo. Gracias a su dieta y movilidad, estos animales contribuyen en la dinámica de la vegetación a través del transporte de semillas que consumen (Pulido *et al.*, 2000). La deposición de semillas es el resultado del comportamiento y patrones de

movimiento de los agentes dispersores (Russo, 2005), lo cual puede influir en los patrones de distribución y estructura de la selva (Clark *et. al.*, 2000), incrementando su heterogeneidad espacial o contrariamente reduciéndola (Julliot, 1997).

Las especies dispersadas por viento también presentaron valores de índice de agregación mayor a 1. En *Heliocarpus donell-smithii* en época de secas, donde tuvo sus picos más altos de dispersión. Alcocer (1988) también reporta valores altos de índice de agregación para esta especie y en esa época. El viento pudo propiciar su tipo de distribución; esto es documentado por Horn (2001) al mencionar que las corrientes aéreas ascendentes locales, los remolinos y otras características de los vientos dentro de y sobre los bosques pueden depositar las semillas en patrones agregados.

En el análisis de la distribución de las semillas en el tiempo y espacio, cabe mencionar que *Cecropia obtusifolia* fue la especie más abundante con una dispersión continua durante todo el tiempo de muestreo. Esta especie ha sido estudiada por diversos autores debido a su importancia en la regeneración de claros. Por ejemplo (Martínez-Ramos, 1996) menciona que en la lluvia de semillas de la selva de los Tuxtlas, del total de semillas de especies pioneras encontradas el 55.62% corresponden a esta especie. Por otro lado Soto (1992) encontró fuertemente jerarquizada en la abundancia relativa de *Cecropia obtusifolia*, constituyendo más del 75% del total de semillas capturadas durante el año de estudio. Su amplia dispersión se debe a que en ella participan al menos 48

especies de animales. Las aves constituyen casi el 70%, entre estas se encuentran los tucanes y otras más pequeñas como tangarás y trogones e incluso aves migratorias. Entre los mamíferos se encuentran la martucha, tejones y mapaches, monos aulladores y araña, el puerco espin arborícola, el cacomixtle y murciélagos frugívoros (Estrada *et al.*, 1984).

Alcocer (1988) reporta en su trabajo que esta especie estuvo altamente representada en el banco de semillas, ya que después de la lluvia de semillas esta especie permanece viable en el suelo hasta por dos años por lo cual es factible pensar que *Cecropia obtusifolia* tiene una población continua de semillas almacenadas y que se encuentra disponible en el banco de semillas gracias a su amplia distribución de propágulos y su permanencia en el suelo. Guevara (1993) reporta que de acuerdo con los tipos de disponibilidad *Cecropia obtusifolia* tiene una producción, dispersión y persistencia continua, resultando una disponibilidad completa durante el año. Sin embargo en la descripción que hace Álvarez-Buylla (1997) menciona que las semillas de *Cecropia obtusifolia* tienen gran longevidad fisiológica, ya que en condiciones de laboratorio puede permanecer viable hasta por cinco años, pero en condiciones naturales su longevidad es relativamente corta ya que son depredadas y una parte muere por ataque de hongos y bacterias, lo que da como resultado que la edad promedio de una semilla sea de siete días.

Por otro lado dentro de las especies persistentes *Ficus insipida* fue la que tuvo una dispersión continua durante los tres años de muestreo. De esta especie también se han reportado varios trabajos debido a su papel en la regeneración de

la selva y a que es ampliamente dispersada por diferentes frugívoros, ya que sus frutos tienen una alta concentración de proteínas, muchos amino ácidos y minerales como calcio y potasio (Wendeln *et al.*, 2000), Por ejemplo Banack (2002) al estudiar la dispersión de *Ficus insipida* en la ribera de la selva de Costa Rica reporta que en esta localidad sus principales dispersores son murciélagos y peces y que su distribución local está limitada por su capacidad de establecerse más que por sus agentes dispersores ya que sus plántulas presenta mortalidad no sólo por la escasa iluminación sino por la caída de árboles, inundaciones frecuentes y erosión de las riveras. Se encontró que las semillas de esta especie en esta localidad germinan a una mayor intensidad lumínica y un ph neutro; estas condiciones también permiten un crecimiento más acelerado y mayores tasas de supervivencia en las plántulas.

Vázquez-Yanes *et al.*, (1996) al hacer un estudio comparativo de la germinación de tres especies del genero *Ficus* entre éstas *Ficus insipida* y *Ficus yoponensis* con *Cecropia obtusifolia*, encontró que a pesar de que todas producen abundantes semillas durante todo el año y que sus semillas tienen eficientes mecanismos de dispersión, su historia de vida es diferente. Este autor encontró que la germinación de *Cecropia obtusifolia* fue inhibida por la sombra del dosel y que *Ficus* puede germinar en estas condiciones. Esto puede explicar por que difieren en su presencia en el banco de semillas. *Cecropia obtusifolia* permanece relativamente viable en el banco de semillas y *Ficus* se encuentra rara vez. Es importante recalcar que en los dos trabajos revisados *Ficus insipida* tuvo un comportamiento diferente, tal vez por que las condiciones de las localidades

donde fueron hecho también son diferentes, influyendo en la ecología de esta especie.

“Es importante conocer la historia de vida de los árboles de la selva encontrados en la lluvia de semillas, ya que esto permite hacer inferencias sobre las posibilidades de una cicatrización de la selva a partir de plantas pioneras y sobre la secuencia de regeneración hasta selva madura a cargo de las especies persistentes” (Martínez-Ramos, 1996). Sin embargo existen mayor número de trabajos de especies pioneras que de persistentes, esto tal vez debido a la importancia de estas especies en el inicio de regeneración de sitios perturbados y además por la facilidad de darles un seguimiento, ya que sus procesos de crecimiento y mortalidad son rápidos (Dalling,1998).

Es difícil hacer una caracterización de la distribución espacial y temporal de las especies pioneras y persistentes, pues aunque en este trabajo se observaron ciertos patrones en la distribución temporal de las semillas en cada gremio, estos patrones no pueden ser absolutos, pues en cada grupo existe una variedad en la ecología de las semillas como el tamaño, tiempos de reproducción, floración, fructificación agentes dispersores, lo cual influye de manera determinante en los patrones de dispersión de las semillas. Las especies pueden coincidir con algunas de estas características, pero difícilmente en todas, por lo que cada especie tiene un patrón espacial y temporal de dispersión particular, además estos gremios no son grupos fuertemente delimitados entre sí, existen gradientes de

historias de vida de especies que ocupan diferentes estadios de vida en el proceso de sucesión (Álvarez-Buylla y Martínez –Ramos. 1990).

7. Conclusiones.

1. Se encontraron diferencias significativas en la distribución temporal de las semillas entre especies pioneras y persistentes.
2. El comportamiento espacio-temporal de las semillas de especies pioneras fue similar a lo reportado por otros autores.
3. No se encontraron diferencias significativas en la distribución espacial entre especies pioneras y persistentes.
4. La especie más abundante de las pioneras fue *Cecropia obtusifolia* y de las persistentes fueron *Ficus insipida* y *Ficus yoponensis*, lo cual también es reportado por otros autores.
6. No es suficiente la descripción espacio-temporal para establecer los patrones de dispersión de semillas en las especies pioneras y persistentes. Se requiere de un estudio más detallado de cada especie desde su fructificación, dispersores, lluvia de semillas, predación pos-dispersión, banco de semillas, germinación y establecimiento, para establecer claramente las diferencias en cada gremio.

8. Literatura citada.

Alcocer, M. 1988. Distribución de semillas en el suelo de una selva alta perennifolia, Los Tuxtlas Veracruz. Tesis Licenciatura. Fac. Ciencias. UNAM.

Álvarez-Buylla, E., y Martínez-Ramos, M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84:314-325.

Álvarez, J. 1982. Caída de hojarasca en una selva húmeda tropical de los Tuxtlas Veracruz. Tesis Licenciatura. Biología. Fac. Ciencias. UNAM.

Banack, S., y Horn, H. 2000. Disperser vs establishment- limited distribution of iparan fig tree (*Ficus insipida*) in Costa Rica tropical rain forest. *Biotropica* 34(2):232-243.

Brower, E., y Zerrod, H. 1977. Field Laboratory methods for general. Ecology. Ed. Wm.C: Brow Company Publishers. United States of America.

Borges, F., Meave del Castillo, J., y Pompa, J. 1988. Patterns in the vertical structure of tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas México.

Carabias, J., y Guevara, S. 1985. Fenología de la selva tropical húmeda en una comunidad derivada de los Tuxtlas, Veracruz. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz. México. Vol. II. Editorial Alhambra, pp 27-66.

Clark, J., y Poulsen, R. 2001. The role of arboreal seed dispersal groups on the seed rain of lowland Tropical forest. *Biotropica* 33 (4): 606-620.

Cubiña, A., y Michel, A. 2001. The effect of distance from edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33(2):260-267.

Dalling, J., Swaine, M., y Garwood, N. 1997. Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 13: 659-680.

Dalling, J., Stephen, P., Hubbell, S., y Silvera, K. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* 86:674-689.

Dalling, J., Muller-Landau, H., Wright, S., y Hubbell, S. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 714-727.

Denslow, J., y Gomez-Diaz, E. 1990. Seed rain to tree fall gaps in neotropical rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 642-648.

Dewalt, S., Schitzer, S., y Denslow, J. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1- 19.

Estrada, A., y Coates-Estrada, R. 1984. Fruiting eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxlas, Veracruz México. *American Journal of Primatology* 6: 77-91.

Estrada, A., y Fleming, T (compiladores). 1986. Frigivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, La Haya , Holanda.

Estrada, A., y Coates-Estrada, R. 1995. Las selvas tropicales de México. Ed. Fondo de cultura económica. México D.F. pp 97-112

Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*, Great Britain. pp 151.

Fornara, D., y Dalling, W. 2005. Post-dispersal removal of seed of pioneers species from five Panamanian forests. *Journal of Tropical Ecology* 21: 79-84.

Garambone, M., y Rodríguez, R. 2002. Seed bank and seed rain in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18: 759-774.

García, E. 1964. Modificaciones al sistema de modificación climática de Köppen (para adaptarla a las condiciones de la república Mexicana). OFFSET LARIOS, México, D.F. pp 71.

Gómez –Pompa, A., y Del Amo, S. 1985. Investigación sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz. Ed. Alhambra Mexicana. México pp 421.

González–Soriano, E., Dirzo, R., y Vogt, R. 1997. Historia natural de Los Tuxtlas. Universidad Autónoma de México. Ciudad de México pp 647.

Guevara, S., y Laborde, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108: 319-338.

Guevara, S., Laborde, J., y Sánchez, R. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of Tree isolated in pastures of Los Tuxtlas Veracruz. *Biotropica* 36(1) 99-108.

Guevara, S., Laborde, J., y Sánchez, R. 2004. Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Ver. 288 pp.

Guzmán, G. 1997. Consideraciones teóricas y metodológicas prácticas para la asignación de gremios ecológicos para las especies forestales de bosques húmedos tropicales. Documento técnico.

Harms, K., y Paine, C. 2003. Regeneración de árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales. *Ecosistemas* 3.

Harper, J. 1977. *Population biology of plants*. Academic. Press. New York.

Howe, F., y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ecol. and Syst.* 13:201-205

Ibarra- Manríquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la estación de biología tropical de los Tuxtlas Veracruz. Tesis de licenciatura. México. UNAM. Facultad de Ciencias. Mex. D.F.

Jeferson, G., y User, M. 1989. Seed rain dynamics in disused chalk Quarries in Yorkshire Wolds, England with special reference to natural conservation. *Biological Conservation* 147: 123-136.

Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal of red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population the understory of tropical rain forests. *Journal Ecology* 85: 431-440.

López, F. 1999. Flora de del bajío y regiones adyacentes. Instituto de Ecología A.C. Fascículo 20. pp. 8-9.

Louman, B., y Nilsson, Q. 2001. Selvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. CATIE. pp 35-48.

Loiselle, B. 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 28 (1): 82-95.

Martínez –Ramos, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis. Licenciatura. México. UNAM. Facultad de Ciencias. Méx. D.F.

Martínez-Ramos, M., y Soto, C. 1992. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 108:299-318.

Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol.Soc.Bot. México* 54: 179-224.

Martínez, G. 1996. Lluvia de semillas en pastizales: Potencial florístico para la regeneración de la selva de Los Tuxtlas Veracruz. Tesis. Licenciatura. México. UNAM. Facultad de Ciencias. Méx. D.F.

Miranda, F., y Hernández, E. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.

Montgomery, D. 1991. Diseño y análisis de experimentos. ED. Iberoamericana, pp 413-415.

Nathan, R., y Casagrand, R .2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Conell and beyond. *Journal of Ecology*. 92: 733-746.

Pakeman, R., y Small, L. 2005. The role the seed bank seed rain and timing of disturbance in gap regeneration. *Journal of Vegetatio Science* 16: 121-130.

Peart, D. 1989. Interaction in succesional grassland. I seed rain and seedling recruitment. *Journal of Ecology* 77(1):236-251.

Peñalosa, J. Dinámica de crecimiento de lianas en: Gómez –Pompa, A., y Del Amo, S. 1985. Investigación sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz. Ed. Alhambra Mexicana. México pp 1417-170.

Pulido, O., Laborde, J., y Guevara, S. 2000. Frugivoria por aves en un paisaje fragmentado: Consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32(3): 473-488.

Rabinovich, J. 1982. Introducción a la ecología de poblaciones de animales. CECOSA. México.

Rzedowky, J. 1981. Vegetación de México. Limusa. México.

Rzedowky, J., y Rzedowky, C. 1996. Flora de Veracruz. Fascículo 94. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa Veracruz. pp 21-29.

Russo, S. 2005. Linking seed fate to natural dispersal patterns, factors affecting predation and scatter-hoarding of *Virola calophylla* in Peru. *Journal of Tropical Ecology* 24: 243-253.

Soto, C. 1992. Patrones espaciales y temporales de la lluvia de semillas de grupos de árboles en una selva húmeda de México. Tesis. Facultad de Ciencias.

Stevens, W., Ulloa, U., Pool, A., y Montiel, O. 2001. Flora de Nicaragua. Ed. Missouri Botanical Garden Press.

Vázquez-Yanes, C., y Orozco, S.A. 1984. Fisiología ecológica de las semillas de los árboles de la selva tropical. *Ciencias* 35:191-201.

Vázquez-Yanes, C. 1990. Ecología y conservación de semillas. *Ciencias* 4:30-33.

Vázquez-Yanes, C. y., Orozco-Segovia, A. 1996. Comparative longevity of seed of five tropical rain forest woody species stored under different moisture conditions. *Canadian Journal of Botany* 74:1635-1639.

Vázquez-Yanes, C., Rojas-Archiga, M., Sánchez-Coronado, y Orozco-Segovia, A. 1996. Comparison of light-regulated seed germination in *Ficus spp.* and *Cecropia obtusifolia*: ecological implications. *Tree Physiol* 16 (10):871-875.

Waenerh, R. 1965. The annual seed rain of adventive herb in radiation damaged forest. *Ecology* 46(4):517-520.

Wendeln, M., Runkle, R., y Kalko, K. 2000. Nutritional values of 14 fig species and bat feeding preferences in Panama. *Biotropica* 32: 489-501.

Whitmore, T. 1989. Canopy gaps and the two mayor groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.

Williams, G.1991. Los bordes de la selva y los bosques. *Ciencia y Desarrollo* XXII(77): 65-69.

Willson, F., y Crome, J. 1989. Pattens of seed rain at the edge a tropical Queensland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 5:301-305.

Zar, J. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall. International Edition, New Jersey. 663 pp.

