



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

**DISPERSION Y BANCO DE SEMILLAS DE
HELIOCARPUS APPENDICULATUS TURCZ, UNA
ESPECIE PIONERA DE LOS BOSQUES
NEOTROPICALES**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

P R E S E N T A :
BONIFACIO MOSTACEDO CALATAYUD

DIRECTOR: DR. MIGUEL MARTINEZ RAMOS



MEXICO, D. F.

1997



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis 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.

A mis padres Mamerto Mostacedo y Bertha Calatayúd, y hermanos Rubén Darío, Jaime, Rioni, Nancy, Luis y Gumercinda, porque aunque estuvieron muy lejos, me dieron un apoyo y cariño constante para subir un escalón más en mi vida.

A mi novia Ynés Uslar, con todo mi amor.

A la memoria de mi querida tía Marcela Calatayúd de Zapata

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer muy especialmente al Dr. Miguel Martínez Ramos por su gran interés en mi formación académica y personal, sobre todo en la elaboración de este trabajo donde puso mucho interés y dedicación.

La asesoría de los Dres. Carlos Vázquez Yanes y Miguel Franco Baqueiro, principalmente en los tutoriales y en la revisión final, contribuyeron de gran manera para que la tesis este bien encaminada.

Las siguientes personas formaron también parte del comité revisor: Dr. Arturo Flores Martínez, Dra. Ana Mendoza Ochoa, Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés y la M. en C. Virginia Cervantes Gutierrez, quienes cuestionaron y aportaron ideas al trabajo con la intención de mejorar.

El trabajo de campo hubiera sido interminable sin la ayuda del Sr. Marcelo Paxtián y su hijos, que le pusieron mucho empeño y seriedad en las actividades del laboratorio y campo.

Con Fernando Carrillo y Horacio Paz discutimos muchos puntos de este trabajo, así como también tuvimos una buena amistad. El apoyo de Jorge Rodríguez al inicio del trabajo de campo fue muy valioso, así como también en los primeros meses durante mi estadía temporal en Morelia. Gracias amigos.

Por la amistad y apoyo recibido, agradezco a los integrantes del laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades Tropicales, tanto en México, D. F. como en Morelia, ellos son: Martha, Ángeles, Tere, Silvia, Alejandra, Lumali, Aida, Julieta, Ileri, Horacio, Jorge (Cuicuri), Jorge (El Chente), Miguel Salinas, Charly, Alfredo, que hicieron del laboratorio un ambiente muy agradable.

A todos los amigos del Instituto de Ecología, UNAM, entre ellos Mario, Patty, Miguel, Cesar, Rocío I, Rocío II, Nayely, Salomón, Helio, Rafael, Yvon, Sofia, Rubén, Elvira, Eduardo, Dolores, Adriana, etc, etc, etc, que me brindaron toda su amistad y apoyo moral, e influyeron en que mi estancia corta en México sea de lo más agradable.

Al Laboratorio de Ecología y Fisiología de Árboles dirigido por Dr. Miguel Franco Baqueiro y al Laboratorio de Ecofisiología dirigido por el Dr. Carlos Vázquez Yanes, del Instituto de Ecología, lugares donde encontré un ambiente muy agradable para trabajar y por recibir toda la ayuda necesaria para realizar de este trabajo.

Particularmente agradezco a Rubén Pérez por el apoyo logístico y la solución de problemas en cuestiones de computación

A los amigos y profesores del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, entre ellos están: el Dr. Jorge Meave, Dr. Zenón Cano, Claudia, Patty, Irene, Lalo, Gaby, y los amigos del Laboratorio de Fecología de la Facultad de Ciencias especialmente a Delia, Francisco y Silvia, que siempre me dieron su apoyo incondicional, gracias por todo.

Los amigos que tengo en Morelia como el Dr. Victor Jaramillo, Dr. Guillermo Ibarra, Dr. Hector Arita, M. en C. Patricia Valvanera, Eduardo, Coni, Gaby, Enrique, Rafael, Sandra, Diana, Claudia, Lupita, etc, etc, etc; gracias por todas las atenciones que me brindaron.

Agradezco también a todo el personal de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, especialmente a Don Jorge, Don Gonzalo, Alvaro y al Dr. Guillermo Ángeles, por el apoyo logístico recibido y por su amistad. A los amigos que conocí en esta Estación como son: Tere, Nora, Alberto, Marco, Mara, David, Rafael, Rosario, etc., porque sin ellos el trabajo de campo hubiera sido aburrido. A Richard Vogt por prestarme algunos instrumentos empleados en alguno de mis experimentos.

A la Facultad de Ciencias y a la Universidad Nacional Autónoma de México, por haberme dado la oportunidad de obtener una formación académica de un nivel muy alto.

Este trabajo de investigación fue realizado como parte del proyecto: Demografía de árboles de la selva de Los Tuxtlas, México, dirigido por el Dr. Miguel Martínez Ramos, investigador del Instituto de Ecología, UNAM.

La beca de maestría fue financiada por la Agencia de Desarrollo Internacional (AID), como parte del Proyecto de Manejo Forestal Sostenible de los Bosques de Bolivia (BOLFOR). Quiero agradecer al Sr. Charles La Duca Administrador de Entrenamiento de Educación y Entrenamiento Internacional, Chemonics International Inc., por todas las atenciones recibidas para solucionar problemas relacionados a la beca y mi estancia en México.

TABLA DE CONTENIDO

Dedicatoria	i
Agradecimientos	ii
Tabla de contenido	iv
Resumen	vii

CAPITULO I

Introducción general

1.1. Dispersión de diásporas	2
1.2. Banco de semillas	5
Tipos de banco de semillas	9
1.3. Ecología de las especies pioneras y especies primarias de las selvas tropicales	10
Paradigmas sobre las especies pioneras	12
1.4. Objetivos generales y estructura del presente estudio	13
1.5. Área de estudio	14
1.6. Descripción de la especie en estudio	16
1.7. Bibliografía citada	18

CAPÍTULO II

Dispersión de semillas de *Hellocarpus appendiculatus* en Los Tuxtlas, Veracruz, México

2.1. Introducción	28
2.2. Metodología	30
Ubicación de los sitios de estudio	30

Diseño del muestreo para la evaluación de la lluvia de semillas	32
Estimación de la amplitud de dispersión	32
Monitoreo y pruebas de viabilidad de la lluvia de semillas	32
2.3. Análisis de datos	33
2.4. Resultados	34
Variación temporal y espacial de la lluvia de semillas	334
Dispersión de diásporas de <i>Heliocarpus appendiculatus</i>	39
2.5. Discusión	41
2.6. Conclusiones	47
2.7. Bibliografía citada	48

CAPÍTULO III

Banco de semillas de *Heliocarpus appendiculatus* en un bosque tropical perennifolio de México

3.1. Introducción	54
3.2. Metodología	56
Obtención de muestras de suelo	56
Evaluación de la dinámica del banco de semillas	57
3.3. Análisis de datos	58
3.4. Resultados	59
Variación espacial y temporal del banco de semillas de <i>Heliocarpus appendiculatus</i>	59
Dinámica del banco de semillas	61
3.5. Discusión	64
3.6. Conclusiones	68
3.7. Bibliografía citada	70

CAPÍTULO IV

Germinación de semillas de *Hellocarpus appendiculatus* en la selva de Los Tuxtlas, México

4.1. Introducción	74
4.2. Metodología	75
Número de semillas por fruto	76
Germinación en invernadero	76
Germinación de semillas en condiciones de campo	77
4.3. Análisis de datos	78
4.4. Resultados	79
4.5. Discusión	84
Efecto familiar en atributos de frutos y semillas	84
Características germinativas de las semillas en el suelo de la selva	85
Germinación de <i>Hellocarpus appendiculatus</i> en el mosaico de regeneración natural de la selva	86
4.6. Conclusiones	88
4.7. Bibliografía consultada	88

CAPÍTULO V

Discusión y conclusiones generales

5.1. Dinámica de semillas	92
5.2. Dispersión de semillas	97
5.3. Bibliografía citada	99

RESUMEN

Dispersión y banco de semillas de *Heliocarpus appendiculatus* Turcz, una especie pionera de los bosques neotropicales

Se estudiaron aspectos de la dispersión, el banco y la germinación de semillas de *Heliocarpus appendiculatus* Turcz, una especie arbórea pionera tropical, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Estos aspectos se evaluaron a lo largo de un año y considerando los tres tipos de parche más importantes del ciclo de regeneración natural de la selva (claros, sucesionales y maduros). Para ello, se eligieron tres sitios (300 m²) diferentes para cada tipo de parche regenerativo.

Para el análisis de la dispersión de semillas, en cada sitio se ubicaron trampas colectores de diásporas, las que se evaluaron cada 15 días durante toda el período de dispersión de semillas (febrero-mayo). A las diásporas atrapadas se les determinó la viabilidad de las semillas y el daño producido por animales. Se construyeron curvas de dispersión considerando la relación exponencial entre la cantidad de semillas atrapadas por unidad de área y la distancia al árbol reproductivo más cercano.

Para determinar el banco de semillas y su variación espacial y temporal, en cada uno de los nueve sitios de estudio se muestrearon, en 10 puntos al azar, la hojarasca y el suelo por separado. En un 20% de los puntos muestreados, el suelo se dividió en distintas profundidades. El banco se cuantificó en tres fechas, dos en la período pre-dispersión de semillas (5 de febrero, 1996 y 25 de enero, 1997) y uno en el período post-dispersión (20 de mayo de 1996). La dinámica del banco de semillas se estudió en cinco puntos seleccionados al azar dentro de cada sitio. En cada punto se colocó un grupo de cuatro macetas experimentales con 25 semillas cada una. A lo largo de seis meses después del período de dispersión, se recuperó sistemáticamente un 20% de las macetas a los 6, 27, 61 y 171 días. Para cada maceta se determinaron las semillas germinadas, latentes y removidas. Para apoyar este experimento, se hicieron pruebas de germinación tanto en invernadero como en el campo, bajo distintas condiciones ambientales.

La lluvia de diásporas ocurrió durante la estación seca (febrero-mayo). La densidad de la lluvia de semillas dependió de la cercanía a la fuente de diásporas más que del tipo de parche regenerativo. Contrario a otros estudios, en el presente no se encontró que las diásporas anemócoras de *H. appendiculatus* se dispersen preferentemente hacia los claros. La viabilidad de las semillas dispersadas al inicio del período de dispersión fue reducida (< 3%), y posteriormente aumentó a un valor alrededor del 40%. Para todo el período reproductivo, el 31% de semillas fueron viables, la mayoría de las cuales cayeron en los sitios sucesionales. El porcentaje de frutos dañados fue muy bajo, menor al 7%. La distancia máxima de dispersión, estimada por dos métodos independientes, osciló entre 72-97 m. Suponiendo que el área de dispersión fuera circular, se estimó que la lluvia de semillas a partir de una planta progenitora abarcaría un área que varía entre 1.62 y 2.96 ha. Dado que en los

Tuxtla ocurre una densidad de claros colonizables por *Heliocarpus appendiculatus* ($>100 \text{ m}^2$) de uno por hectárea, el presente estudio muestra que este árbol tiene la capacidad de colonizar hasta tres claros en un evento reproductivo. La distancia de dispersión es influenciada por las características intrínsecas de los individuos (por ej. altura y fecundidad), y por el movimiento local de los vientos alrededor de los individuos.

La densidad del banco de semillas viables fue máxima (150 semillas/ m^2) al término del período de dispersión de semillas, y mínima (60 semillas/ m^2) antes del inicio de este período. El banco se concentró en el suelo, particularmente en los primeros 5 cm de profundidad. La densidad del banco de semillas no varió entre parches regenerativos; sin embargo, la tasa de pérdida de semillas latentes fue más rápida en los claros, mientras que en los sitios maduros fue más lenta. Al parecer, las pocas semillas que sobreviven en el suelo después de seis meses ($< 2\%$) se incorporan a un banco de semillas persistente.

La germinación total de semillas en suelo de la selva, o en cajas de Petri en condiciones de campo, fue mayor en los claros (17%, 52.5%) y sitios sucesionales (17%, 37%) que en los sitios maduros (10%, 26%). Estos resultados muestran que el ambiente de los parches maduros de la selva no limita, de manera definitiva, la germinación de *Heliocarpus appendiculatus*. Sin embargo, ninguna de las plántulas que emergieron en estos parches sobrevivieron después de tres semanas. Así, el presente estudio muestra que la regeneración de *H. appendiculatus* depende de la germinación, pero sobre todo de la sobrevivencia de las plántulas en los claros.

Bajo condiciones de invernadero, se encontró una fuerte variación en el porcentaje de germinación de semillas que provinieron de diferentes árboles progenitores. Esto sugiere que existe una fuente de variación genética en el comportamiento germinativo de las semillas. La confirmación de la existencia de tal variación sería un elemento clave en el entendimiento de los procesos evolutivos que operan en especies colonizadoras que dependen de una amplia dispersión temporal y espacial de sus propágulos para completar su ciclo de vida.

CAPITULO I

Introducción general

Las semillas representan una de las fuentes de propagación más importantes de las plantas, especialmente en las especies tropicales. Dos componentes importantes de la dinámica poblacional y reclutamiento de las especies de plantas son la dispersión y el banco de semillas. La dispersión o lluvia de semillas es el movimiento que estas sufren desde su desprendimiento de la planta reproductora hasta su llegada al suelo (Harper, 1977). En cambio, el banco de semillas es el conjunto de semillas viables que se encuentran en o sobre el suelo y que permanecen en él durante una longitud de tiempo variable (Baker, 1989; Simpson *et al.*, 1989). Dentro de este ámbito, en este capítulo se hará una revisión de los aspectos ecológicos de la dispersión y banco de semillas de especies arbóreas, con mayor énfasis, de las tropicales.

1.1. Dispersión de diásporas

La dispersión de diásporas puede abarcar distancias variables desde la planta madre. Estas variaciones pueden depender del peso, tamaño y morfología de las diásporas, y de los vectores de dispersión. La densidad de la lluvia de semillas que llega al suelo en cada uno de los diferentes parches en un bosque, de alguna manera está determinada por la estructura de la vegetación del mismo parche y por la distancia a los árboles progenitores (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

La dispersión de diásporas puede ser clasificada en distintos grupos dependiendo de los agentes o mecanismos de dispersión (p. ej., Van der Pijl, 1972). La dispersión por viento (anemócora) se hace más importante en ambientes secos y la dispersión por animales en ambientes húmedos (Gentry, 1991). En los bosques tropicales los síndromes de dispersión más importantes son la zoocoría (60-90%) y la anemocoría (5-30%; Howe y Smallwood, 1982). En "La Selva", Costa Rica, la

endozoocoría es el modo de dispersión predominante (>70% del total de especies leñosas; Loiselle *et al.*, 1996). En Los Tuxtlas, México, y en la Isla de Barro Colorado, Panamá, dentro de las plantas leñosas, especialmente lianas y árboles del dosel alto, los tipos de dispersión predominantes son la zoocoría (71-75%) y la anemocoría (20-22%; Foster, 1990; Sánchez-Garfías *et al.*, 1991). En contraste, en una selva decidua de Venezuela, en las especies del dosel superior (la mayoría lianas), la anemocoría alcanza un 42% (Wikander, 1984).

En especies pioneras de los bosques tropicales, la forma de dispersión más común es aquella realizada por animales y muy raramente por el viento (Martínez-Ramos, 1994). En lianas, la frecuencia de especies dispersadas por el viento es mayor en bosques secos (por ejemplo, Guanacaste, Costa Rica, 98%; Capeira, Ecuador, 85%) que en bosques lluviosos (por ejemplo, 5% en Bajo Calima, Colombia; 15% en Tutunendo, Colombia; Gentry, 1991).

La lluvia de semillas está muy relacionada con las épocas del año. En bosques semidecíduos y húmedos del neotrópico, las especies anemócoras tienden a producir y dispersar sus frutos en la época seca y las especies zoócoras diseminan sus semillas en la época de lluvias (Augspurger y Franson, 1988; Foster, 1990; Howe y Smallwood, 1982). Este mismo patrón se puede observar en los árboles pioneros de algunas selvas húmedas (Whitmore, 1983); por ejemplo, en Los Tuxtlas, México, *Heliocarpus donnell-smithii* produce sus frutos que son anemócoros, en la época seca, coincidiendo con la ocurrencia de vientos fuertes, mientras que *Cecropia obtusifolia* produce sus frutos carnosos (con semillas dispersadas por animales) de manera casi continua a través de todo el año, con una máxima de producción durante la época de lluvias (Álvarez-Buylla, 1986; Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1982a).

Se ha planteado la hipótesis de que en las especies pioneras, la producción continua y abundante de semillas, aunada a la dispersión amplia y distante, son cualidades que les confieren la capacidad para colonizar áreas abiertas naturales (tales como los claros de la selva) que son infrecuentes en el espacio y tiempo (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Martínez-Ramos y Samper, 1998). Además, la dispersión a grandes distancias le confiere a las semillas mayor oportunidad de sobrevivir y establecerse al reducirse el riesgo del ataque de enemigos naturales que concentran sus actividades en el entorno de la planta progenitora donde caen la mayoría de los frutos (Willson, 1992).

En general, el número de parches en un bosque que se encuentran en una fase regenerativamente madura (*sensu* Whitmore, 1982) cubre una fracción predominante del área total del bosque (> 60%), mientras que la vegetación que se encuentra en la fase de claros cubre una pequeña fracción (<6%; Brokaw, 1985; Clark, 1990; Martínez-Ramos, 1985; Martínez-Ramos *et al.*, 1988). La colonización temprana de los claros la realizan especies que tienen la capacidad de llegar a estos sitios abiertos. Las especies pioneras, por su gran producción de diásporas, su amplia dispersión, además de tener un crecimiento rápido, son las primeras en colonizar estos sitios (Martínez-Ramos, 1994). Se ha propuesto que las semillas dispersadas por el viento tienen mayores probabilidades de arribar a los claros que aquellas dispersadas por animales (Schupp *et al.*, 1989; Willson, 1983). La turbulencia de vientos creada por el flujo de aire entre el bosque cerrado y los claros (sitios más calientes) favorece el transporte de diásporas anemócoras hacia los sitios abiertos (Augspurger y Franson, 1988; Loiselle *et al.*, 1996). Los animales dispersores de semillas tienden a evitar los claros recién abiertos ya que ofrecen pocos recursos a los frugívoros (p. ej. perchas y frutos).

Uno de los factores que afectan el establecimiento de las especies pioneras es el tamaño del claro (Bazzaz, 1984; 1990). En *Cecropia obtusifolia* el establecimiento de plántulas ocurre sólo en los claros que tienen una apertura en el dosel mayor a 100 m² (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1986). En Barro Colorado, Panamá, las especies pioneras *Miconia argentea*, *Cecropia insignis* y *Trema micrantha* colonizan exitosamente claros pequeños (<100 m²), medianos (< 200 m²) y grandes (> 200 m²), respectivamente (Brokaw, 1987).

1.2. Banco de semillas

Desde que Symington (1933) demostró por primera vez, la presencia de semillas de especies secundarias en bosques primarios, los estudios del banco de semillas han sido muy relevantes para el entendimiento de las estrategias de colonización de algunas especies en áreas perturbadas. Estudios completos sobre la ecología del banco de semillas han sido publicados por Guevara y Gómez-Pompa (1972), Harper (1977), Whitmore (1983), Fenner (1985) y Leck *et al.* (1989). A nivel poblacional, algunos estudios han sido realizados tomando en cuenta todos o algunos de los componentes que intervienen en la dinámica del banco de semillas. Algunas de las especies que han sido estudiadas en este contexto son: *Piper hispidum* (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982b), *Cecropia* spp. (Holthuijzen y Boerboom, 1982), *Eupatorium odoratum* (Epp, 1987), *Espeletia timotensis* (Guariguata y Azocar, 1988), *Banksia* spp. (Enright y Lamont, 1989), y *Cecropia obtusifolia* (Álvarez-Buylla, 1986; Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990). En estos estudios se han observado que la función del banco de semillas para el mantenimiento de las poblaciones es variable dependiendo de las características de latencia de las semillas.

La entrada de semillas al banco que se encuentra en el suelo es la lluvia de semillas (Harper, 1977). Una vez que las semillas se encuentran en el suelo, éstas pueden sufrir diferentes destinos dependiendo de las características de cada especie. La mayoría de las semillas del banco se encuentran en forma latente; éstas pueden activarse inmediatamente por estímulos externos que permiten la germinación, o bien al cabo de un tiempo al concluir la maduración del embrión. Otro grupo de semillas pueden ser depredadas o perder su viabilidad por envejecimiento o por el ataque de microorganismos patógenos (Figura 1.1). A continuación se analiza cada uno de estos procesos.

La latencia es un mecanismo que evita la germinación de las semillas viables. Harper (1957) describió tres tipos de latencia: innata, inducida, y forzada. Murdoch y Ellis (1992) retoman esta clasificación para clasificar los tipos de latencia en semillas de zonas templadas. Al parecer, en especies tropicales la latencia de semillas puede presentarse de dos formas: a) la latencia innata, conocida también como latencia primaria o endógena, que es la incapacidad de las semillas para germinar bajo condiciones favorables, en algunos casos se debe a la inmadurez del embrión, presencia o ausencia de componentes químicos en el interior de la semilla que inhiben la germinación, tales como compuestos fenólicos, o por presentar una testa dura (Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1995); y b) la latencia forzada, también denominada latencia exógena o ecológica, que por la falta de condiciones ambientales favorables, las semillas maduras no pueden germinar; estas condiciones generalmente son la humedad, la luz, y la temperatura del suelo.

Las semillas de especies primarias de las selvas tropicales, por lo general, no tienen latencia, en cambio las especies de malezas, ruderales y pioneras, tienen semillas con latencia innata o forzada (Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1994; 1995).

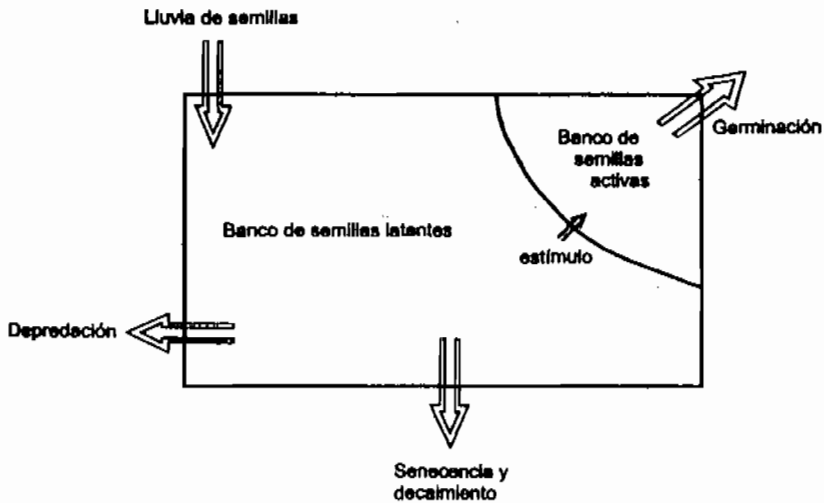


Figura 1.1. Representación gráfica de los componentes de la dinámica en el banco de semillas (modificado de Harper, 1977).

La germinación de semillas se refiere a la emergencia de una plántula a partir del embrión de una semilla. En condiciones naturales, las semillas germinan en el suelo dependiendo de las características intrínsecas de cada especie. Generalmente, las semillas de las especies primarias o sucesionales tardías pueden germinar bajo condiciones de sombra (Bazzaz, 1979; Martínez-Ramos, 1985); en cambio, las semillas de especies pioneras necesitan condiciones de luz o temperatura específicas. Por ejemplo, las semillas de especies como *Cecropia obtusifolia* y *Piper auritum*, poseen un mecanismo fotosensible como sensor ambiental que activa la germinación en respuesta al flujo de fotones y cambios en la calidad de luz (relación rojo-rojo lejano) producida por la formación de claros dentro del bosque (Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1985). Asimismo, especies como *Heliocarpus donnell-smithii*, tienen semillas termoblásticas que germinan en los claros grandes, estimuladas por las fuertes fluctuaciones de temperatura que ocurren en el piso del bosque de esos sitios (Bazzaz, 1979; Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1985).

La depredación y el ataque de patógenos son las principales causas que provocan la pérdida de semillas viables en el suelo (Harper, 1977). La intensidad de estos factores de mortalidad en ecosistemas de bosque tropical puede variar temporal y espacialmente, determinando cambios en la densidad del banco de semillas (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990). En estos casos, los depredadores de semillas en el suelo, generalmente, son insectos o pequeños mamíferos (Janzen, 1970). Los principales depredadores de *Cecropia obtusifolia* son *Paratrechina vividula* y *Hygronemobius* sp. y aparentemente son los principales responsables de la rápida pérdida de semillas viables en condiciones naturales (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990).

La permanencia y acumulación de semillas en el suelo depende, en buena parte, de su longevidad ecológica, la cual es el tiempo promedio que las semillas permanecen viables en el suelo bajo la influencia de condiciones naturales. La longevidad de las semillas en el suelo puede variar en tiempo y espacio, dependiendo de la densidad de plantas madres, depredadores, parásitos, variación estacional y calidad de las semillas (Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1995). La longevidad de las semillas está correlacionada con la posición que guardan las semillas en el suelo, ya que se ha descrito que a mayores profundidades la longevidad de las semillas aumenta (Garwood, 1989). Otros factores que pueden prolongar la longevidad de las semillas son: presencia de algún mecanismo de latencia, interrupción del metabolismo respiratorio de las semillas, presencia de testa dura y la presencia de defensas químicas y morfológicas contra enemigos naturales (Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1995). La mayoría de las especies tropicales tienen semillas con una longevidad ecológica corta, debido a que generalmente las condiciones de la humedad y la temperatura son adecuadas para la germinación una vez que son dispersadas. En algunos casos, estas condiciones son desfavorables y las semillas mueren, o son atacadas continuamente por depredadores y parásitos

(Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). Las semillas de especies pioneras de bosques tropicales, por su capacidad de almacenamiento con niveles de humedad muy bajos (por lo que se pueden clasificar como semillas ortodoxas; *sensu* Roberts, 1973), pueden tener una longevidad fisiológica muy prolongada. Por el contrario, las semillas de especies primarias que son recalcitrantes (*sensu* Roberts, 1973), no se pueden almacenar por ser sensibles a la deshidratación, lo que determina que su viabilidad se limite a períodos de tiempo corto, generalmente menor a tres meses (Garwood, 1989; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994).

Tipos de banco de semillas

El comportamiento del banco de semillas es variable para cada especie y depende de las características ecofisiológicas de las semillas (germinación, latencia, longevidad), de las estrategias de regeneración de la planta, y también de la duración y frecuencia de dispersión (Garwood, 1989; Thompson y Grime, 1979). Thompson y Grime (1979) fueron los primeros en tener una clasificación de los tipos de banco de semillas para zonas templadas. Ellos propusieron cuatro tipos de banco de semillas. El tipo I se refiere a un banco de semillas transitorio, que está presente sólo en alguna estación del año con semillas que requieren de intervalos amplios de temperatura y luz para su germinación. El tipo II es un banco de semillas transitorio, pero con semillas con período de latencia un poco más prolongados que en las del tipo I. El tipo III se caracteriza principalmente porque la mayoría de las semillas germinan una vez que llegan al suelo, aunque una pequeña porción se mantiene persistente hasta la próxima temporada de dispersión. Finalmente, el tipo IV se caracteriza porque una porción pequeña de semillas germinan una vez llegado al suelo y la mayoría se incorpora a un banco de semillas persistente.

Cuadro 1.1. Tipos de banco de semillas. Comportamiento en la germinación + frecuencia de dispersión. (modificado de Garwood, 1989)

tipos de banco de semillas	estrategias de regeneración			
	especies de malezas	especies pioneras tempranas	especies pioneras tardías	especies primarias
transitorio	Germinación rápida y viabilidad corta + Anual	Germinación rápida y viabilidad corta + Anual	Germinación rápida y viabilidad corta + Anual/Intermitente	Germinación rápida y viabilidad corta + Anual/Intermitente
transitorio con banco de plántulas	—	—	—	Germinación rápida y viabilidad corta + Anual/Intermitente
Pseudo-persistentes	Germinación rápida y viabilidad corta + Continua	Germinación rápida y viabilidad corta + Continua	—	—
transitorio retardado	—	—	Germinación retardada, viabilidad intermedia + Anual/Intermitente	Germinación retardada, viabilidad intermedia + Anual/Intermitente
transitorio estacional	Latencia estacional, viabilidad intermedia + Continua/anual	Latencia estacional, viabilidad intermedia + Continua/anual	Latencia estacional, viabilidad intermedia + Anual/Intermitente	Latencia estacional, viabilidad intermedia + Anual/Intermitente
persistente	Latencia facultativa y viabilidad prolongada + Continua/Anual	Latencia facultativa y viabilidad prolongada + Continua/Anual	—	—

Garwood (1989) por su parte, hizo una clasificación más detallada de los tipos de banco de semillas para zonas tropicales. Ella tomó en cuenta la frecuencia de dispersión, el comportamiento de la germinación y las estrategias de regeneración de las especies (Cuadro 1.1). De acuerdo con esta clasificación el banco de semillas puede ser transitorio, pseudo-persistente, o persistente. Por ejemplo, para especies de malezas y pioneras tempranas, el tipo de banco de semillas puede ser transitorio, pseudo-persistente, transitorio estacional o persistente. En cambio, para especies primarias el banco de semillas puede ser transitorio, transitorio con banco de plántulas, transitorio retardado o transitorio estacional.

1.3. Ecología de las especies pioneras y especies primarias de las selvas tropicales

En los bosques tropicales existe una notable diversidad de especies arbóreas. Se han hecho varios intentos por reconocer grupos ecológico-funcionales dentro de

esta diversidad, particularmente en relación con la forma en la que las especies se regeneran en el bosque (Martínez-Ramos y Samper, 1998). Una clasificación, que ha tenido una amplia aceptación por su simplicidad, es la propuesta por Swaine y Whitmore (1988) y Whitmore (1989). Estos autores proponen dos grandes grupos, que idealmente representan los extremos de un gradiente de historias de vida: i) árboles "pioneros", definidos como aquellos que germinan únicamente bajo la apertura de grandes claros en el dosel y ii) árboles "climax" o "no pioneros", definidos como aquellos que pueden germinar y establecerse bajo condiciones de sombra.

Entre los árboles pioneros se han considerado aquellos que, en general, completan su ciclo de vida en períodos cortos, poseen un rápido crecimiento y maduración, una alta tasa de fotosíntesis, una rápida y continua producción de hojas, una alta y casi continua producción de semillas y una dispersión amplia (Ackerly, 1996). Generalmente, sus semillas son ortodoxas con una latencia forzada que les permite permanecer en el piso del sotobosque por períodos largos (Ackerly, 1996; Mabblerley, 1991; Martínez-Ramos, 1985; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1995). En la mayoría de las especies, las semillas son pequeñas, con cotiledones fotosintéticamente activos (Martínez-Ramos, 1985). Las plántulas sólo pueden establecerse en claros grandes (Whitmore, 1989). Dentro de las especies pioneras de las selva, las plantas pueden dividirse en otros grupos bajo dos criterios: a) por el tamaño mínimo de perturbación del bosque que requieren para establecerse, a partir de la cual se les pueden clasificar como pioneras de claros grandes y pioneras de claros pequeños, y b) por la longevidad y altura máxima que alcanzan los adultos, pudiéndose clasificar como árboles de talla pequeña y de vida corta (e.g. *Carica papaya*, *Urera caracasana*), árboles que llegan al dosel alto de la selva con vida corta (e.g. *Cecropia* spp.), y los árboles del dosel muy longevos (e. g. *Ceiba pentandra*; Ackerly, 1996).

En contraposición, los árboles de especies "clímax" (también denominadas especies primarias o tolerantes a la sombra), poseen ciclos de vida largos, un crecimiento y maduración lento, y tasas de fotosíntesis y de respiración mucho menores que las de los árboles pioneros (Martínez-Ramos y Samper, 1998). El rendimiento vegetativo y reproductivo es bajo y frecuentemente aumenta al ocurrir pulsos de elevada energía lumínica, cuando se abre el dosel de la selva (Martínez-Ramos, 1985). La dispersión de sus semillas es más reducida en comparación a la de las especies pioneras (González-Méndez, 1995). Generalmente, las semillas son grandes y recalcitrantes que carecen de latencia prolongada (Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1995). Las plántulas de especies primarias tienen la capacidad de establecerse en el sotobosque con bajos niveles de luz (Whitmore, 1989).

Paradigmas sobre las especies pioneras

Las propuestas sobre los atributos del ciclo de vida que supuestamente poseen las especies pioneras se han realizado muchas veces basadas en paradigmas que han surgido más bien de la acumulación de observaciones empíricas, y no tanto de ideas que se hayan sometido a una evaluación teórico-experimental. Por ejemplo, en el caso de la dispersión de semillas se ha propuesto que las semillas anemócoras de especies tropicales tienen mayor probabilidad de caer en los claros, pero a la fecha no se ha llevado a cabo una evaluación formal de este supuesto. Los estudios que se han realizado al respecto se han realizado en el laboratorio (p. ej., Augspurger, 1986) o bien han analizado el fenómeno a nivel de la comunidad (p. ej., Augspurger y Franson, 1988); estos estudios no siempre han aportado información relevante al estudio de historias de vida de especies particulares. También se ha propuesto que el banco de semillas de especies arbóreas pioneras es persistente, pero los estudios necesarios para demostrar este punto apenas han comenzado a surgir (p. ej.

Álvarez-Buylla y García-Barrios, 1991; Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). Una evaluación del paradigma de la persistencia de las semillas de especies pioneras en el suelo requiere un enfoque demográfico que evalúe, tanto los componentes de entrada, como de salida que operan en un banco de semillas bajo las condiciones naturales del suelo. Por último, el paradigma que establece que en condiciones naturales las semillas de especies pioneras sólo germinan en claros aún se asume (Swaine y Whitmore, 1988; Whitmore, 1989), a pesar de que por ejemplo en *Cecropia obtusifolia* se encontró un porcentaje mínimo de germinación de semillas en parches maduros (Álvarez-Buylla, 1986; Martínez-Ramos y Samper, 1998). El paradigma puede evaluarse discriminando si efectivamente las semillas no pueden germinar bajo condiciones del bosque cerrado y si la germinación es efectivamente la limitación más importante para la regeneración de los árboles "pioneros". El presente estudio tomará estos paradigmas como parte de los objetivos que se pretenden cubrir.

1.4. Objetivos generales y estructura del presente estudio

El objetivo de este estudio fue analizar la variación espacial y temporal de la dispersión y banco de semillas de *Heliocarpus appendiculatus*. La germinación de semillas en distintas condiciones, también fue objeto de estudio como parte de la dinámica del banco de semillas.

En el capítulo 2 se aborda el tema de la dispersión de semillas. Primero, se analiza la variación temporal y espacial de la lluvia de semilla, tomando en cuenta como parámetros a la relación semillas/fruto, semillas viables y frutos depredados. Segundo, se explora la dispersión de las diásporas de *H. appendiculatus*, considerando a) la influencia de los tipos de parche y b) el efecto de factores intrínsecos y extrínsecos de los individuos.

El capítulo 3 abarca el tema del banco de semillas. Primero, se discute sobre la variación espacial (vertical y horizontal) y temporal de las semillas en el suelo. Segundo, se investiga la dinámica de semillas en el suelo en los distintos tipos de parche; aquí se toman en cuenta la velocidad y capacidad de germinación de las semillas, las semillas latentes, y semillas desaparecidas, evaluadas a través del tiempo.

En el capítulo 4 se investiga la germinación de semillas de *H. appendiculatus* determinando las variaciones a) entre individuos, b) en condiciones de invernadero, y c) dentro del bosque, tomando en cuenta los tres tipos de parche y bajo dos condiciones distintas. En este capítulo también se analiza la variación existente del número de semillas por fruto en diferentes individuos (familias genéticas).

Finalmente, en el capítulo 5 se discuten y concluyen sobre aspectos generales de la dinámica de semillas tomando en cuenta la lluvia y banco de semillas en forma conjunta.

1.5. Area de estudio

La investigación se llevó a cabo en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", localizada en la vertiente del Golfo de México, al sudeste del estado de Veracruz (18°34' a 18°36'N; 95°04' a 95°09'O) a una altitud de 150 a 530 m s.n.m. (Estrada *et al.*, 1985; Figura 1.2). El clima es cálido-húmedo (Soto, 1976), del tipo Af(m)w'(i)g (García, 1981), con precipitaciones mayores a 3800 mm/año y la temperatura promedio anual de 24.2 °C (datos de 1985-1995, de la Estación meteorológica de Coyame, aunque en la literatura se mencionan precipitaciones promedio mayores a 4500 mm anuales en la propia Estación de Los Tuxtlas; Estrada



Figura 1.2. Ubicación de la región de Los Tuxtlas al SE de la República Mexicana

et al., 1985; Ibarra-Manríquez, 1985). La principal época de lluvias se concentra en los meses de julio a octubre, y la época de mayor sequía de marzo hasta mayo. En esta zona, al final del período de secas se producen movimientos de masa de aire seco y cálido provenientes del sur denominadas localmente “suradas”; asimismo, de septiembre a febrero es la época de “nortes”, y es cuando existen desplazamientos de masa de aire frío y húmedo provenientes del norte.

La vegetación de la Estación “Los Tuxtlas” corresponde al tipo de selva alta perennifolia según la clasificación de Miranda y Hernández-Xolocotzi (1963) y al bosque tropical perennifolio según la clasificación de Rzedowski (1978). Las familias de especies arbóreas más importantes son las Leguminosae, Moraceae,

Lauraceae y Sapotaceae (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Las especies arbóreas dominantes del dosel superior miden entre 25 y 35 m de altura, y entre ellas se encuentran *Nectandra ambigens*, *Brosimum alicastrum*, *Poulsenia armata*, *Omphalea oleifera*, *Pterocarpus rohrii*, *Cordia megalantha* y *Spondias mombin*, entre otras. El estrato medio está dominado principalmente por *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Quararibea funebris* y *Stemmadenia donnel-smithii*. En el sotobosque *Astrocaryum mexicanum* y *Faramea occidentalis* son las especies más importantes por su abundancia (Ibarra-Manríquez, 1985; Martínez-Ramos, 1980). Las especies de lianas representan un 19% del total de las especies; la mayoría pertenecen a las familias Bignoniaceae, Malpighiaceae, Sapindaceae y Compositae (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Entre las especies pioneras que colonizan los claros del bosque o las orillas de caminos pueden citarse a *Heliocarpus* spp., *Cecropia obtusifolia*, *Trema micrantha*, *Hampea nutricia*, *Trichospermum mexicanum*, *Urera caracasana* y *Myriocarpa longipes* (Ibarra-Manríquez, 1985; Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997).

1.6. Descripción de la especie en estudio

Heliocarpus appendiculatus Turcz pertenece a la familia Tiliaceae y es una especie exclusiva del neotrópico (Nuñez-Farfán y Dirzo, 1997). Los individuos de esta especie son árboles de 20 a 25 m de altura que se desarrollan en sitios perturbados (heliófitas) de origen natural o antrópico; por esta característica, se le puede categorizar como planta pionera.

H. appendiculatus es una especie gimnodioica, es decir, que algunos individuos tienen solamente flores femeninas y son las que producen el 99% de los frutos, y otros individuos tienen flores hermafroditas que producen un porcentaje muy pequeño (1%) de los frutos. Se ha estimado que en el bosque de los Tuxtlas

hay un 50% de individuos femeninos y el otro 50% de individuos hermafroditas (Mostacedo, *datos no publ.*). El mayor porcentaje de los individuos adultos (80-85%), tanto femeninos como hermafroditas, se encuentran a la orilla de los caminos, acahuales y campos de cultivo o pastoreo, y el porcentaje restante se encuentra dentro del bosque. Considerando la distribución de esta especie para la zona de estudio (sitios perturbados y no perturbados), se tiene una estimación preliminar de que la densidad de árboles (DAP>30 cm) es de 3.12 árboles/ha (Mostacedo, *datos no publ.*)

La especie, según la clasificación de Newstrom *et al.* (1994) tiene una floración y fructificación anual. Su floración se inicia a mediados de enero y termina a finales de febrero. Los individuos en floración tienen inflorescencias terminales que cubren toda la copa y son de color amarillento. Una planta tiene flores durante 20-30 días continuos. El inicio de la fructificación se produce a mediados de febrero, presentando un pico a comienzos de abril. La persistencia de frutos en un árbol es variable, dependiendo de las condiciones climáticas, en ocasiones cuando hay vientos fuertes y existe un ambiente seco los frutos pueden permanecer hasta comienzos de mayo; pero, cuando los vientos son débiles y el ambiente es húmedo los frutos pueden permanecer hasta mediados de junio. Cuando los individuos están en plena fructificación los frutos adquieren un color vino con algunas partes verdosas, y cuando están secos son de color café. Los frutos dispuestos en el interior de las cimas generalmente se mantienen verdes cuando los frutos externos ya están de color vino. En la última quincena de febrero se pueden encontrar individuos en floración y otros en fructificación. Mediante observaciones visuales se determinó que la polinización de las flores de esta especie es realizada por el viento.

Las diásporas son frutos con morfología anemócora (*sensu* Van der Pijl, 1972). El nombre del género es atribuido a la morfología peculiar que tiene el fruto y hace referencia a la forma de sol que tiene (*Helio* = sol, *carpus* = carpelo o fruto). Son pequeñas cápsulas elípticas y globosas de 1-1.2 cm, cubiertas lateralmente con cerdas de 0.5 cm de largo. Los frutos son muy livianos, en promedio un gramo puede tener 222 frutos secos, cada uno con 1 a 4 semillas.

1.7. Bibliografía citada

- Ackerly, D. D. 1996. Canopy structure and dynamics: integration of growth processes in tropical pioneer trees. En: S. Mulkey, R. Chazdon y A. Smith (eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and Hall, New York. Pág. 619-658.
- Álvarez-Buylla, E. 1986. *Demografía y Dinámica Poblacional de Cecropia obtusifolia Bertol. (Moraceae) en la Selva Los Tuxtlas, México*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 180 Pág.
- Álvarez-Buylla, E. y R. García-Barríos. 1991. Seed and forest dynamics: a theoretical framework and an example from the neotropics. *The American Naturalist* 137: 133-154.
- 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.
- Augsburger, C. K. 1986. Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. *American Journal of Botany* 73: 353-363.
- Augsburger, C. K. y S. E. Franson. 1988. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a Neotropical forest. *Journ. of Trop. Ecol.* 4:239-252.

- Baker, G.H. 1989.** Some aspects of the natural history of seed banks. En: *Allesio, L.M., V.T. Parker y R.L. Simpson (eds.). Ecology of soil seed bank.* Academic Press. California, EE. UU. 445 pag.
- Bazzaz, F. A. 1979.** The physiological ecology of plant sucesion. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351-3371.
- Bazzaz, F. A. 1984.** Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. En: *E. Medina, H. A. Money y C. Vázquez-Yanes (eds.). Physiological ecological of plants of the wet tropics.* Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands. Pág. 233-243.
- Bazzaz, F. A. 1990.** Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. En: *A. Gómez-Pompa, T. C. Whitmore y M. Hadley (eds.). Rain forest regeneration and management.* Vol. 6. The Parthenon Publishing Group. Pág. 91-118.
- Brokaw, V. L. N. 1985.** Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. En: *T. A. Pickett y P. S. White (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* Academic Press, New York. Pág. 53-69.
- Brokaw, N. V. L. 1987.** Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology.* 75: 9-19.
- Clark, D. B. 1990.** The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forests. En: *K. Bawa y M. Hadley (eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants.* Man and the biosphere series: vol. 7. The Parthenon Publishing Group Inc. Pág. 291-315.
- Enright, N.J. y B. B. Lamont. 1989.** Seeds banks, fire season, safe sites and seedling recruitment in five co-occurring *Banksia* species. *Journal of Ecology* 77: 1111-1122.
- Epp, G. 1987.** The seed bank of *Eupatorium odoratum* along a sucesional gradient in a tropical rain forest in Ghana. *Journal of Tropical Ecology* 3: 139-149.

- Estrada, A., R. Coates-Estrada y M. Martínez-Ramos. 1985.** La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. En: *Gómez-Pompa, A. y S. del Almo, R. Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México.* Vol. II. Editorial Alhambra Mexicana, S. A. de C. V. Pág. 379-394.
- Fenner, M. 1985.** *Seed Ecology.* Chapman and Hall. London. 151 pág.
- Foster, B. R. 1990.** Ciclo estacional de la caída de frutos en la isla de Barro Colorado. En: *E. G. Leigh, Jr., A. Stanley, R. y D. M. Windsor (eds.). Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo.* Smithsonian Institution. Pág. 219-241.
- García, E. 1981.** *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana).* 3^{ra}. Edición. México. 252 pág.
- Garwood, N. 1989.** Tropical soil seed banks: a review. En: *M. A. Leck, V. T. Parker y R. L. Simpson (eds.). Ecology of soil seed banks.* Academic Press. San Diego, California. Pág. 149-209.
- Gentry, A. H. 1991.** Breeding and dispersal systems of lianas. En: *F. E. Putz y H. A. Mooney (eds.). The biology of vines.* Cambridge University Press. Pág. 393-423.
- González-Méndez, M. A. 1995.** *Consecuencias ecológicas de la variación interespecífica en las curvas de dispersión de semillas en una selva alta perennifolia.* Tesis profesional (Biología). Universidad Nacional Autónoma de México. 79 pág.
- Guariguata, R. M. y A. Azocar, 1988.** Seed bank dynamics and germination ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae), an Andean Giant Rosette. *Biotropica* 20(1): 54-59.
- Guevara, S. S. y A. Gómez-Pompa. 1972.** Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, México. *Journal of the Arnold Arboretum.* 53: 312-335.

- Harper, L. J.** 1957. The ecological significance of dormancy and its importance in weed control. *International Congress of Plant Protection* 4: 415-420.
- Harper, L.J.** 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. New York. 892 pag.
- Holthuljzen, A. M. A. y J. H. A. Boerboom.** 1982. The *Cecropia* seed bank in the Surinam lowland rain forest. *Biotropica* 14: 62-68.
- Howe, H. F. y J. Smallwood.** 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:201-228.
- Ibarra-Manríquez, G.** 1985. *Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Tesis profesional (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Nuñez-Farfán.** 1997. La vegetación. En: *González-Soriano, E., R. Dirzo y R. Vogt (eds.). Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. Pág. 61-85.
- Janzen, D. H.** 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104:501-528.
- Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson.** 1989. *Ecology of soil seed banks*. Academic Press. San Diego, California.
- Loiselle, A. B., E. Ribens y O. Vargas.** 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 28(1): 82-95.
- Mabberley, D. J.** 1991. *Tropical rain forest ecology*. Chapman and Hall, New York.
- Martínez-Ramos, M.** 1980. *Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia*. Tesis profesional (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martínez-Ramos, M.** 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: *A. Gómez-Pompa y*

- S. Del Almo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol.II. Alhambra, México. Pág. 191-239.
- Martínez-Ramos, M.** 1994. Regeneración natural de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. México* 54:179-224.
- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla.** 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. En: A. Estrada y T. H. Fleming (eds.). *Frugivory and seed dispersal*. Dr. W. Junk, Dordrecht, the Netherlands. Pág. 333-346.
- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla.** 1995. Seed dispersal and patch dynamics in tropical rain forests: A demographic approach. *Ecoscience* 2(3): XXX-XXX
- Martínez-Ramos, M. y C. Samper, K.** 1998. Tree life history patterns and forest dynamics: a conceptual model for the study of plant demography in Patchy environments. *Journal of Sustainable Forestry* 6(1/2): 85-125.
- Martínez-Ramos, M., E. Álvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero.** 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76: 700-716.
- Miranda, F. y E. Hernandez-Xolocotzi.** 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 28: 29-179.
- Murdoch, A. J. y R. H. Ellis.** 1992. Longevity, viability and dormancy. En: M. Fenner (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford, United Kingdom. Pág. 193-229.
- Newstrom, L. E., W. Frankie y H. G. Baker.** 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141-159.
- Núñez-Farfán, J. y R. Dirzo.** 1997. *Heliocarpus appendiculatus* (jonote). En: E. González-Soriano, E., R. Dirzo y R. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 119-122 pág.

- Roberts, E. H. 1973. Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology*. 1:499-514.
- Rzendowski. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México. 432 pág.
- Sánchez-Garfías, B., G. Ibarra-Manríquez y L. González-García. 1991. Manual de identificación de frutos y semillas anemócoras de árboles y lianas de la Estación "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Cuadernos 12*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 86 pág.
- Schupp, E. W., H. F. Howe, C. K. Augspurger y D. J. Levey. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562-564.
- Simpson, L.R., M. A. Leck y V.T. Parker. 1989. Seed banks: general concepts and metodological issues. En: M. A. Leck, V.T. Parker y R.L. Simpson (eds.). *Ecology of soil seed bank*. Academic Press. California, EE. UU. 445 pag.
- Soto, E. M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de los Tuxtlas, Veracruz. En: A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. R. del Almo y C. A. Butanda. *Investigación sobre regeneración de selvas*. Editorial Continental. 3ra. Impresión. México, D.F. Pág. 70-110.
- Swaine, M. D., y T. C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Symington, C. F. 1933. The study of secondary growth on rain forest land sites in Malaya. *Malayan Forester* 2: 107-117.
- Thompson, K. y P. J. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*. 67: 893-921.
- Van der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag. New York. 160 Pág.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1982a. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiologia Plantarum* 56: 295-298

- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1982b.** Germination of the seeds of a tropical rain forest shrub *Piper hispidum* Sw. (Piperaceae) under different light qualities. *Phyton* 42: 143-149.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1985.** Posibles efectos del microclima de los claros de la selva, sobre la germinación de tres especies de árboles pioneros: *Cecropia obtusifolia*, *Heliconia donnell-smithii* y *Piper auritum*. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Almo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Editorial Alhambra Mexicana. México. 241-253 pág.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1993.** Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 69-87.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1994.** Signals for seeds to sense and respond to gaps. En: M. M. Caldwell y R. W. Pearcy (eds.). *Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Ecophysiological processes above- and belowground*. Academic Press, Inc. Pág. 209-236.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1995.** Physiological ecology of seed dormancy and longevity. En: S. Mulkey, R. Chazdon y A. Smith (eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and Hall. New York. 535-558 pág.
- Whitmore, T.C. 1982.** On pattern and process in forests. En: E. I. Newman (edit.). *The plant community as a working mechanism*. Blackwell Scientific, Oxford, Inglaterra. Pág. 45-59
- Whitmore, T.C. 1983.** Secondary succession from seed in Tropical Rain Forest. *Forestry Abstracts, Review*. 44 (12): 767-779.
- Whitmore, T.C. 1989.** Canopy gaps and the two mayor groups of forest trees. *Ecology*. 70(3): 536-538.
- Wikander, T. 1984.** Mecanismos de dispersión de diásporas de una selva decidua en Venezuela. *Biotropica* 16(4): 276-283.

Willson, F. M. 1983. *Plant reproductive ecology*. John Wiley y Sons, Inc. Pág. 208-245.

Willson, F. M. 1992. The ecology of seed dispersal. En: *M. Fenner (ed.) Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford, United Kindom. Pág. 231-258.

CAPITULO II

Dispersión de semillas de *Heliocarpus appendiculatus* en los Tuxtlas, Veracruz, México

2.1. Introducción

La dispersión de semillas es un componente crítico en la dinámica poblacional de las plantas, porque puede influir en los patrones de reclutamiento en una escala espacial y/o temporal (Sánchez-Garfías *et al.*, 1991; Sinha y Davidar, 1992; Terborgh, 1990). En especies arbóreas de los bosques tropicales, los patrones de dispersión de semillas están muy relacionadas con su historia de vida (González-Méndez, 1995). En estos bosques, la dispersión más frecuente es la realizada por los animales (60-90%) y menos importante es aquella realizada por el viento (5-30%; Chambers y MacMahon, 1994; Howe y Smallwood, 1982; Loiselle *et al.*, 1996; Sánchez-Garfías *et al.*, 1991). En general, las semillas de especies dispersadas por el viento, tienen adaptaciones morfológicas que les permiten una mayor efectividad en la distancia de dispersión que aquellas dispersadas por animales (Willson, 1992).

Un grupo de especies, denominadas pioneras, tienen la capacidad de llegar y colonizar sitios abiertos o perturbados (Fenner, 1987; Whitmore, 1983). Esta habilidad es debida principalmente, a la amplia y abundante dispersión de sus diásporas (González-Méndez, 1995). La amplitud de dispersión está relacionada con el tamaño y con las adaptaciones morfológicas de las diásporas, si se trata de especies anemócoras, y del patrón de movimiento de los animales, si se trata de especies zoócoras (Augspurger y Franson, 1988; Loiselle *et al.*, 1996; Martínez-Ramos, 1994; Willson, 1983; Whitmore, 1983; Young *et al.*, 1987). La probabilidad de colonización de los sitios abiertos (*i.e.*, claros en el dosel) depende, además de la capacidad de dispersión de las especies de zonas vecinas, de la frecuencia de apertura y la superficie ocupada por los claros.

En los bosques tropicales húmedos, la frecuencia de formación de claros provocadas por la caída natural de árboles cambia durante las diferentes estaciones del año. Por ejemplo, en algunas selvas de Centroamérica el máximo de formación de claros se encuentra en la época de lluvias (Denslow y Harstahorn, 1994); en la selva de Los Tuxtlas, México, la mayor frecuencia coincide con la época del año en que se presentan vientos fuertes, entre octubre y enero (Martínez-Ramos, 1985). En general, entre el 1 y el 6% de la superficie de los bosques tropicales se encuentra ocupada por claros (Brokaw, 1985; Clark, 1990; Martínez-Ramos, 1985); a medida que este porcentaje aumenta, la probabilidad de colonización por especies pioneras también aumenta (Álvarez-Buylla, 1991). Se ha propuesto que la probabilidad de que las diásporas lleguen a los claros grandes es mayor para especies anemócoras que para las especies zoócoras, esto es debido a sus características aerodinámicas que les permiten mayor amplitud de dispersión (Augspurger y Franson, 1988; Loiselle *et al.*, 1996; Martínez-Ramos, 1994; Whitmore, 1983).

La dispersión confiere a las semillas mayor oportunidad de sobrevivir y de dar lugar a una planta. Por ejemplo, se puede concebir a la dispersión como una estrategia que libera a las semillas de algunos de sus enemigos naturales, los cuales concentran su actividad en lugares donde hay una mayor disponibilidad de recursos, generalmente bajo la copa de la planta, donde caen la mayor parte de sus semillas (hipótesis de escape; Willson, 1992; Howe y Smallwood, 1982). También se dice que la dispersión de semillas aumenta la probabilidad de que las semillas lleguen a sitios apropiados (claros) para colonizar (hipótesis de colonización; Howe y Smallwood, 1982).

Helicarpus appendiculatus, junto con *Cecropia obtusifolia*, es una de las especies pioneras más abundantes de las selvas tropicales de Los Tuxtlas, México (Álvarez-Buylla, 1986; Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990). Estas especies

arbóreas son las primeras en colonizar los sitios que han sido perturbados, como los claros provocados por la caída de árboles dentro de la selva, por lo cual son de gran importancia en la regeneración natural de este ecosistema. No obstante, estas dos especies tienen características de historias de vida contrastantes en cuanto a fenología reproductiva y dispersión de diásporas (Álvarez-Buylla, 1986). *C. obtusifolia* tiene una producción de frutos virtualmente continua y son dispersados por diversos animales (Estrada *et al.*, 1984; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1986), mientras que *H. appendiculatus* tiene una producción anual de frutos, los cuales son dispersados por el viento.

El propósito de esta parte del estudio fue analizar la dispersión temporal y espacial de semillas de *H. appendiculatus*, así como examinar la viabilidad de semillas y la depredación de los frutos en la lluvia de semillas. Las preguntas que se trataron de responder con fueron las siguientes. ¿Cuál es la duración de la lluvia de semillas a lo largo del año? ¿Dicha duración varía entre diferentes sitios regenerativos de la selva? ¿Cuál es la distancia máxima de dispersión de *H. appendiculatus*? ¿Qué porcentaje de depredación pre-dispersión sufren los frutos? ¿En qué condiciones caen las semillas al suelo de la selva? ¿Cómo varía la cantidad de semillas que caen en claros y en sitios del dosel cerrado?

2.2. Metodología

Ubicación de los sitios de estudio

Se identificaron tres tipos de parches naturales (*sensu* Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990): bosque maduro no alterado (> 35 años desde su perturbación), bosque sucesional o de construcción (2-35 años desde su perturbación y dominado por especies heliófitas), y claros naturales grandes (< 1 año desde su

formación); cada uno representan fases de regeneración distintas, los que fueron considerados como tratamientos diferentes. El área de cada sitio de estudio fue determinado por el tamaño promedio de los claros que tenían entre 200-400 m²; en este caso tuvieron una superficie aproximada de 20x15 m (300 m²), estimada según el criterio de Brokaw (1982). Cada tipo de parche estuvo representado por tres sitios, teniendo en total nueve sitios de estudio.

Los sitios de bosque maduro seleccionados fueron, en general, homogéneos entre sí. En los tres sitios el estrato superior se encontró dominado por *Nectandra ambigens* y *Ficus* sp., con árboles de más de 30 m de altura. El sotobosque se encontró dominado por *Astrocaryum mexicanum*. La presencia de lianas y epífitas fue muy notoria en este hábitat. Los sitios en el bosque sucesional fueron variables entre sí tanto en composición florística como en estructura. En dos sitios sucesionales existió una dominancia de *Cecropia obtusifolia* con árboles de 20-25 m de altura, aunque algunos individuos de la especie primaria *Pseudolmedia oxyphyllaria* ocuparon parte importante de la cobertura arbórea de estos sitios. El dosel en estos sitios sucesionales estaba totalmente cubierto de vegetación por lo que la entrada de luz directa hasta al suelo era reducida. El otro sitio sucesional estuvo dominado por *H. appendiculatus* y otras especies sucesionales tempranas arbustivas, tal como *Urera caracasana*. La entrada de luz en algunas zonas de este sitio fue más directa por presentar un dosel más abierto. Los sitios abiertos (claros) fueron de tamaños variables pero de la misma edad (<1 año); visualmente parecían tener una composición florística diferente, aunque en los tres sitios se notó la presencia de estadios juveniles de *Heliocarpus appendiculatus* y *C. obtusifolia*.

Diseño del muestreo para la evaluación de la lluvia de semillas

En cada sitio de 20x15 m, se eligieron aleatoriamente 15 puntos de muestreo. En cada punto seleccionado se colocó una trampa colectora de frutos y/o semillas, situada a un metro de la superficie del suelo. Las trampas eran estructuras cónicas de 50 cm de diámetro y de altura, fabricadas con tela fina de organza de <0.5 mm de abertura; el borde de los conos fue sostenido por un alambre metálico # 12 para darle forma y solidez. A su vez, este anillo fue sujetado por dos tubos PVC de ½ pulgada de diámetro, para fijarlos al suelo.

Estimación de la amplitud de dispersión

Con el propósito de definir curvas de dispersión de semillas a partir de los árboles progenitores, se midieron las distancias de los árboles productores más cercanos a cada una de las trampas en los distintos sitios. Las mediciones se hicieron utilizando un Pedómetro tipo Hip-Chain. Por otro lado, en los primeros días abril de 1997, justo en el período de mayor producción de frutos, se seleccionaron cuatro árboles femeninos en fructificación, y aislados de otros individuos. Alrededor de cada individuo se colocaron 28 trampas, las cuales tuvieron cuatro direcciones (este, oeste, norte, y sur). Las cuatro primeras trampas se colocaron a un metro de distancia desde la base de cada árbol; las restantes se colocaron cada 10 metros, hasta llegar a los 60 metros. La evaluación de la dispersión de semillas en los árboles aislados duró 10 días.

Monitoreo y pruebas de viabilidad de la lluvia de semillas

El monitoreo de la lluvia de semillas en las trampas dispuestas en los diferentes tipos de parche se realizó cada 15 días a partir del 6 de febrero de 1996

(fecha en que se colocaron las trampas), hasta el 15 de junio del mismo año. Los frutos colectados de cada trampa fueron separados de la hojarasca para secarlos (en una estufa a 30 °C y durante 4 días) y realizar el conteo respectivo de los frutos sanos y frutos depredados. Posteriormente, a los frutos sanos se le separaron sus semillas las que se colocaron en cajas de Petri con medio de cultivo (agar bacteriológico Bioxon) con el fin determinar su viabilidad; para ello, las cajas de Petri con las semillas sembradas se colocaron en un invernadero. Las semillas colocadas en cajas de Petri fueron evaluadas cada tres días, durante 15-20 días, hasta que el número acumulado de semillas germinadas se mantuvo constante.

2.3. Análisis de datos

La fenología de la lluvia de semillas se caracterizó como la variación en el número de frutos (sanos y dañados) y semillas (totales y viables) contados en las trampas a intervalos aproximados de 15 días a lo largo del período de fructificación. Para evaluar diferencias significativas en el porcentaje de frutos dañados y de semillas viables entre estos intervalos se emplearon análisis de devianza de una vía siguiendo el protocolo del paquete GLIM 3.77 (Royal Statistical Society, 1986). En ambos análisis, se empleó un error binomial y una función de unión tipo logística como se describe en Crawley (1993). Para discriminar entre intervalos estadísticamente diferentes se emplearon pruebas pareadas de "t", empleando un nivel de significancia de rechazo de hipótesis ajustado de acuerdo con el número de comparaciones pareadas realizadas (Crawley, 1993).

Se ajustaron curvas de dispersión de semillas a partir de la relación entre la cantidad de semillas totales colectadas por trampa y la distancia de cada trampa al árbol de *H. appendiculatus* reproductivo más cercano. Para este propósito se empleó información de dos fuentes diferentes. Por un lado, se utilizó la información

obtenida de las trampas y los árboles reproductivos circundantes presentes en los nueve sitios de estudio. Por otro lado, se empleó información obtenida de las trampas dispuestas alrededor de árboles individuales. En cada uno de estos casos, se empleó el modelo $y = e^{(a-bx)}$ como descriptor de las curvas de dispersión, donde y es el número de semillas por trampa, a es un parámetro relacionado con la cantidad de semillas que caen en el punto ocupado por la planta reproductiva, b es un parámetro que mide la tasa de dispersión de semillas, x (en metros) es la distancia entre el árbol y un punto dado, y e es la base de los logaritmos naturales (Okubo y Levin, 1989). La bondad de ajuste del modelo se realizó a través de un análisis de la devianza, el cual consideró un error tipo Poisson y una función logarítmica siguiendo los lineamientos descritos en Crawley (1993). En este análisis, la bondad de ajuste se evalúa con la cantidad de la devianza total explicada por la variable independiente (x en este caso), la cual se distribuye aproximadamente como la función de X^2 con 1 grado de libertad. El efecto de los tipos de parche en la densidad de semillas, se hizo mediante un análisis de devianza con los residuales una vez quitado el efecto de la distancia; para ello se utilizó un error normal y una función de identidad.

Finalmente, para evaluar la direccionalidad de la caída de la lluvia de semillas alrededor de árboles individuales se obtuvo un mapa de isolíneas de la densidad de lluvia de semillas para cada uno de los cuatro árboles aislados estudiados, utilizando el paquete estadístico Surfer 5.0 (Golden Software, Inc.).

2.4. Resultados

Variación temporal y espacial de la lluvia de semillas

La lluvia de semillas de *Heliocarpus appendiculatus* ocurrió entre los meses de febrero y junio. Esta época coincidió con la época de menor precipitación

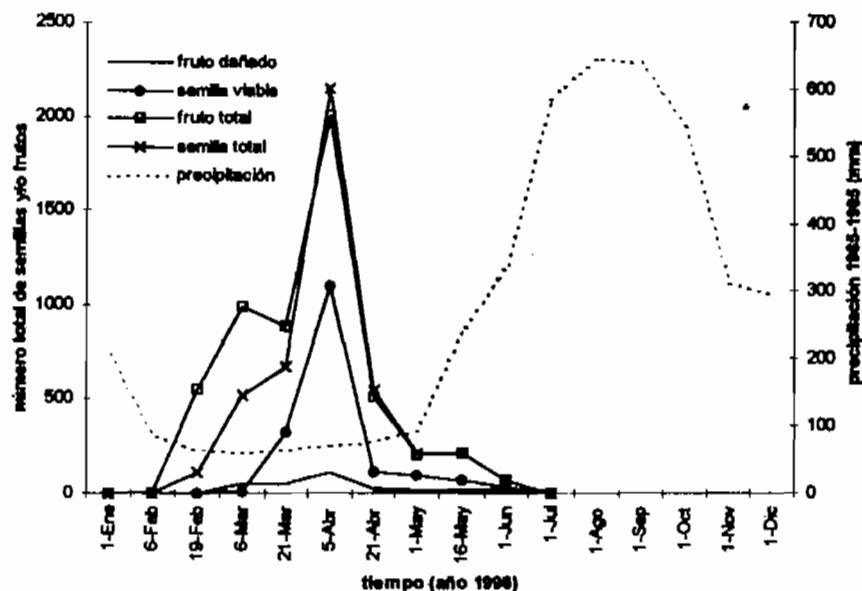


Figura 2.1. Fenología de frutos y semillas de *H. appendiculatus*. El número de semillas y/o frutos que se representa en el eje de la ordenada, es el total obtenido en todos los sitios de estudio (145 trampas) para cada fecha de evaluación.

(Figura 2.1). La máxima cantidad de diásporas dispersadas ocurrió en la época de las suradas durante el mes de abril. Mediante observaciones visuales se pudo determinar que el período de lluvia de semillas se ocurre aproximadamente un mes después del período de producción de frutos. Mientras la producción de frutos se inicia en enero y termina los primeros días de mayo, la dispersión de semillas se inicia en febrero y finaliza a comienzos de junio.

La relación semilla/fruto en la lluvia de semillas varió a través del tiempo. A principios del período de la lluvia de semillas esta relación fue menor a uno y posteriormente aumentó considerablemente hasta llegar un máximo de 1.1 en abril, mes en el que se presenta el pico de lluvia de semillas; los valores de ésta relación descendieron ligeramente durante los meses de mayo y junio (Cuadro 2.1). Para todo el período de lluvia de semillas, la relación promedio fue por debajo de uno

Cuadro 2.1. Componentes de la lluvia de semillas y su variación temporal de *H. appendiculatus*, en Los Tuxtlas, México. Para el análisis se consideró un error binomial y con una función logística. Las letras indican diferencias significativas con un error del 5%, realizadas con un análisis de devianza.

Fecha (año 1998)	semilla/fruto	% frutos		% semillas	
		totales	dañados	totales	viablos
19 febrero	0.20	10.26	0.00 ^a	2.43	0.00 ^a
06 marzo	0.53	18.13	5.58 ^b	11.59	2.12 ^a
21 marzo	0.78	16.38	5.72 ^b	15.03	48.29 ^d
05 abril	1.07	36.88	5.48 ^b	47.95	51.14 ^d
21 abril	1.07	9.34	5.71 ^b	12.13	20.44 ^b
01 mayo	1.03	3.75	8.86 ^c	4.71	48.45 ^d
16 mayo	0.98	3.99	8.45 ^c	4.73	33.98 ^c
01 junio	0.93	1.27	20.29 ^d	1.43	46.88 ^d
promedio ^a / total ^{aa}	0.82 ^a	100.0 ^{aa}	7.01 ^a	100.0 ^{aa}	31.2 ^{aa}

(0.82). La relación semilla/fruto en los distintos parches no difirió significativamente ($\chi^2=0.16$, $gl=6$, $P=0.99$), aunque en los claros esta relación fue mayor que en el resto de los parches regenerativos (Cuadro 2.2).

El número de frutos colectados en las trampas durante todo el periodo de dispersión fue de 5439/26.5 m². El porcentaje de frutos fue mayor en los primeros meses, alcanzando su punto máximo a inicios de abril. En el mes de mayo el porcentaje de frutos colectados fue reducido. Un bajo porcentaje de frutos pertenecientes en todo el periodo de la lluvia de semillas estuvo dañado; en los primeros 15 días no hubo depredación, y en la última quincena de mayo se produjo la depredación más alta (Cuadro 2.1). En las fechas intermedias la presencia de frutos dañados fue más homogénea (Cuadro 2.1). La cantidad de frutos totales y de frutos dañados por tipo de parche, difirió significativamente, la mayor cantidad de frutos se encontraron en los sitios sucesionales. En cambio, hubo una cantidad significativamente mayor de frutos dañados en los claros ($\chi^2=38.7$, $gl=2$, $p<0.001$; Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2. Variación entre parches de los componentes de la lluvia de semillas de *H. appendiculatus* en 1996 en Los Tuxtlas, México. Las letras indican diferencias significativas entre parches ($P < 0.05$). Los números que no están en paréntesis representan a los números totales de semillas o frutos, y los encerrados en paréntesis son los porcentajes. Los porcentajes de frutos dañados y semillas viables son los obtenidos en relación al total de frutos o semillas encontrados en cada tipo de parche.

Tipo de parche	semillas/fruto	frutos		semillas	
		totales	dañados	totales	viables
claro	1.5 ^b	644 (12)	42(7) ^b	777(17)	178(23) ^a
sucesional	1.1 ^a	4715(87)	244(5) ^{bc}	3604(80)	1531(42) ^{bc}
maduro	1.3 ^a	80 (1)	1(1) ^a	97(2)	36(37) ^b
total	1.3	5439 (100)	287(5)	4478 (100)	1745(39)

Muy pocas semillas cayeron en las trampas en etapas iniciales y finales de la época de lluvia de semillas. En la primera quincena existió un porcentaje pequeño (2.3%) de semillas, de las cuales ninguna fue viable. Al mes de haber colocado las trampas, también hubo una proporción reducida de semillas viables (2.1%). En las evaluaciones posteriores se presentó un incremento significativo en el porcentaje de semillas viables, que osciló entre 20 y 51% (Cuadro 2.1).

El total de semillas fue mayor en los parches sucesionales (Cuadro 2.2). Con respecto a la proporción de semillas viables se detectaron diferencias significativas entre tipos de parche ($\chi^2=10.3$, $gl=2$, $P=0.0058$), donde la tendencia de mayor porcentaje de semillas viables fue para los sitios sucesionales, aunque este valor fue estadísticamente igual al registrado en los sitios maduros (Cuadro 2.2).

A través de un análisis de la proporción acumulada de frutos totales en relación con el tiempo durante todo el periodo de lluvia de semillas se pudieron detectar que la velocidad con la que se depositó la lluvia de semillas en los distintos tipos de parches varió significativamente ($\chi^2=1613$, $gl=21$, $P < 0.0001$; Figura 2.2). En los claros, el 25% de los frutos se acumuló a los primeros 17 días, en cambio, en los parches sucesionales y maduros este porcentaje se obtuvo hasta los 33-34 días.

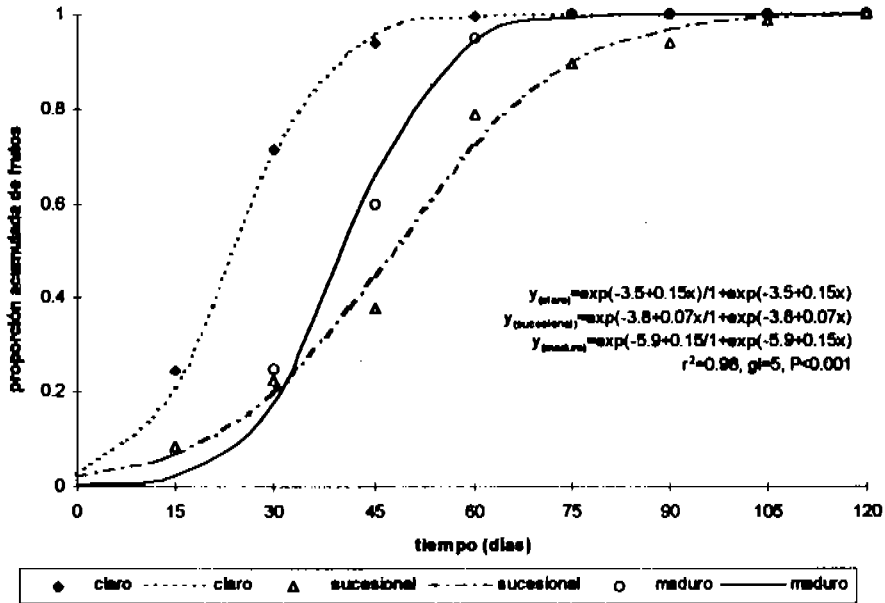


Figura 2.2. Representación gráfica de la proporción acumulada de frutos durante todo el período de lluvia de semillas de *H. appendiculatus*. Las curvas siguen una función logística con un error binomial de la forma: $y = \exp(a+bx)/1+\exp(a+bx)$, donde: y = Proporción de frutos, a = ordenada al origen, b = pendiente de la curva, y x = tiempo.

Igualmente, el 50% de los frutos se acumularon primero en los claros (24 días), luego en los maduros (40 días), y después en los sucesionales (48 días). El mismo comportamiento ocurre cuando la curva se analiza al 75% de frutos acumulados. El 100% de los frutos depositados en los sitios claros y sitios maduros fue abrupta, y en un período corto (53 y 75 días, respectivamente); en cambio, en los parches sucesionales la acumulación de frutos fue gradual, y se prolongó hasta los 101 días (Figura 2.2).

Dispersión de diásporas de *Heliocarpus appendiculatus*

La Figura 2.3 presenta los modelos ajustados de las distancias de dispersión de las semillas de *H. appendiculatus*, obtenidos por dos metodologías distintas de la dispersión de semillas (ver detalles en metodología). En la Figura 2.3a, se observa que la distancia máxima a la que pueden dispersarse los frutos es de 97 m, esto es tomando en cuenta la distancia entre las trampas en los distintos parches y los árboles productores. El modelo general que explica la relación entre el número de frutos y la distancia hacia la planta madre fue altamente significativo ($r^2=0.81$, $gl=1$, $p<0.001$).

Un análisis de devianza con los residuales después de haber quitado el efecto de la distancia (de los diferentes parches a los árboles productores), indica que el efecto de los tipos de parche sobre la cantidad de frutos dispersados fue significativo Cuadro 2.3a). En parches sucesionales el mayor número de frutos dispersados fue cerca de la planta madre y en cantidades mayores al promedio general explicado por el modelo ajustado, por tanto los valores se encuentran por encima del valor ajustado y con signo positivo. En cambio, a los claros llegaron cantidades más pequeñas que a las sucesionales, aunque la distancia de dispersión fue similar; en este caso los valores se encuentran por debajo del modelo ajustado y con signo negativo. A los sitios maduros llegaron muy pocos frutos y tuvieron que recorrer mayores distancias (Figura 2.3a; Cuadro 2.3b).

En la Figura 2.3b se puede observar que la distancia máxima de dispersión calculada fue de 72 m. El modelo ajustado que explica esta relación es altamente significativo, aunque el porcentaje de la devianza explicado por el efecto de la distancia fue menor que en la Figura 2.3a ($r^2=0.44$, $gl=1$, $P<0.001$). La dispersión

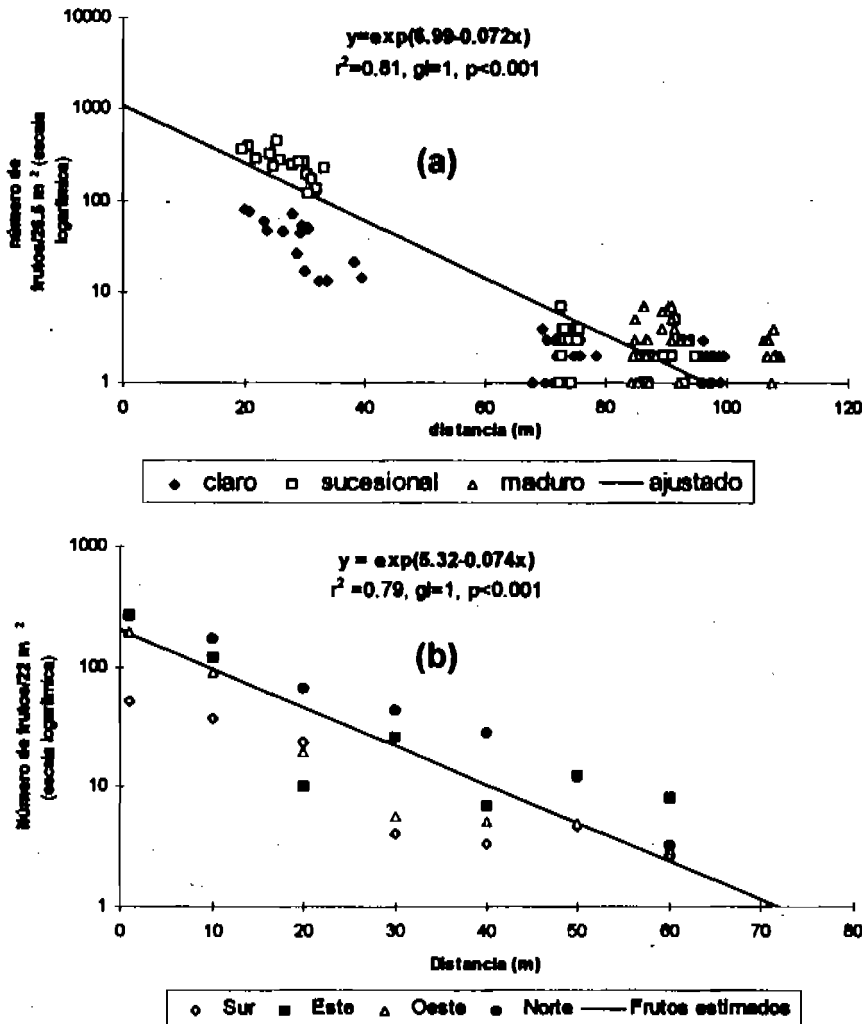


Figura 2.3. Dispersión de diásporas de *H. appendiculatus* en un bosque tropical perennifolio. a) Obtenida a partir de trampas colocadas en distintos parches de bosque; cada punto es el promedio de la distancia de la trampa hacia los árboles productores más cercanos (<math>< 140\text{ m}</math>). El número de árboles tomados en cuenta para cada sitio fue: claro 1 ($c_1=2, c_2=4, c_3=1$); sucesional 1 ($s_1=2, s_2=2, s_3=5$); maduro 1 ($m_1=4, m_2=3, m_3=3$). b) Obtenida en trampas colocadas a partir de árboles focales productores, hacia sus alrededores en cuatro direcciones distintas; cada punto es el promedio de la distancia desde las trampas hacia los individuos productores.

Cuadro 2.3. (a) Análisis de la devianza para evaluar el efecto del tipo de parche sobre la densidad de la lluvia de semillas de *H. appendiculatus* en 1996 en los Tuxtlas, México; la prueba se hizo con un error normal y una función de identidad. (b) Densidad de semillas para cada parche obtenidas considerando los residuales resultantes después de remover el efecto de la distancia a los árboles en fructificación (ver detalles en el texto); los valores negativos indican que la densidad de semillas está por debajo del modelo general ajustado a la dispersión de semillas (Figura 2.3a), y los valores positivos indican que están por encima del modelo ajustado.

(a)

Factor	Devianza (χ^2 aprox.)	g.l.	r^2	CM	F	P
tipo de parche	47.8	2	0.27	23.89	23.89	0.001
error	132.0	132		1		
total	179.8	134				

(b)

Parche	Numero de semillas
claro	-35.34 \pm 7.15 ^a
sucesional	+89.38 \pm 10.11 ^c
maduro	+38.63 \pm 10.11 ^b

de frutos fue distinta entre individuos, esta variación fue altamente significativa ($r^2=0.52$, $g.l.=3$, $P<0.001$). La influencia de las distintas orientaciones de muestreo, no indican un efecto claro ($r^2=0.14$, $g.l.=3$, $P>0.05$). La Figura 2.4 muestra la gran variación de dispersión alrededor de cada individuo, en los individuos A y B, la mayor amplitud de dispersión de las diásporas está inclinada hacia el norte en la dirección de los vientos del sur; sin embargo, en los otros individuos están dispersadas homogéneamente (C), o están inclinadas a otras direcciones (D).

2.5. Discusión

La fenología y dispersión de semillas de árboles tropicales se encuentra fuertemente relacionada con algunas características del clima, principalmente con la precipitación y la velocidad del viento. Muchos autores han reportado que la dispersión zoócora tiene un pico en la época de mayor precipitación, cuando hay mayor cantidad de aves y mamíferos, independientemente si el patrón de

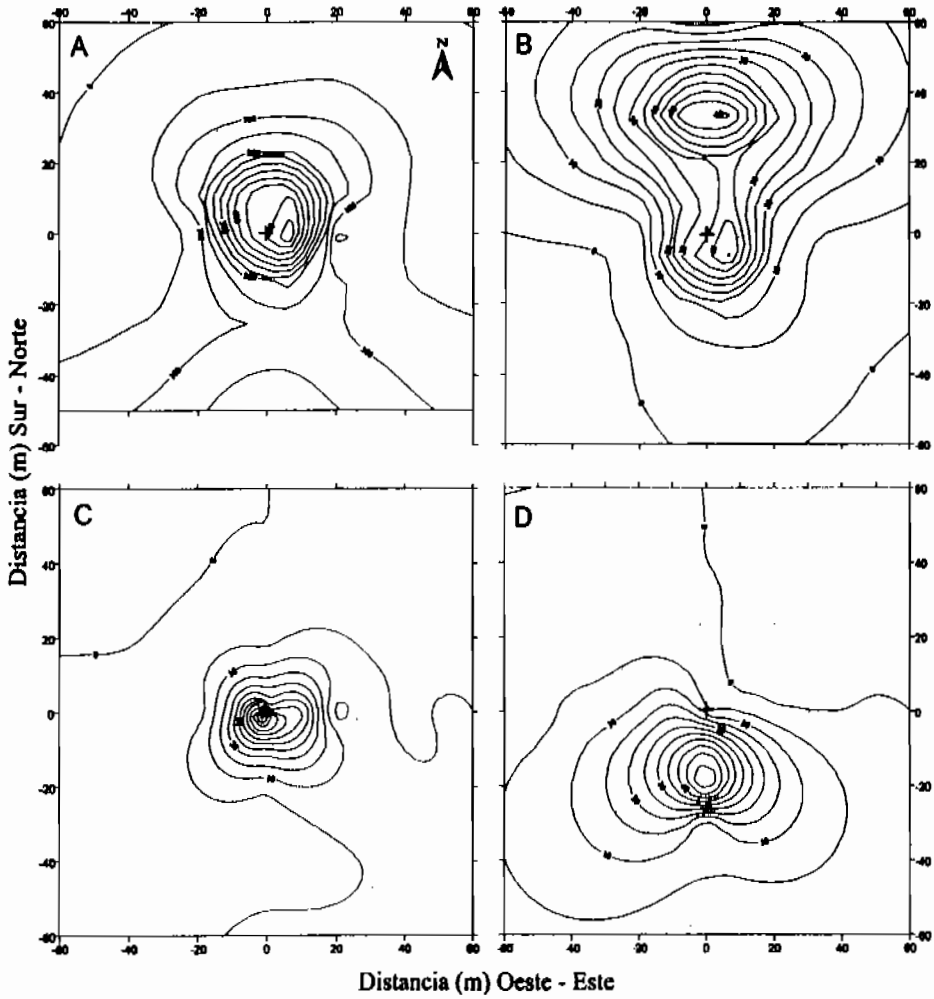


Figura 2.4. Dispersión de diásporas de cuatro árboles (A, B, C, D) de *H. appendiculatus*. Las curvilineas indican el número de diásporas que cayeron alrededor de cada individuo (+) a determinadas distancias. En la figura A, el trapeo de diásporas hacia el sur, sólo se hizo hasta los 50 metros.

fructificación es continua o anual (Álvarez-Buylla, 1986; Wikander, 1984; Willson, 1992); en esa época, los frutos tienden a desarrollar una acumulación rápida de carbohidratos y lípidos, favorecida por la alta humedad y temperatura (Terboggh, 1990). En cambio, las especies de dispersión anemócora generalmente tienen una fructificación anual y el pico de producción de frutos coincide la época de mayor velocidad de los vientos (Augspurger y Franson, 1988; Howe y Smallwood, 1982; Martínez-Ramos, 1985; Sinha y Davidar, 1992; Whitmore, 1983; Wikander, 1984; Willson, 1992). Esto favorece que la dispersión sea amplia y, de alguna manera, asegura el establecimiento de por lo menos algunas plántulas gracias a la gran cantidad de diásporas dispersadas hacia sitios favorables para ser colonizados (Howe y Smallwood, 1982; Martínez-Ramos, 1985). En Los Tuxtlas, Veracruz, *H. donnell-smithii* produce frutos dispersados por el viento en la corta época seca (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982); en este estudio se muestra similar comportamiento para *H. appendiculatus* (Figura 2.2). Aunque podría esperarse que la dirección de los vientos dominantes tiene un efecto en la amplitud de dispersión de las diásporas hacia tales direcciones, en este estudio tal efecto no se manifestó claramente. El papel que cumplen los vientos en la amplitud de la dispersión de las diásporas de *H. appendiculatus* debe ser muy importante, obviamente, los movimientos convectivos del viento por la situación orográfica del lugar, o por las diferencias en la temperatura entre el bosque y zonas perturbadas (natural y antropogénica), no permite tener un patrón hacia la dirección predominante de los vientos que hay en esa época.

Los patrones de distribución espacial y temporal de las semillas pueden ser variables y siendo afectados por el valor de la fecundidad de los árboles progenitores, y por las características propias de los frutos o semillas (Sinha y Davidar, 1992). La variación temporal en la cantidad y viabilidad de semillas de *Heliocarpus appendiculatus* probablemente depende de una asignación gradual de

recursos hacia la fase de reproducción. Quizá los embriones de las primeras semillas estuvieron inmaduros, y que por efecto del viento los frutos que contenían esas semillas tuvieron que desprenderse de la planta productora. Asimismo, la probabilidad de que las flores femeninas sean polinizadas pudo ser reducida, por el hecho de que los vientos son menos fuertes en el período de floración. Posiblemente, estas fueron las razones del por qué las primeras semillas dispersadas ocurrieron en una cantidad reducida y con una viabilidad casi nula.

La elevada y corta producción de semillas de especies anemócoras y autócoras puede saciar a los depredadores naturales, lo que permitiría el escape a la predación de un porcentaje alto de semillas; esto es más difícil para las especies zoócoras, que tienen una producción continua de semillas (Loiselle *et al.*, 1996). Para el caso de *Hellicarpus appendiculatus* la depredación pre-dispersión fue mínima, en relación con la abundante producción de frutos que se produjo en ese año. Apenas el 7% de los frutos fueron depredados en toda la temporada de lluvia de semillas. La proporción de frutos depredados en los distintos sitios de estudio aparentemente estuvo relacionada con la cantidad total de frutos que cayeron durante la época de lluvia de semillas. Se pudo detectar que los sitios donde hubo mayor depredación de frutos fueron en aquellos donde cayó una mayor cantidad de frutos; en este caso, los sitios sucesionales tuvieron el porcentaje más alto de frutos dañados.

La depredación que se cuantificó en esta parte del trabajo ocurrió durante la etapa de pre-dispersión, antes del desprendimiento de los frutos de la planta madre; sin embargo, no se descarta la posibilidad de que esto haya ocurrido durante la permanencia corta de los frutos en las trampas. No se pudo determinar específicamente qué animales son los depredadores de semillas de *H. appendiculatus*, pero según la forma en que los frutos fueron dañados aparentemente

se trata de insectos pequeños (probablemente ortópteros y hormigas), ya que solamente comen el endospermo de las semillas dejando a un lado el resto del fruto.

La dispersión amplia les confiere a las especies pioneras la capacidad para colonizar áreas recién perturbadas (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Vázquez-Yanes, 1980). La dispersión puede verse afectada por factores bióticos, por factores abióticos y por eventos casuales (Loiselle *et al.*, 1996). En el caso de *H. appendiculatus* los factores que probablemente contribuyeron en la amplitud de la dispersión son: a) la altura de los árboles progenitores, porque permite que las diásporas puedan tener mayor desplazamiento; b) la velocidad del viento, ya que en el período de dispersión los vientos en esta región son muy fuertes; c) la vegetación circundante, ya que en esta época la vegetación en Los Tuxtlas es poco densa, debido a la caída de hojas de algunas plantas y por lo tanto facilita el movimiento de las diásporas y d) el peso ligero y tamaño pequeño de las diásporas ya que estas pesan del orden de 0.0045 gramos cada una, y más de la mitad de su superficie está ocupada por adaptaciones que les permiten ser dispersadas por el viento (Chambers y MacMahon, 1994; Sinha y Davidar, 1992; Willson, 1992). Otras características como la velocidad de caída de las diásporas, la turbulencia del aire, y otras características morfológicas de las diásporas también pueden influir en la distancia de dispersión (Okubo y Levin, 1989).

Aunque en la literatura se menciona que hay una probabilidad mayor de que las diásporas de especies pioneras lleguen a los claros y no a parches de la selva madura mediante la lluvia de semillas (Augspurger y Franson, 1988; Fenner, 1987; Loiselle *et al.*, 1996; Martínez-Ramos, 1994; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Willson, 1983; Young *et al.*, 1987), este estudio no apoya tal aseveración. Los resultados sugieren que la probabilidad de que las diásporas lleguen a un determinado sitio depende más de la distancia que hay hacia los árboles productores

que de los tipos de parche. Por ejemplo, en este caso se pudo observar que un sitio sucesional y un claro estuvieron muy cercanos a uno o varios árboles reproductivos de *H. appendiculatus*, y estos sitios fueron los que tuvieron la mayor densidad de diásporas. Al contrario, los sitios de parche maduro, e inclusive los dos restantes de los claros y los dos sucesionales que estuvieron muy distantes de las plantas productoras tuvieron una densidad muy baja de diásporas (ver Figura 2.3a).

Se han realizado algunos estudios para determinar la distancia máxima de dispersión de semillas de algunas especies arbóreas de los bosques en Los Tuxtlas. Las especies pioneras como *Cecropia obtusifolia* y *H. appendiculatus* tiene una dispersión más distante que especies tolerantes a la sombra como *Robinsonella mirandae* y *Stemadenia donell-smithii* (González-Méndez, 1995; González-Montagutt, 1996). Las distancias máximas que obtuvieron otros autores para *H. appendiculatus* fue de 140 m (González-Méndez, 1995; González-Montagutt, 1996), resultados que difieren a los obtenidos en este trabajo (72 y 97 m aproximadamente). Algo importante de hacer notar entre las dos formas de obtener la distancia de dispersión en este estudio, es que, la variación de la ordenada al origen de la curva de dispersión es la que tiene cambios más drásticos en comparación a la pendiente que tiene variaciones mínimas (ver Figura 2.4). Seguramente, esta variación se dio por el hecho de que en el primer caso (muestreo de 1996) se tomaron en cuenta todos los frutos que cayeron en la época de lluvia de semillas; en cambio, en el segundo caso (muestreo de 1997) solo se tomaron en cuenta los frutos que cayeron en 10 días dentro de la etapa máxima de dispersión. Esto sugiere que la variación anual en la fecundidad de los árboles también puede influir en la distancia de dispersión. Los parámetros de la ordenada y la pendiente en el modelo de dispersión de semillas para *H. appendiculatus* obtenidos por otro autor (González-Méndez, 1995) fueron distintos a los parámetros obtenidos en este estudio, posiblemente esto fue al uso de una metodología distinta usada.

Por otro lado, la influencia de los vientos de la dispersión hacia determinadas orientaciones, especialmente hacia aquellas direcciones en las que corre el viento, parece ser poco importante, aunque no hay que descartar el rol que juegan en la amplitud de dispersión (Figura 2.4). El hecho de que la zona de estudio se encuentre en una zona accidentada, puede estar afectando el que los vientos no sigan una misma dirección, sino que por la diferencia de presión del aire pueden crearse movimientos convectivos y tomar otras direcciones a la que normalmente sigue (Álvarez-Esperanza, 1992), lo que puede estar influyendo en una dispersión homogénea y amplia en todas las direcciones. Por ejemplo en la Figura 2.4 se observan que los árboles A y B que se encontraban en zonas más o menos planas, la tendencia de mayor amplitud fue hacia el norte, por la influencia de los vientos que provienen del sur. En cambio, en los árboles C y D que se hallan situadas en zonas con pendientes, no es posible ver este mismo patrón, posiblemente por los cambios de dirección del viento.

2.6. Conclusiones

La dispersión de semillas es anual y dura desde comienzos de febrero hasta junio del mismo año. La máxima dispersión de semillas coincidió con la época de máxima sequía. La viabilidad de semillas fue nula al inicio del período de lluvia de semillas, siendo mayor (20-50%) en el resto del período de dispersión.

El daño pre-dispersión de frutos está muy relacionada con la cantidad total de frutos que llegan a cada tipo de parche; al inicio del período de dispersión es nula, en cambio, al final de la época de dispersión es cuando hay mayor porcentaje de frutos dañados en pre-dispersión. Se estimó un 7% de daño pre-dispersión total para toda el período de dispersión.

El efecto de los tipos de parche en la densidad de la lluvia de semillas fue importante; sin embargo, las mayores diferencias están dadas por las distancias de los parches hacia los árboles productores. La mayor cantidad de semillas llegaron a los sitios sucesionales. En los parches sucesionales y maduros se encontró el mayor porcentaje de semillas viables provenientes de la lluvia de semillas. En cambio, en los claros se encontró el mayor porcentaje de depredación.

La dispersión en los claros y en los sitios maduros se produjo en períodos más cortos que en los sitios sucesionales. La distancia máxima de dispersión de diásporas de *H. appendiculatus* oscila entre 72 y 96 m. Esta distancia de dispersión puede variar dependiendo de las características propias de cada individuo (por ejemplo: altura de la planta, fecundidad), la cantidad de producción de diásporas en un determinado periodo, y la velocidad de los vientos en esa época. La dispersión de diásporas no siempre es mayor hacia la dirección de los vientos predominantes.

2.7. Bibliografía citada

- Álvarez-Buylla, E. 1986. *Demografía y dinámica poblacional de Cecropia obtusifolia Bertol. (Moraceae) en la Selva Los Tuxtlas, México*. Tesis de maestría. UNAM. México, D.F. 180 pág.
- Álvarez-Buylla, E. 1991. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: a matrix models and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143(1):155-191.
- Álvarez-Buylla, E. y Martínez-Ramos, M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecología*. 84: 314-325.
- Álvarez-Esperanza, V. 1992. *Compendio de apuntes de meteorología*. Universidad Autónoma de Chapingo. México. 169 pág.

- Augspurger, C. K. Y S. E. Franson.** 1988. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a Neotropical forest. *Journ. of Trop. Ecol.* 4:239-252.
- Brokaw, N. V. L.** 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14(2): 158-160.
- Brokaw, N. V. L.** 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology.* 66: 682-687.
- Chambers, J. C. y J. A. MacMahon.** 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 263-292.
- Crawley, J. M.** 1993. *GLIM for ecologists. Methods in ecology.* Blackwell Scientific Publications. 379 pág.
- Denslow, J. S. y G. S. Harstshorn.** 1994. Tree-falls environments and forest dynamic. En: *L. A. McDade (edit.). La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest.* The University of Chicago Press. Pág. 120-127.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y C. Vázquez-Yanes.** 1984. Observations on fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. *Biotropica* 16: 315-318.
- Fenner, M.** 1987. Seed characteristics in relation to sucesion. En: *Gray, J. A., M. J. Crawley y P. J. Edwards. Colonization, succession and stability.* Blackwell Scientific Publications. Pág. 103-114.
- González-Méndez. M. A.** 1995. *Consecuencias ecológicas de la variación interespecifica en las curvas de dispersión de semillas en una selva alta perennifolia.* Tesis profesional (Biología). Universidad Nacional Autónoma de México. 79 pág.
- González-Motagutt. R.** 1996. *Establishment of three rain forest species along the riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, México.* Tesis PH. D.

- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982.** Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Loiselle, A. B., E. Ribens y O. Vargas. 1996.** Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 28(1): 82-95.
- Martínez-Ramos, M. 1985.** Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: *A. Gómez-Pompa y S. Del Almo (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.* Vol.II. Alhambra, México. Pág. 191-239.
- Martínez-Ramos, M. 1994.** Regeneración natural de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. México* 54:179-224.
- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1986.** Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. En: *A. Estrada y T. H. Fleming (eds.). Frugivory and seed dispersal.* Dr. W. Junk, Dordrecht, the Netherlands. Pág. 333-346.
- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1995.** Seed dispersal and patch dynamics in tropical rain forests: A demographic approach. *Ecoscience* 2(3): xxx-xxx
- Okubo, A. y S. A. Levin. 1989.** A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seed and pollen. *Ecology* 70(2): 329-338.
- Sánchez-Garfías, B., G. Ibarra-Manríquez y L. González-García. 1991.** Manual de identificación de frutos y semillas anemócoras de árboles y lianas de la Estación "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Cuadernos 12.* Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 86 pág.
- Sinha, A. y P. Davidar. 1992.** Seed dispersal ecology of a wind dispersed rain forest tree in the Western Gats, India. *Biotropica* 24(4): 519-526.
- Terborgh, J. 1990.** Seed and fruit dispersal-commentary. En: *K. Bawa y M. Hadley (eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants.* Man and biosphere series. Vol. 7. 181-190.

- Vázquez-Yanes, C. 1980.** Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. *Tropical Ecology* 21(1): 103-112.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1982.** Seed germination of a tropical rain forest tree *Heliocarpus donnell-smithii* in response to diurnal fluctuations of temperature. *Physiol. Plant.* 56 :295-298.
- Whitmore, T.C. 1983.** Secondary succession from seed in Tropical Rain Forest. *Forestry Abstracts, Review.* 44 (12): 767-779.
- Wilkander, T. 1984.** Mecanismos de dispersión de diásporas de una selva decidua en Venezuela. *Biotropica* 16(4): 276-283.
- Willson, F. M. 1983.** *Plant reproductive ecology.* Johnwiley y Sons, Inc. Pág. 208-245.
- Willson, F. M. 1992.** The ecology of seed dispersal. En: *M. Fenner (ed.) Seeds: the ecology of regeneration in plant communities.* CAB International, Wallingford, United Kindom. Pág. 231-258.
- Young, K. R., J. J. Ewel y B. J. Brown. 1987.** Seed dynamics during forest sucesion in Costa Rica. *Vegetatio* 71:57-173.

CAPITULO III

Banco de semillas de *Hellocarpus appendiculatus* en un bosque tropical perennifolio de México

3.1. Introducción

El banco de semillas es una de las fuentes de propágulos más importantes para la regeneración natural de los bosques tropicales (Garwood, 1989; Thompson, 1992). Este banco se encuentra conformado principalmente por especies secundarias y malezas. El banco de semillas que se encuentra en el piso del bosque ha sido considerado como su potencial florístico (Guevara y Gómez-Pompa, 1972; Holthuisen y Boerboom, 1982; Symington, 1933; Vázquez-Yanes, 1983). Este potencial se mantiene gracias a que las semillas no germinan debido al efecto inhibitorio inducido por factores bióticos (por ejemplo, períodos de latencia, actividad de los microorganismos) y abióticos (por ejemplo, por la calidad de la luz, variaciones de temperatura, disponibilidad de humedad; Guevara y Gómez-Pompa, 1972).

Muchas poblaciones de plantas mantienen sus semillas acumuladas en el suelo por un tiempo prolongado, considerándose como un reservorio de gran variabilidad genética y una fuente importante de regeneración (Levin, 1990; Maberley, 1992). En bosques tropicales, parece que la tasa de recambio de banco de semillas es más rápida. En *Cecropia obtusifolia*, un árbol pionero tropical con fructificación continua, se encontró que la tasa de recambio de semillas en el suelo es muy rápida, lo que quiere decir que el establecimiento de plántulas más bien depende de la lluvia de semillas y no de su banco de semillas (Álvarez-Buylla, 1986).

Cuando ocurre una perturbación en el bosque tropical primario, la regeneración empieza con la colonización del espacio abierto por especies pioneras que, en muchos casos, provienen de las semillas almacenadas en el suelo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994). El aporte del banco es más importante a medida

que el tamaño del claro es más grande (Bazzaz, 1990; Garwood, 1989). Por tanto, generalmente la densidad del banco de semillas en los claros, es menor que en los otros sitios regenerativos, ya que hay una mayor pérdida de semillas, principalmente, por germinación o depredación (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Garwood, 1989; Uhl y Clark, 1983; Whitmore, 1983).

La dispersión de las semillas de especies pioneras puede ser continua o anual, lo cual influye directamente en la variabilidad temporal de la densidad del banco de semillas viables (Álvarez-Buylla, 1986; Garwood, 1989). Tal variación también puede ser atribuida a las características fisiológicas (latencia y longevidad de sus semillas) propias de cada especie (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Bazzaz, 1990). En general, la latencia y longevidad de las semillas producidas por especies pioneras son más prolongadas que las de especies primarias (Garwood, 1989). Tomando como base las características de la germinación, las estrategias de regeneración de especies, y la forma de dispersión de las semillas y su capacidad de persistencia en el suelo, en la actualidad se distinguen 4-5 estrategias o tipos de banco de semillas (Fenner, 1985; Garwood, 1989; ver Cuadro 1.1 del capítulo 1).

El objetivo de esta parte del estudio fue explorar la distribución espacial (horizontal y vertical) y temporal del banco de semillas del árbol pionero *Heliocarpus appendiculatus* en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Las preguntas que se trataron de responder fueron las siguientes. ¿Cuál es el cambio en la densidad del banco de semillas viables antes y después del período de dispersión de semillas? ¿Es el banco de semillas menos denso en los claros que en los demás sitios regenerativos? ¿Cambia la densidad de semillas de *H. appendiculatus* en el suelo con respecto a la profundidad del suelo? ¿Cuál es la longevidad de las semillas de *H. appendiculatus* en el suelo y cuál es la variación espacial de tal longevidad? ¿Cómo es la dinámica del banco de semillas de la especie en estudio?

3.2. Metodología

Las investigaciones hechas sobre el banco de semillas se realizaron en los mismos sitios de estudio donde se evaluó la lluvia de semillas. Los parches y sitios de estudio fueron los mismos que se mencionan en el capítulo anterior. (ver detalles en el capítulo 2).

Obtención de muestras de suelo

El muestreo de suelos para el análisis del banco de semillas se realizó en tres periodos diferentes; dos fueron hechos en el periodo de pre-dispersión, antes del inicio de la fructificación de los árboles reproductivos (5 de febrero de 1996 y 25 de enero de 1997). El tercer muestreo se realizó en el periodo de post-dispersión, al finalizar el periodo de dispersión de semillas (20 de mayo de 1996).

En cada uno de los nueve sitios descritos anteriormente (ver Capítulo 1) se eligieron 10 puntos de muestreo al azar. La obtención de muestras de suelo se realizó de dos formas: a) utilizando un cuadro de 25x25 cm, para la hojarasca; y b) utilizando un cilindro de 10 cm de diámetro y 10 cm de longitud, para el suelo. Para detectar el número de semillas en el suelo a diferentes profundidades del suelo, en un 20% de los puntos muestreados el cilindro se dividió en dos intervalos de profundidad, a) de 0-5 cm, y b) 5-10 cm.

Las muestras de suelo se tamizaron y se colocaron en charolas de 40x30x10 cm con suelo esterilizado, para la germinación de las semillas que hubieran en las muestras obtenidas con el cilindro. Las muestras de hojarasca se secaron en una estufa con una temperatura aproximada de 30° C, luego se tamizaron para eliminar

hojas, tallos y otros frutos, quedando solamente el material fino. Para cuantificar la germinación de las semillas presentes en este substrato las muestras tamizadas se llevaron al invernadero de la Estación de "Los Tuxtlas" y se colocaron en charolas con suelo esterilizado.

El esterilizado del suelo de la selva para colocar en las charolas germinadoras fue realizado con un autoclave a una presión de 15 atmósferas y durante 30 minutos, aproximadamente. La finalidad del esterilizado fue eliminar otras semillas que no fueran de las muestras de suelo obtenida del bosque como se detalló anteriormente. Al lado de las charolas con banco de semillas, se colocaron otras charolas solamente con suelo esterilizado, esto con el objeto de detectar posible contaminación externa.

Evaluación de la dinámica del banco de semillas

Este experimento se hizo para cuantificar el porcentaje de semillas germinadas, latentes o desaparecidas, en relación con el tiempo transcurrido una vez finalizada la dispersión de semillas. Con la finalidad de no alterar la secuencia que siguen las semillas una vez caídas al suelo, el experimento se inició una vez que la mayoría de las diásporas fueron dispersadas. En cada uno de los nueve sitios elegidos para el estudio se ubicaron cinco puntos al azar, y en cada punto se enterraron al nivel de suelo cuatro macetas fabricadas de malla de plástico (de 1x0.5 cm de diámetro de apertura) de 10 cm de diámetro y de largo, llenas de tierra estéril. Por encima de las macetas, a un metro del suelo, se colocó una malla transparente de 1x1.5 m, para evitar la entrada de semillas no experimentales. En cada maceta, sobre la superficie del substrato, se colocaron 25 semillas de *H. appendiculatus*. Cada cierto tiempo (6, 27, 61, y 171 días) a partir de la fecha de siembra, se recuperó una maceta de cada punto, a partir de las cuales se cuantificaron las semillas germinadas, latentes y desaparecidas para cada fecha. Para inducir la

germinación de las semillas latentes, la tierra de cada maceta se llevó al invernadero y se colocó en charolas germinadoras.

3.3. Análisis de datos

Para el banco de semillas espacial y temporal de *H. appendiculatus*, se empleó un análisis de la devianza de una vía considerando un error de tipo Poisson y una función de unión logarítmica, siguiendo los criterios establecidos en Crawley (1993) y empleando el paquete estadístico GLIM 3.77 (Royal Statistical Society, 1986). En estos análisis los efectos del tipo de parche, de los estratos del suelo, o las épocas de muestreo, se evaluaron considerando a la cantidad de la devianza total explicada por estas variables como un valor aproximado de χ^2 con $n-1$ grados de libertad, donde n fue el número de tratamientos (que pueden ser los tipos de parche o las distintas profundidades del suelo muestreados). Cuando este valor fue significativo, para discriminar entre tratamientos estadísticamente diferentes se emplearon pruebas pareadas de "t" empleando un nivel de significancia de rechazo de hipótesis ajustado de acuerdo al número de comparaciones pareadas realizadas (Crawley, 1993).

Para evaluar la dinámica de semillas en el suelo, se utilizó la información obtenida sobre las semillas latentes empleando el modelo $NS = e^{(a-bt+ct^2)}$ como el mejor descriptor de las tasas de pérdida de semillas latentes en relación con el tiempo en los tres tipos de parche, donde a es un parámetro relacionado con la cantidad de semillas que se pierden en una fecha determinada, b y c son parámetros que miden la tasa de pérdida de semillas latentes, t (en días) es el tiempo transcurrido desde la fecha de siembra de semillas para este experimento, y e es la base de los logaritmos naturales. La bondad de ajuste al modelo se realizó a través de un análisis de la devianza el cual consideró un error tipo Poisson y función de

unión logarítmica siguiendo los lineamientos descritos por Crawley (1993). Para detectar diferencias significativas en la tasa de pérdida de semillas latentes entre tipos de parche se hizo un análisis de devianza donde emplearon pruebas de "t" pareadas, empleando un nivel de significancia de rechazo de hipótesis ajustado de acuerdo al número de comparaciones pareadas realizadas (Crawley, 1993).

3.4. Resultados

Variación espacial y temporal del banco de semillas de *Heliocarpus appendiculatus*

El banco de semillas de *H. appendiculatus* varió a través del tiempo. En el estrato de la hojarasca se encontraron diferencias significativas entre las distintas fechas de colecta ($\chi^2=7.29$, $gl=2$, $P<0.05$). En los dos muestreos del período de pre-dispersión la cantidad de semillas viables fue menor con respecto a la obtenida en el período de post-dispersión, aunque en el primero hubo mayor cantidad de semillas viables que en el segundo (Figura 3.1). Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas en el contenido de semillas viables en la hojarasca entre los distintos tipos de parche ($\chi^2 = 3.66$, $gl = 2$, $P = 0.16$).

Igualmente, el banco de semillas viables en el suelo varió de manera significativa en los tres periodos evaluados ($\chi^2=6.7$, $gl=2$, $P=0.035$). La cantidad de semillas viables encontradas en el primer período de pre-dispersión (año 1996) fue mayor que la colectada en el segundo período (año 1997); en cambio, la cantidad de semillas encontradas en el suelo después del período de dispersión fue más alta que la de pre-dispersión (Figura 3.1). No se encontraron diferencias significativas con respecto a la cantidad de semillas viables encontradas en el suelo de los diferentes

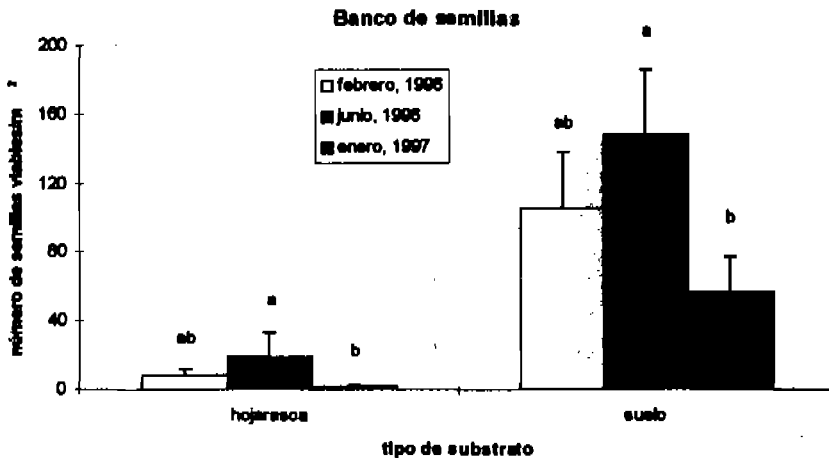


Figura 3.1. Variación temporal del banco de semillas de *H. appendiculatus* en dos tipos de sustratos. Las distintas letras indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre fechas de colecta, y las líneas verticales son los errores estándar.

tipos de parche, en cada época de muestreo ($\chi^2=4.1$, $gl=2$, $p=0.1287$). La cantidad de semillas por unidad de superficie fue mucho mayor en el suelo que en la hojarasca, en las tres épocas de muestreo.

El número de semillas viables en las distintas profundidades del suelo difirió significativamente entre fechas de colecta (Figura 3.2). En el primer ($\chi^2=8.2$, $gl=1$, $p < 0.05$) y segundo ($\chi^2=24.5$, $gl=1$, $P < 0.01$) período de muestreo de 1996, se encontró una menor densidad de semillas a mayor profundidad del suelo. Esta tendencia se mantiene en las distintos tipos de parches, sin diferir significativamente entre estos ($\chi^2=3.23$, $gl=2$, $P > 0.05$; $\chi^2=0.18$, $gl=2$, $P > 0.05$). En el muestreo realizado en pre-dispersión 2 (tercer período de muestreo), no se encontró diferencia significativa entre profundidades ($\chi^2=1.1$, $gl=1$, $P > 0.05$), así como también entre tipos de parche ($\chi^2=4.86$, $gl=2$, $P > 0.05$; Figura 3.2).

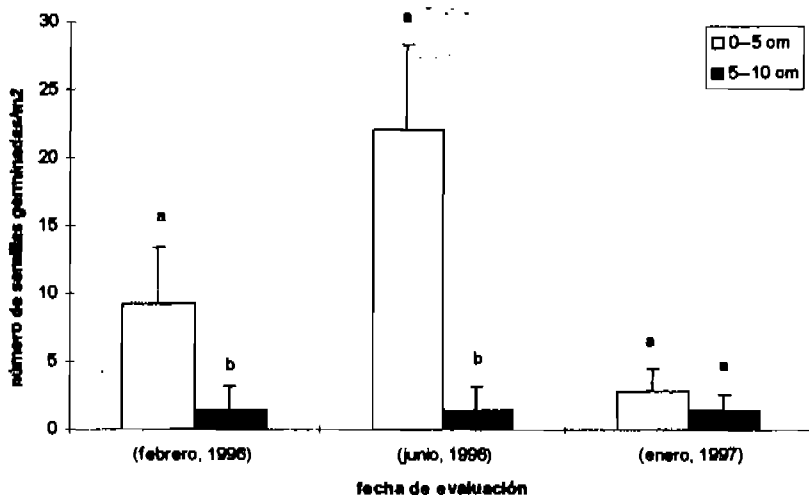


Figura 3.2. Densidad promedio (\pm error estándar) de semillas germinadas en el banco de semillas en diferentes épocas de muestreo, a diferentes profundidades del suelo. Las distintas letras indican diferencias significativas entre estratos ($p < 0.05$).

Dinámica del banco de semillas

Los resultados del experimento de la dinámica del banco de semillas de *H. appendiculatus* para los sitios de claro, sucesional y maduro se resumen en la Figura 3.3. En los tres sitios hubo germinación de semillas *in situ*; los claros y sucesionales tuvieron el 17% de germinación total, y los maduros solamente el 10%. La germinación de la mayoría de las semillas ocurre en los primeros 20 días después de las primeras lluvias, con excepción de las semillas de un sitio sucesional que germinaron hasta los 40 días; el pico de germinación en todos los parches se alcanzó en la primera semana a partir de la fecha de siembra.

La sobrevivencia de semillas latentes para los distintos parches en relación con el tiempo se puede observar en la Figura 3.4. En las tasas de reducción de semillas latentes, expresada como la pendiente de la curva ajustada, se encontraron

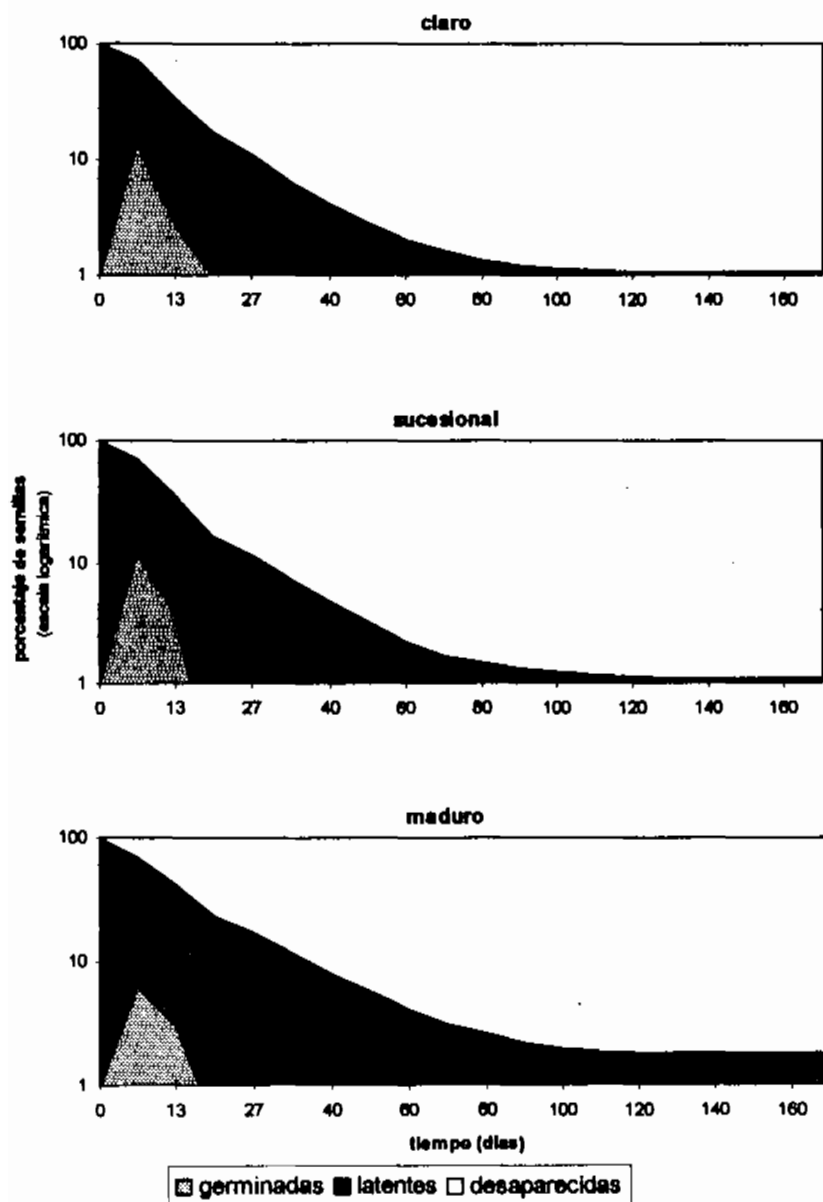


Figura 3.3. Dinámica de semillas de *H. appendiculatus* sembradas en el suelo en tres tipos de parche dentro de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

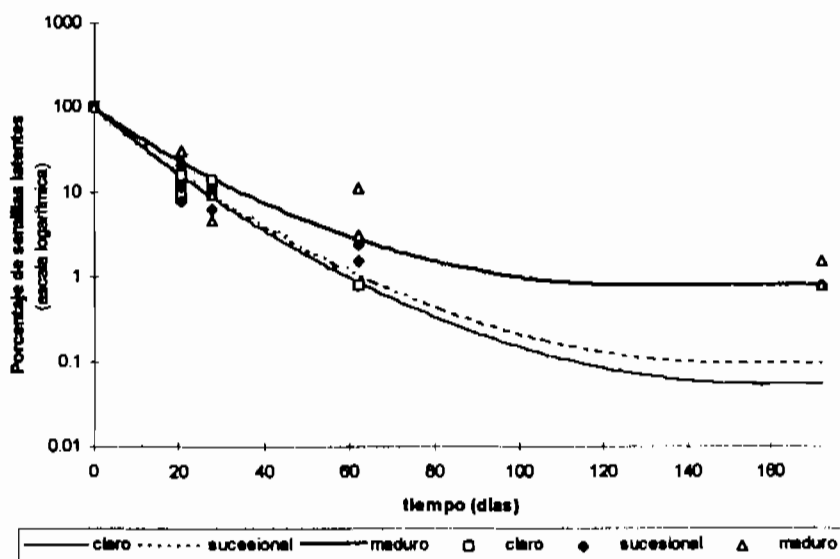


Figura 3.4. Variación temporal y espacial de semillas latentes de *H. appendiculatus* en condiciones de campo, en Los Tuxtlas, Veracruz. Los valores fueron ajustados a un modelo cuadrático, con un error poisson y una función logarítmica. Claro: $y = \exp(4.8 - 0.095t + 0.0003t^2)$; sucesional: $y = \exp(4.8 - 0.091t + 0.0003t^2)$; maduro: $y = \exp(4.8 - 0.076t - 0.0003t^2)$; $r^2 = 0.98$; $gl = 8$; $P = 0.001$.

diferencias significativas entre tipos de parche. Se pudo observar que en los parches maduros, la tasa de reducción de semillas latentes fue más lenta, en cambio en los parches sucesionales y en los claros fue más rápida. Un aspecto importante de mencionar es que, en una semana, el número de semillas latentes se redujo a alrededor del 50% en los claros y los sucesionales, y en los maduros a alrededor del 35%, ya sea porque germinaron, se murieron o fueron removidas por animales o la lluvia. A las dos semanas, en los claros y sitios sucesionales entre el 60 y 65% de las semillas habían desaparecido, y en los sitios maduros el 58%. A los 70 días prácticamente todas las semillas del banco (98%) se perdieron en los claros y sitios sucesionales. En los sitios maduros persistió un porcentaje pequeño de semilla (2%) que todavía permaneció latente.

3.5. Discusión

La densidad del banco de semillas de una especie está directamente relacionadas con su fenología y su lluvia de semillas. La estacionalidad en el período de producción de frutos y la cantidad producida se manifiesta directamente en la tasa de entrada de semillas por medio de la lluvia de semillas, la cual afecta directamente las variaciones temporales del banco de semillas (Bazzaz, 1990; Whitmore, 1983). Otro factor que puede contribuir a dichas variaciones es la longevidad de las semillas, la que puede incidir en la tasa de acumulación de semillas en el suelo entre una y otra temporada (Whitmore, 1983). La longevidad de las semillas depende del tipo de latencia que tengan, del tipo de parche al que llegaron, de la actividad de los depredadores, y de algunas otras características propias de las semillas (Garwood, 1989; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; 1995). En *H. appendiculatus* la variación temporal del banco de semillas fue notable, principalmente si se comparan las cantidades de semillas del período de pre y post-dispersión, tanto en hojarasca como en el suelo; obviamente el papel de la lluvia de semillas fue importante en el aumento que se observó en el muestreo posterior a la dispersión. Probablemente, la producción de semillas de la temporada anterior al primer muestreo fue mayor que la de la temporada en que se realizó el presente estudio, ya que se observó que el banco de semillas del primer muestreo fue mayor al del segundo muestreo correspondiente al período de pre-dispersión. Es posible que sea por esta misma causa que el número de semillas viables entre pre-dispersión 1 y post-dispersión 1 en la hojarasca y suelo tiendan a ser parecidos. Aunque no hubo diferencias significativas entre los parches, en el estrato de la hojarasca, los sitios sucesionales tienden a acumular la mayor cantidad de semillas en la época de post-dispersión, seguramente influenciado por la mayor cantidad de semillas que llegan a esos sitios, influenciado principalmente por la cercanía de individuos reproductores (Whitmore, 1983; ver Capítulo 2).

Tomando en cuenta el número de semillas encontradas por unidad de superficie, la permanencia de semillas parece ser menor en la hojarasca que en el suelo. En la hojarasca o en la superficie del suelo la tasa de pérdida de semillas parece ser muy rápida. En cambio, las semillas que se incorporan al suelo parecen permanecer latentes por mucho tiempo, esto debido a condiciones no adecuadas para su germinación (latencia forzada) y, por tanto, se van acumulando. Al parecer, el experimento de la dinámica del banco de semillas refleja en gran medida lo que puede ocurrir en la superficie del suelo, fundamentalmente en los primeros meses. La proporción de semillas latentes que permanecieron al final del experimento y sobre todo en los parches maduros, pueden ser la que se incorpore al banco de semillas de forma persistente. Esto podría explicar por qué hay mayor cantidad de semillas por unidad de superficie en el suelo que en la hojarasca.

Las condiciones abióticas (luz, humedad, temperatura) en la superficie del suelo, en general parecen ser aceptables para la germinación de semillas de *H. appendiculatus*, independientemente del tipo de parche. Esta puede ser una explicación del alto porcentaje de germinación de semillas, incluso en los parches maduros. La germinación de semillas de *H. appendiculatus* en los distintos parches del bosque (claro, sucesional y maduro) fue muy superior a la obtenida para *C. obtusifolia* (Álvarez-Buylla, 1986), aunque la germinación de semillas de *H. donnell-smithii* en cajas de Petri colodadas en el campo fue mayor tanto en los claros (67%) como en los sitios maduros (25%; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1985).

La germinación de las semillas puestas en el suelo en los claros fue similar a la de los sitios sucesionales. Muchos autores coinciden que en los claros grandes hay una pérdida del banco de semillas principalmente por germinación, debido a que las condiciones abióticas son adecuadas para este proceso (Álvarez-Buylla y

Martínez-Ramos, 1990; Garwood, 1989; Uhl y Clark, 1983); sin embargo, en este estudio se pudo comprobar que la germinación en estos sitios es muy variable ya que, por ejemplo, en dos sitios de claro, la germinación fue menor a la de un sitio sucesional. Del total de semillas germinadas en los sitios claros, la mayoría permanecieron en forma de plántulas por lo menos hasta tener una hoja verdadera.

En contraste, en los sitios sucesionales hubo mucha heterogeneidad en el porcentaje de semillas germinadas. A pesar de que, en promedio, el porcentaje global de germinación fue igual al de los claros, un sitio sucesional (aparentemente tardío) tuvo un porcentaje de germinación menor al de los sitios maduros (7%), y un sitio sucesional temprano tuvo un porcentaje alto (32%). No obstante, este porcentaje alto pudo estar afectado por el incremento de semillas debido a la proximidad de árboles reproductores que contaminaron y tal vez provocaron el aumento de las semillas germinadas en los puntos experimentales. En los dos primeros sitios sucesionales las plántulas se murieron una vez producida la germinación; en cambio, en el sitio sucesional temprano la mayoría de las plántulas permanecieron, por lo menos, hasta tener la primera hoja verdadera.

La germinación de semillas en los sitios maduros fue homogénea y menor que en los demás parches. Un resultado similar se encontró para otra especie pionera (*Cecropia obtusifolia*) que habita en la misma zona de estudio (Álvarez-Buylla, 1986), aunque con un porcentaje de germinación mucho menor (0.53%). El hecho de que las semillas de *H. appendiculatus* hayan germinado en sitios maduros en un porcentaje considerable (10%), aunque después todas las plántulas hayan muerto, contrasta con lo mencionado por varios autores quienes afirman que la germinación de semillas de especies pioneras no ocurre en sitios maduros porque la calidad de la luz no es adecuada, o porque las variaciones de temperatura en el suelo son mínimas (Swaine y Whitmore, 1986; Whitmore, 1989).

Un fenómeno muy importante por destacar es la reducción rápida de semillas viables independientemente del tipo de parche. A los 25 días aproximadamente, el 75% de las semillas murieron o fueron removidas. Del resto hubo un porcentaje considerable que germinó, y quedaron muy pocas semillas latentes en el suelo. En los sitios maduros el porcentaje de semillas latentes que permanecieron al cabo de los 170 días fue mayor en comparación con los otros parches. Es posible que en condiciones naturales la semillas que llegan al suelo no tengan una respuesta germinativa rápida, como se observó en el experimento de dinámica del banco de semillas debido a que la capa de hojarasca puede inhibir la germinación (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994). Por lo tanto es probable que estas puedan desprenderse del fruto y pasar a formar parte del banco de semillas del suelo en donde al parecer pueden mantener su latencia por un tiempo más prolongado.

Respecto al tipo de banco de semillas, Thompson y Grime (1979) clasifican a las diferentes especies de plantas en cuatro tipos o estrategias (tipos I, II, III y IV); en cambio, Garwood (1989) hace una clasificación más exhaustiva e indica que las especies pioneras pueden tener hasta siete estrategias (ver Cuadro 1.1). Esta autora, en su clasificación, toma en cuenta el comportamiento de la germinación, el tiempo de dispersión y las estrategias de regeneración. Según esta clasificación, el experimento de la dinámica del banco de semillas sugiere que la parte superficial del suelo que incluye la hojarasca, parece tener un banco de semillas "transitorio estacional", ya que en este caso hay una acumulación de semillas durante la época seca y luego hay un porcentaje alto de semillas que germinan con las primeras lluvias. Por otro lado, los muestreos realizados en los distintas épocas del año, indican que existe una acumulación importante de banco de semillas en el suelo y que el tipo de banco de semillas podría clasificarse como "persistente", y del tipo III según Thompson y Grime (1979), quienes mencionan que la mayoría de las semillas

germinan una vez que llegan al suelo, pero que una pequeña porción se mantiene persistente hasta la próxima temporada de dispersión. El hecho de que exista una densidad considerable de semillas viables, ya sea en el período de pre o post-dispersión, es evidencia de que las semillas en el suelo puede durar hasta al próximo período de producción de semillas, es decir, que *H. appendiculatus*, siendo una especie pionera, tiene semillas con una longevidad ecológica prolongada (Martínez-Ramos, 1985).

La cantidad de semillas según la profundidad del suelo es variable dependiendo de las especies, el tipo de vegetación y el tipo de sustrato. Generalmente, la cantidad de semillas decrece a mayores profundidades del suelo, pero en algunos casos ocurre lo contrario (Garwood, 1989). En el estudio realizado con *H. appendiculatus* la disminución de la cantidad de semillas según la profundidad se observó en dos de los tres muestreos realizados, mientras que en el otro la densidad de semillas fue similar en las distintas profundidades. Probablemente, estos resultados se deben al hecho de que, una vez incorporados al suelo, la densidad de semillas se distribuye uniformemente en los 10 primeros centímetros por la acción de ciertos insectos que transportan las semillas a suelos más profundos (Garwood, 1989).

3.6. Conclusiones

En términos generales el banco de semillas post-dispersión fue mayor que el de pre-dispersión, pero fueron similares entre los distintos sitios regenerativos. La cantidad de semillas por unidad de superficie, en cualquiera de las épocas de muestreo, es mayor en el suelo que en la hojarasca, lo que sugiere que existe una reducción de semillas muy alta en la hojarasca o superficie del suelo por

germinación, depredación o remoción, y una acumulación de semillas latentes una vez incorporado al suelo.

Una vez que las semillas llegan al suelo, la germinación ocurre con las primeras lluvias; el período de germinación de semillas es de alrededor de 20 días. La germinación de semillas en claros y sitios sucesionales fue más alta que los sitios maduros, y donde la hojarasca aportó más que el suelo.

Una vez que las semillas caen al suelo, la velocidad con que se pierden las semillas latentes a través del tiempo es más lenta en los sitios maduros y sitios sucesionales, esto seguramente por el nivel reducido de luz, la hojarasca, o las reducidas fluctuaciones de temperatura en el piso del sotobosque. En cambio, la velocidad con que se pierden las semillas latentes en los claros y sucesionales fue más rápida. Por estas características, se puede decir que el banco de semillas de *Heliolepis appendiculatus* en este estrato (superficie del suelo) tiene una estrategia "transitoria estacional". En cambio, por los muestreos temporales que se realizaron en la hojarasca y en el suelo, el banco de semillas en el suelo parece ser del tipo "persistente" (Garwood, 1989). Según la clasificación de Thompson y Grime (1979) está determinado como tipo III, que significa que la mayor proporción de las semillas se pierde por germinación u otros factores, y una pequeña porción se incorpora al suelo y se mantiene latente por un período largo. La cantidad de semillas viables, en general, decrece con la profundidad del suelo, si bien en el período pre-dispersión la cantidad de semillas fue similar hasta los 10 cm.

3.7. Bibliografía citada

- Álvarez-Buylla, E. 1986. *Demografía y Dinámica Poblacional de Cecropia obtusifolia Bertol. (Moraceae) en la Selva Los Tuxtlas, México*. Tesis de maestría. UNAM. México, D.F. 180 Pág.
- Álvarez-Buylla, E. y M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia*. 84: 314-325.
- Bazzaz, F. A. 1990. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. En: Gómez-Pompa, A., T. C. Whitmore y M. Hadley (eds.). *Rain forest regeneration and management*. UNESCO y The parthenon publishing group. Pág. 91-118.
- Crawley, J. M. 1993. *GLIM for ecologists. Methods in ecology*. Blackwell Scientific Publications. 379 pág.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall.
- Garwood, N. 1989. Tropical soil seed banks: a review. En: M. A. Leck, V. T. Parker y R. L. Simpson (eds.). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, California. Pág. 149-209.
- Guevara, S. S. y A. Gómez-Pompa 1972. Seeds from surface soils in a tropical región of Veracruz, México. *Journal of the Arnold Arboretum*. 53: 312-335.
- Holthuljzen, A. M. A. y J. H. A. Boerboom. 1982. The Cecropia seedbank in the Surinam lowland rain forest. *Biotropica* 14(1): 62-68.
- Levin, A. D. 1990. The seed bank as a source of genetic novelty in plants. *The Amer. Nat.* 135(4): 563-572.
- Mabberley, D. J. 1992. *Tropical rain forest ecology*. Chapman and Hall, New York.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y

- S. del Almo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Alhambra Mexicana. 191-239 pág.
- Swalne, M. D., y T. C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Symington, C. F. 1933. The study of secondary growth on rain forest land sites in Malaya. *Malayan Forester* 2: 107-117.
- Thompson, K. y P. J. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*. 67: 893-921.
- Thompson, K. 1992. The functional ecology of seed banks. En: M. Fenner (ed.) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford, United Kingdom. Pág. 231-258.
- Uhl, C. y K. Clark. 1983. Seed ecology of selected amazon basin successional species. *Bot. Gaz.* 144(3): 419-425.
- Vázquez-Yanes, C. 1983. Estudios sobre ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda de México. En: A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. R. del Almo y C. A. Butanda. *Investigación sobre regeneración de selvas*. Editorial Continental. 3ra. Impresión. México, D.F. Pág. 279-387.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1985. Posibles efectos del microclima de los claros de la selva, sobre la germinación de tres especies de árboles pioneros: *Cecropia obtusifolia*, *Heliconia donnell-smithii* y *Piper auritum*. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Almo (eds.). *Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. De. Alhambra Mexicana. Pág. 241-253
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 69-87.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. En: M. M. Caldwell y R. W. Pearcy (eds.). *Exploitation of*

environmental heterogeneity by plants. Ecophysiological processes above- and belowground. Academic Press, Inc. Pág. 209-236.

Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1995. Physiological ecology of seed dormancy and longevity. En: *S. Mulkey, R. Chazdon y A. Smith (eds.). Tropical forest plant ecophysiology.* Chapman and Hall. New York. Pág. 535-558

Whitmore, T. C. 1983. Secondary succession from seed in Tropical Rain Forest. *Forestry Abstracts, Review.* 44 (12): 767-779.

Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two mayor groups of forest trees. *Ecology.* 70(3): 536-538.

CAPITULO IV

Germinación de semillas de *Heliocarpus appendiculatus* en la selva de los Tuxtlas, México

4.1 Introducción

Las semillas representan una de las fases más importantes dentro del ciclo de vida de las plantas (Bazzaz, 1990). Ellas desempeñan un papel fundamental en la regeneración de las poblaciones de plantas con reproducción sexual. La germinación es un componente muy importante dentro de la biología de las semillas y está condicionada tanto por las características del ambiente (p.ej., humedad, luz, y temperatura), como por las características intrínsecas de las semillas (p.ej., mecanismos de latencia, características anatómico-morfológicas, presencia de compuestos químicos; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; 1995).

Los árboles tropicales por su requerimiento en condiciones para germinar y establecerse como plántulas, pueden dividirse en dos grupos (*sensu* Swaine y Whitmore, 1988; Whitmore, 1989: a) aquellos que pueden germinar y establecerse en las condiciones de sombra imperante bajo el dosel del bosque (especies "clímax" o "no pioneras"), y b) los que pueden germinar sólo en sitios abiertos (especies "pioneras").

Por lo general, las semillas de las especies pioneras tropicales tienen latencia forzada, lo que quiere decir que el proceso germinativo generalmente se inicia al activarse el fitocromo (en semillas fotoblásticas) por los cambios de la relación Rojo/Rojo lejano en la calidad de luz que llega al piso del bosque, o bien por las fluctuaciones temperatura en el suelo (semillas termoblásticas; Bazzaz, 1979; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1995).

En condiciones naturales los cambios ambientales de luz y temperatura a nivel del suelo del bosque se dan por la formación de claros en el dosel. Estos claros aparecen con la caída de árboles o parte de ellos (Brokaw, 1982). Se sabe que

las semillas de algunas especies clasificadas como pioneras, tales como *Cecropia obtusifolia* (Moraceae), *Piper auritum* (Piperaceae) y *Helicarpus donnell-smithii* (Tiliaceae), la germinación está regulada por mecanismos fisiológicos fotoblásticos o termoblásticos (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1985; 1993). Sin embargo, poco se conoce sobre la medida en que la germinación de las semillas de árboles pioneros varía entre los diferentes ambientes regenerativos naturales del bosque, y el grado en que la germinación de estas semillas varía dependiendo de su identidad familiar. Por un lado, el análisis de la variación de la germinación entre fases regenerativas puede ayudar a evaluar si el criterio de clasificación de árboles pioneros (*sensu* Swaine y Whitmore, 1988; Whitmore, 1989) es correcto. Por otro lado, el análisis de la variación de la germinación entre familias genéticas puede aportar información importante al entendimiento de los componentes que han participado en la evolución del ciclo de vida y de las características germinativas de estos árboles.

El propósito de esta parte del trabajo fue explorar algunos aspectos sobre la germinación de las semillas de *Helicarpus appendiculatus*, en condiciones de campo y de invernadero. En este capítulo, se dan respuestas a las siguientes preguntas: ¿Cuál es el nivel de variación en la cantidad y calidad de semillas por fruto entre diásporas provenientes de diferentes individuos, es decir entre diferentes familias genéticas? ¿Es cierto que *H. appendiculatus*, una especie clasificada como pionera tiene semillas que germinan sólo en claros ?

4.2. Metodología

Los experimentos correspondientes a este capítulo fueron realizados en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México (ver mayores detalles en el capítulo 2). Las pruebas de germinación, se hicieron con semillas y/o

frutos provenientes de 10 individuos femeninos de *Helicarpus appendiculatus*, situados en distintos lugares del bosque en la Estación.

Número de semillas por fruto

En 1996 se colectó una cantidad grande de frutos (> 5,000) de cada uno de los 10 individuos en la época de máxima dispersión. Estos frutos se colocaron en bolsas de papel y se introdujeron a un cuarto de secado con una temperatura de alrededor de 30° C por un lapso de cuatro días. De cada individuo se seleccionaron 100 frutos al azar y se contó el número de semillas por fruto. A este conjunto de semillas colectadas del mismo árbol las consideramos como una familia genética, debido que comparten un mismo origen materno. Debido al sistema reproductivo gimnodioico de *Helicarpus appendiculatus*, con entrecruzamiento casi obligado, las semillas de un mismo árbol pueden ser medios hermanos (si el polen proviene de diferentes progenitores masculinos) o hermanos completos (si el polen proviene de un mismo progenitor o bien del mismo árbol, en el caso de aquellos con flores hermafroditas).

Germinación en invernadero

Para evaluar la variación en la germinación entre semillas provenientes de los 10 individuos, se seleccionaron 200 semillas por individuo provenientes de frutos seleccionados al azar. Un ensayo preliminar mostró que el porcentaje y la velocidad de germinación no se modifica si las semillas se encuentran desnudas o dentro del fruto (Mostacedo, *dat. no publ.*). Las semillas se sembraron en agar bacteriológico para su germinación, repartidas en cuatro cajas de Petri (50 semillas por caja) las cuales se colocaron en un invernadero en la misma estación de Los Tuxtlas. El invernadero consiste en una estructura metálica cubierta con una malla fina de

plástico de 2 mm de abertura, situado en un sitio abierto, con condiciones microambientales semejantes al de un claro natural grande dentro de la selva. De acuerdo con Paz *et al.* (*com. pers.*), las condiciones de este invernadero a cielo abierto en el mes de febrero de 1993 fueron: 33 ± 0.8 °C de temperatura máxima y 22.9 ± 1.8 °C de temperatura mínima, 108.8 ± 7.17 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ de radiación solar y 1.23 ± 0.05 de relación Rojo/Rojo lejano. La germinación de las semillas se evaluó cada 3 o 4 días, durante un período total de 18 días.

Germinación de semillas en condiciones de campo

Para evaluar si la germinación de semillas de *H. appendiculatus* varía entre diferentes fases regenerativas se emplearon los mismos nueve sitios experimentales (tres sitios en claros, tres sitios sucesionales y tres sitios maduros) utilizados para el estudio de la lluvia y el banco de semillas (para detalles de estos sitios ver capítulos 2 y 3 de esta tesis). Las semillas utilizadas para este experimento se extrajeron de un conjunto de frutos provenientes de 10 individuos femeninos. En cada sitio de estudio las semillas se sometieron a dos experimentos: 1) para evaluar la germinación de las semillas bajo las condiciones naturales del suelo, se sembraron semillas secas en pequeñas macetas de malla de plástico (con abertura de 0.5 x 1.0 cm y de 10 cm de diámetro y altura) con suelo esterilizado (ver detalles del proceso de esterilizado, en el capítulo, 2) éstas macetas se enterraron en cinco puntos distribuidos al azar en cada sitio. En cada punto, se colocaron cuatro macetas con 25 semillas en cada una y una maceta sin semillas que sirvió para controlar la ocurrencia de semillas contaminantes al experimento. Las macetas estuvieron cubiertas por una malla de 1 x 1.5 m colocada a un metro por encima del suelo, para evitar la contaminación externa de semillas. La germinación se evaluó aproximadamente cada semana durante 40 días. 2) Para evaluar la germinación en condiciones aisladas del entorno ecológico natural de las semillas, sólo sujetas a la

acción del ambiente de temperatura y luz imperantes a nivel del suelo, las semillas experimentales se sembraron en cajas de Petri con agar. Estas cajas se colocaron en los mismos sitios y puntos de evaluación del experimento anterior. En cada punto se colocaron dos cajas de Petri con 25 semillas cada una, envueltas en una bolsa de plástico para evitar la pérdida de humedad. La germinación se evaluó cada tres días, durante nueve días, hasta que el número de semillas acumuladas se mantuvo constante. Ambos experimentos se hicieron coincidir con el período de máxima germinación natural de las semillas en el bosque, la cual ocurrió entre finales del período de sequía e inicio del período principal de lluvias (*i.e.*, finales de mayo, 1996).

4.3. Análisis de datos

Para evaluar el nivel de variación existente entre las diez familias de semillas estudiadas, tanto en el número de semillas por fruto como en el porcentaje final de germinación, se emplearon análisis de devianza de una sola vía, siguiendo el protocolo del programa GLIM 3.77 (Royal Statistical Society, 1986). Para el caso del número de semillas por fruto se asumió un error de tipo Poisson y una función de ligamiento logarítmica, en tanto que para la proporción final de semillas germinadas se asumió un error binomial y una función de unión logística, siguiendo las indicaciones de Crawley (1993).

Se ajustó un modelo no lineal de tipo logístico a los valores acumulados de la proporción de semillas germinadas como función del tiempo. El modelo ajustado tuvo la forma: $y = c/(1+a \cdot \exp(-bx))$, donde x representa el número de días transcurridos a partir de la siembra, a es un parámetro de forma de la función, b es un parámetro indicativo de la tasa de acumulación de la proporción de semillas germinadas y c es un parámetro indicativo de la máxima proporción de germinación.

Con el fin de cumplir con el requisito de normalidad por el modelo en la variable y , previo al ajuste, los valores de la proporción de semillas se transformaron a valores arcoseno de la raíz de la proporción. Para evaluar diferencias significativas entre los tres tipos de parches regenerativos, se hicieron comparaciones pareadas para los parámetros b y c mediante pruebas de "t-student". Estos análisis se realizaron por separado para las semillas dispuestas en el suelo y para las colocadas en las cajas de petri.

4.4. Resultados

Globalmente, la mediana del número de semillas por fruto fue de 1.8. Entre los 1,000 frutos analizados, la variación de este atributo fue notable ya que osciló entre 1 y 4 semillas por fruto, con un coeficiente de variación del 38%. Más del 90% de los frutos tuvieron una o dos semillas y sólo el 2% tuvo cuatro (Figura 4.1).

El análisis de devianza detectó diferencias significativas en el número de semillas por fruto entre las diez familias analizadas ($\chi^2 = 20.9$, g.l. = 9, $P < 0.05$). El porcentaje de la devianza total explicado por la identidad familiar fue del 9%. Se encontraron dos familias (familias # 7 y 8) con valores extremos, que fueron significativamente diferentes entre sí (Figura 4.1). En una de estas familias, el 80% de los frutos tuvo solo una semilla (familia #7), mientras que en la otra más del 70% de los frutos tuvo más de una semilla (familia #8). Ocho familias fueron estadísticamente iguales. Tres de ellas no difirieron de la familia de menor valor y cinco fueron similares a la familia con el valor más alto. Al parecer, entre los árboles existió una variación continua en este atributo.

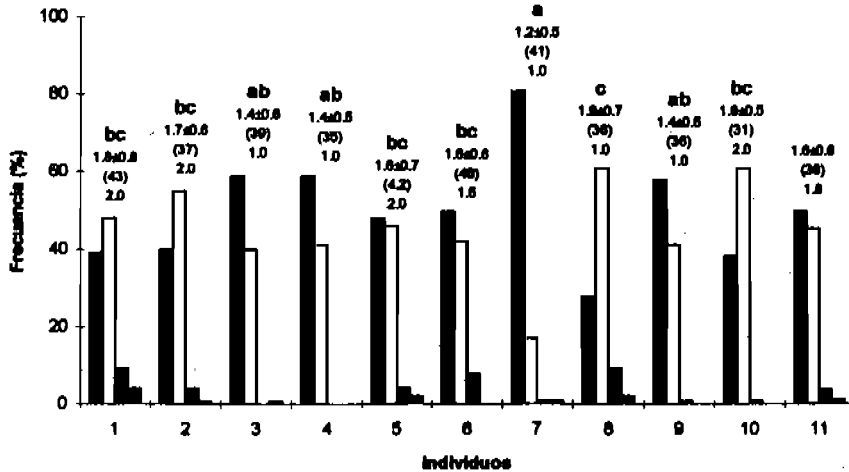


Figura 4.1. Frecuencia del número de semillas por fruto en 10 familias genéticas del árbol pionero *H. appendiculatus*. Las diferentes letras indican diferencias significativas entre familias ($P < 0.05$) obtenidas por un análisis de devianza y una prueba de "t" pareadas. Los números encima de las barras, en forma descendente son: promedio de número de semillas por fruto \pm error estandar, porcentaje de coeficiente de variación (números en paréntesis), y mediana del número de semillas por fruto. El individuo # 11 es el promedio general de los 10 individuos. Frecuencia: (■) una semilla por fruto, (□) dos semillas por fruto, (▒) tres semillas por fruto, y (■) cuatro semillas por fruto.

En conjunto, se obtuvo un 72.9% (e.e.=0.01%) de germinación total en las 2000 semillas de *Heliocarpus appendiculatus* sembradas en el invernadero. El máximo de germinación se alcanzó a los 10 días después de la siembra, aunque a los cuatro días ya había germinado un porcentaje considerable (Figura 4.2).

El porcentaje de germinación fue heterogéneo entre las familias, variando entre ellas hasta en 16 veces a un mismo tiempo (Figura 4.2). El análisis de devianza detectó diferencias significativas en el porcentaje de germinación entre familias ($X^2 = 308.2$, g.l.= 9, $P < 0.001$). La identidad familiar explicó el 78% de la devianza total. El valor de germinación se mantuvo muy similar entre las cuatro réplicas en la mayoría de las familias, excepto para dos (familias #6 y #10). Se detectaron tres

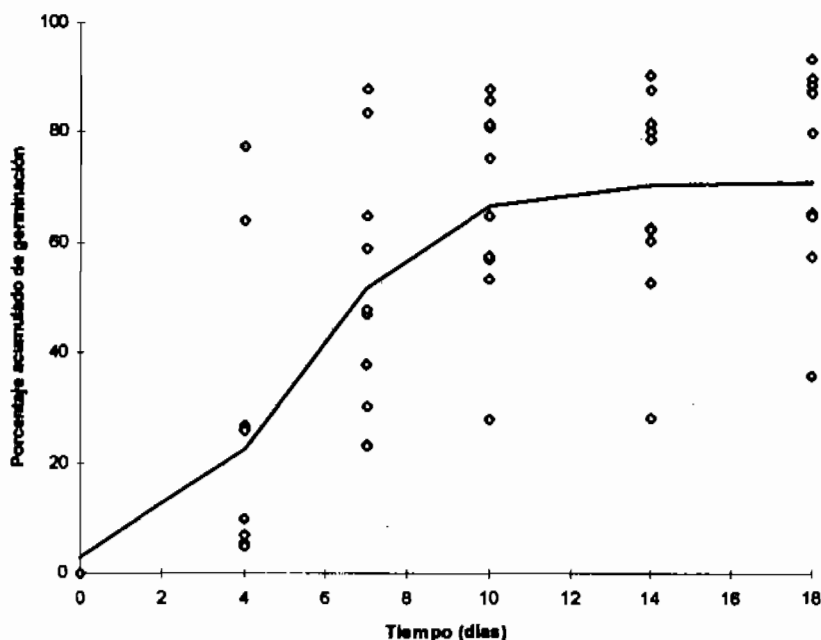


Figura 4.2. Velocidad de germinación de semillas de *H. appendiculatus* bajo condiciones de invernadero. La curva está ajustada a un modelo no lineal logístico del tipo : $y = 71/(1+22.9 \cdot \exp(-0.59x))$, $r^2 = 0.67$, $P < 0.05$.

grupos de familias significativamente diferentes (Figura 4.3). Una familia presentó un valor bajo de germinación, cinco familias presentaron valores intermedios y cuatro más, valores altos.

La velocidad de germinación de las semillas dentro de la selva fue muy rápida. Dentro de las cajas de Petri, el porcentaje máximo de germinación se alcanzó en tan sólo tres días, mientras que en suelo de la selva en seis días (Figura 4.4). La capacidad de germinación en la selva fue menor que en el invernadero y varió dependiendo de la condición de germinación y del tipo de parche. En las cajas de Petri se obtuvo 39% (e.e. = 0.1%) de germinación total, mientras que en el suelo solo se obtuvo un 15% (e.e. = 0.1%). Considerando las semillas sembradas en las

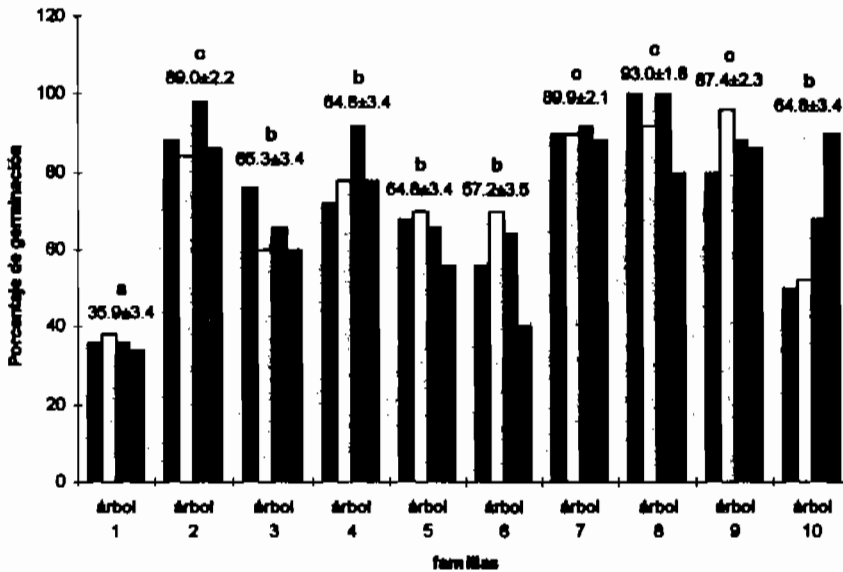


Figura 4.3. Germinación de semillas de *H. appendiculatus* de diez familias genéticamente distintas. Familias con letras distintas, indican que son diferentes estadísticamente ($P < 0.05$) mediante un análisis de devianza y una prueba de "T" pareadas. Los valores debajo de las letras son los promedios \pm error estándar, y las distintas barras muestran la variación de germinación dentro de cada individuo o familia (4 réplicas).

cajas de Petri, el porcentaje total de germinación fue significativamente diferente entre los tres tipos de parches; en los claros ocurrió la mayor germinación (52%) y en los sitios maduros la menor (27%; Figura 4.4). En el suelo, la germinación total fue igual en los claros y sitios sucesionales (17%) y significativamente mayor que la registrada en los sitios maduros (10%). En las condiciones del suelo, el nivel de germinación fue variable entre los tres claros y sobre todo entre los sitios sucesionales. En los tres sitios maduros la germinación total fue semejante (Figura 4.4). En la velocidad de germinación entre los tres tipos de parches, estadísticamente, no se encontraron diferencias significativas.

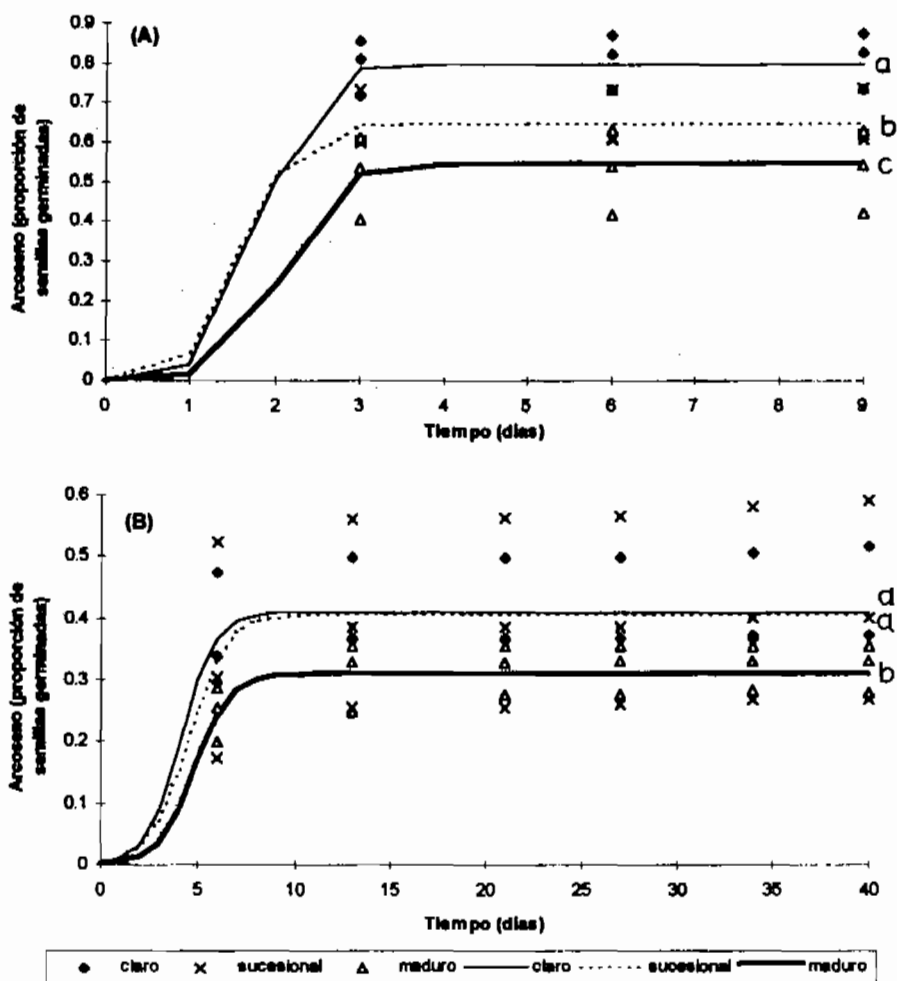


Figura 4.4. Arcoseno de la proporción de germinación de semillas de *H. appendiculatus* en tres tipos de parche del bosque tropical perennifolio de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Cada punto representa el promedio de semillas germinadas en cada sitio de estudio. (A) Semillas sembradas en cajas de Petri; claro: $y = 0.80/(1+561 \cdot \exp(-3.44x))$, $r^2 = 0.95$, $gl=(3,7)$, $P<0.001$; sucesional: $y = 0.65/(1+271 \cdot \exp(-3.47x))$, $r^2 = 0.92$, $gl=(3,7)$, $P<0.001$; maduro: $y = 0.55/(1+861.6 \cdot \exp(-3.26x))$, $r^2 = 0.74$, $gl=(3,7)$, $P<0.001$. (B) Semillas sembradas en el suelo; claro: $y = 0.41/(1+126 \cdot \exp(-1.17x))$, $r^2 = 0.66$, $gl=(3,16)$, $P<0.001$; sucesional: $y = 0.41/(1+106 \cdot \exp(-1.03x))$, $r^2 = 0.35$, $gl=(3,16)$, $P<0.001$; maduro: $y = 0.31/(1+225 \cdot \exp(-1.12x))$, $r^2 = 0.83$, $gl=(3,16)$, $P<0.001$. Las letras distintas (a, b, c) indican diferencias entre los totales acumulados de germinación ($p<0.05$) mediante una prueba de "t".

Discusión

Efecto familiar en atributos de frutos y semillas

La cantidad de semillas contenidas en un fruto afecta el material de propagación con la que cuenta una planta. A su vez, esta disponibilidad se refleja en la cantidad de semillas presentes tanto en la lluvia como en el banco de semillas. No se tenían datos exactos sobre la variabilidad del número de semillas en los frutos de *Hellicarpus appendiculatus*. Ibarra-Manríquez (1985) menciona que los frutos de esta especie tienen solo 2 semillas, aunque posteriormente Sánchez-Garfías *et al.* (1991) citan que *Hellicarpus* spp. puede tener entre 2 y 4 semillas por fruto. En este estudio se pudo verificar que existe una gran variación del número de semillas dependiendo de los individuos que lo producen, y que puede oscilar entre 1 y 4 semillas por fruto. Recordemos que los resultados que se tiene en esta oportunidad son provenientes de frutos analizados que fueron colectados en la época de máxima fructificación; pero, los resultados de otro estudio indican que puede haber una variación temporal muy marcada en la relación semilla/fruto (Capítulo 2)..

La notable variación detectada en el número de semillas por fruto y en la probabilidad de germinación de las semillas entre las familias genéticas analizadas, puede deberse a varias fuentes, complementarias o excluyentes. Por un lado, a factores endógenos relacionados con atributos de la planta madre, tales como la edad de los árboles y la velocidad con que maduran en el árbol los frutos y semillas. Por otro lado, a factores exógenos relacionados con variables ambientales que pueden afectar el rendimiento reproductivo de las plantas maternas y la calidad de las semillas producidas, tales como recursos nutritivos, lumínicos y del suelo (Orozco-Segovia *et al.*, 1993). Tampoco se descarta la posibilidad de que éstas variaciones

entre individuos pueda deberse a la variación en la eficiencia de polinización de las flores en cada individuo. Finalmente, la variación entre familias pudo deberse a una fuente genética. Si este fuese el caso, es posible que pueda existir algún grado de variabilidad genética sobre la cual pueden operar presiones selectivas en el número de semillas por fruto y en la probabilidad de germinación de las semillas. De estos dos componentes, la probabilidad de germinación tuvo un mayor grado de variación asociado al origen familiar, por lo que posiblemente podría encontrarse en ella una fuente de variación genética importante para la población de *Heliocarpus appendiculatus* en Los Tuxtlas. La germinación variable en las cuatro réplicas de la mayoría de las familias en el invernadero (Figura 4.3) puede ser un indicativo más de un posible componente genético que controla la viabilidad de semillas de *H. appendiculatus*.

Características germinativas de las semillas en el suelo de la selva.

El presente estudio muestra que la velocidad de germinación de las semillas depositadas sobre la superficie suelo es muy rápida. Este resultado refleja la prontitud con que se disparan los mecanismos germinativos una vez que las semillas llegan al suelo y ocurren los estímulos apropiados (Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1993). Posiblemente, el ambiente más húmedo de las cajas de petri, que el imperante sobre el suelo de la selva, favoreció una velocidad de germinación más rápida. La latencia forzada de las semillas de *Heliocarpus appendiculatus* parece estar condicionada por el ambiente que experimentan dentro del suelo, más que por el ambiente que impera en la superficie del suelo. Posiblemente, debido a esto, la germinación de las semillas en algunos claros y sitios sucesionales fue similarmente baja como en los sitios maduros. Se ha mostrado que la hojarasca puede impedir la germinación de semillas de especies pioneras aún cuando la calidad de luz y temperatura por encima del suelo sean adecuadas (Vázquez-Yánes y Orozco-

Segovia, 1992). Así, la hojarasca o la estructura de la vegetación del sotobosque pueden constituir barreras para la germinación de semillas de plantas heliófitas, aún en sitios abiertos de la selva.

La germinación potencial en condiciones de campo, registrada en las cajas de Petri, fue más alta que aquella registrada directamente en el suelo. Esta diferencia puede explicarse por la incidencia de diversos factores que actúan sobre las semillas en el suelo, tales como depredadores y patógenos, factores inhibitorios de la germinación y remoción activa de las semillas por dispersores secundarios o depredadores. Posiblemente también, hubieron errores en la evaluación de la germinación de las semillas sembradas directamente en el suelo, ya sea porque no estuvieron visibles o porque las plántulas resultantes fueron depredadas. Los porcentajes de semillas germinadas para la especie congénere *H. donnell-smithii* (Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1985), en cajas de Petri, fueron similares en claros (62%) y sitios maduros (25%) a los que se obtuvieron en este estudio para *H. appendiculatus*.

Germinación de *Hellocarpus appendiculatus* en el mosaico de regeneración natural de la selva

La mayoría de las semillas de especies pioneras tropicales tienen una latencia forzada que, en general, es eliminada por cambios ambientales bruscos dentro de la selva; éstos cambios pueden ser generados por la formación de claros que permiten una entrada de mayor cantidad de luz hasta la superficie del suelo, o permiten que exista una mayor fluctuación de temperatura del suelo dentro del claro. Estos cambios pueden activar a los sensores de germinación o romper la testa dura de las semillas para permitir la entrada de la humedad (Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1994; 1995). La germinación de *H. appendiculatus*, ocurrió en todos los parches

regenerativos de la selva, aunque fue mayor en los claros y sitios sucesionales que en los sitios maduros.

Es raro que las semillas de especies pioneras puedan germinar en parches maduros, como sucedió con *H. appendiculatus*, ya que la disponibilidad de luz en estos sitios fue mínima (<2%) y la variación de temperatura media muy reducida (<2°C; Mostacedo, *datos no publ.*). En condiciones de laboratorio, para *H. donnell-smithii*, se determinó que la germinación es reducida a temperaturas constantes y para tener una germinación elevada se requiere de una variación de temperatura en el suelo de entre 7 y 10°C como mínimo (Mabberley, 1992; Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1985).

El presente estudio indica que para el caso de *H. appendiculatus* una especie considerada típica de las pioneras, la clasificación de árbol pionero, que solo toma en cuenta la germinación limitada a los claros (*sensu* Swaine y Whitmore, 1988) no es aplicable. En todo caso, este árbol tiene una tendencia a germinar preferencialmente en los claros. Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1990) encontraron que *Cecropia obtusifolia*, un árbol tipificado como pionero, también presenta germinación preferencial en los claros y no limitada en absoluto en sitios maduros. Sin embargo, aunque en el parche maduro el porcentaje de germinación de *H. appendiculatus* fue considerable, ninguna de las plántulas emergidas sobrevivieron más de un mes (Mostacedo, *dat. no publ.*). Lo mismo se encontró para *C. obtusifolia* (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992). Por lo tanto, como ya fue planteado por otros autores (Martínez-Ramos y Samper, 1998), la limitación más fuerte que tienen los árboles pioneros para establecerse en el bosque cerrado es su dependencia a los claros para sobrevivir como plántulas más que su dependencia para germinar en estos sitios.

4.6. Conclusiones

El número de semillas por fruto de *H. appendiculatus* es muy variable dependiendo de los individuos que lo producen; en la época máxima de fructificación su mediana está cercana a 2 y oscila entre 1 y 4 semillas por fruto. El número de semillas por fruto y el porcentaje de germinación en condiciones de invernadero variaron entre familias de semillas, indicando posibles fuentes ambientales y/o genéticas presentes en estos atributos. La germinación en condiciones de invernadero fue más alta que en condiciones de campo, aunque en cajas de Petri, la velocidad de germinación fue más rápida.

La germinación de semillas de *H. appendiculatus* no se encontró restringida a los claros. La germinación ocurre en todos los parches regenerativos aunque preferentemente en los claros. Por lo tanto, esta especie no puede ser clasificada como pionera según la clasificación establecida por Sawine y Whitmore (1988). Al parecer, la sobrevivencia estricta de las plántulas en los claros más que la germinación de las semillas puede servir como un mejor criterio de clasificación de los árboles pioneros.

4.7. Bibliografía consultada

- 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-Buylla y M. Martínez-Ramos. 1992. The demography of a neotropical pioneer tree: an evaluation of the pioneerclimax paradigm. *Journal of Ecology* 80: 275-290.
- Brokaw, N. V. L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14(2): 158-160.

- Bazzaz, F. A. 1979.** The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351-3371.
- Bazzaz, F. A. 1990.** Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. En: *Gómez-Pompa, A., T. C. Whitmore y M Hadley (eds.). Rain forest regeneration and managements.* UNESCO y The Parthenon Publishing Group. Pág. 91-118.
- Clark, D. B. 1990.** The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forests. En: *K. Bawa y M. Hadley (eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants.* Man and the biosphere series: vol. 7. The Parthenon Publishing Group Inc. Pág. 291-315.
- Crawley, J. M. 1993.** *GLIM for ecologists. Methods in ecology.* Blackwell Scientific Publications. 379 pág.
- Garwood, C. N. 1990.** Ciclo estacional de germinación de semillas en un bosque semicaducifolio tropical. En: *E. G. Leigh, Jr., A. Stanley R. y D. M. Windsor (eds.). Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo.* Smithsonian Tropical Research Institute. Pág. 243-255.
- Ibarra-Manríquez, G. 1985.** *Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México.* Tesis (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 264 pág.
- Mabberley, D. J. 1992.** *Tropical rain forest ecology.* Chapman and Hall, New York.
- Martínez-Ramos, M. y C. Samper, K. 1998.** Tree life history patterns and forest dynamics: a conceptual model for the study of plant demography in Patchy environments. *Journal of Sustainable Forestry* 6(1/2): 85-125.
- Orozco-Segovia, Sánchez-Coronado y Vázquez-Yanes. 1993.** Effect of maternal light environment on seed germination in *Piper auritum*. *Functional Ecology* 7: 395-402.

- Sánchez-Garfías, B., G. Ibarra-Manríquez y L. González-García. 1991. Manual de identificación de frutos y semillas anemócoros de árboles y lianas de la Estación "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Cuadernos 12*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 86 pág.
- Swaine, M. D., y T. C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Vázquez-Yánes, C. y A. Orozco-Segovia. 1985. Posibles efectos del microclima de los claros de la selva, sobre la germinación de tres especies de árboles pioneros: *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus donnell-smithii* y *Piper auritum*. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Almo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Editorial Alhambra Mexicana. México. Pág. 241-253.
- Vázquez-Yánes, C. y A. Orozco-Segovia. 1992. Effects of litter from a tropical rainforest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. *Tree Physiology* 11: 391-400.
- Vázquez-Yánes, C. y A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 69-87.
- Vázquez-Yánes, C. y A. Orozco-Segovia. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. En: M. M. Caldwell y R. W. Pearcy (eds.). *Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Ecophysiological processes above- and belowground*. Academic Press, Inc. Pág. 209-236.
- Vázquez-Yánes, C. y A. Orozco-Segovia. 1995. Physiological ecology of seed dormancy and longevity. En: S. Mulkey, R. Chazdon y A. Smith (eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and Hall. New York. Pág. 535-558
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two mayor groups of forest trees. *Ecology*. 70(3): 536-538.

CAPITULO V

Discusión y conclusiones generales

5.1. Dinámica de semillas

El banco y lluvia de semillas, dos componentes muy importantes en la regeneración de plantas, están muy relacionados temporalmente. Como el período de dispersión de diásporas de *Heliocarpus appendiculatus* es anual (3-4 meses/año; *sensu* Newstrom *et al.*, 1994), la lluvia de semillas llegan a un punto pico cuando la especie está en su máxima producción de frutos. Al final del período de fructificación, la lluvia de semillas se reduce notablemente, pero el banco de semillas, por la gran cantidad aportada por la lluvia de semillas, llega a su densidad máxima de acumulación en la hojarasca. Inicialmente, en este punto el banco puede reducirse solo por depredación, puesto que las pérdidas por germinación son más altas con las primeras lluvias que se inician a comienzos de Junio.

La densidad de semillas post-dispersión presente en la hojarasca se correlaciona estrechamente de manera positiva con la lluvia de semillas ($r=0.97$, $gl=8$, $P<0.01$). Esta correlación puede explicarse si se considera que cuando las semillas caen al suelo se mantienen dentro del fruto, sobre la hojarasca, y pueden incorporarse paulatinamente al suelo cuando se produce la descomposición de la envoltura membranosa del fruto. Si el proceso de incorporación ocurre en períodos de tiempo prolongados (por ejemplo, en varios meses), entonces puede esperarse que no exista una correlación entre la densidad de semillas en el suelo y la lluvia de semillas tal como se encontró en este estudio ($r=0.037$, $gl=8$, $P>0.05$). Al parecer, las semillas sobrevivientes que se incorporan al suelo, pueden permanecer latentes por un periodo relativamente largo. Este proceso puede permitir que exista una acumulación importante de semillas de diferentes cohortes en el banco de semillas.

En la Figura 5.1 se puede observar el tipo de distribución existente para el número de semillas por trampa, obtenidas tanto para el banco de semillas, como para

la lluvia de semillas. Por otro lado, en el Cuadro 5.1 se tiene el número de las semillas viables por unidad de superficie, tanto del banco de semillas (pre y post-dispersión), como de la lluvia de semillas. La mediana y el promedio de semillas viables para cada uno de los sitios muestra la gran variabilidad de semillas viables existentes en cada sitio y tipo de parche. Hay que aclarar que en la lluvia de semillas, solo se tomaron en cuenta las semillas viables, y para ello se multiplicó la proporción de viabilidad por el número total de semillas que cayeron en cada sitio (ver Cuadro 2.3.). Los valores totales de la mediana y el promedio son aquellos obtenidos tomando en cuenta los tres sitios en conjunto para cada parche. En la Figura 5.2 se observa el flujo numérico de semillas entre una y otra fase dentro de la dinámica de semillas. Este diagrama es general y se utilizó toda la información obtenida en los capítulos 2-4, y es parte y complemento del Cuadro 5.1.

Las medianas no indican ningún patrón en el flujo de semillas entre el banco y lluvia de semillas, aunque comparando con los promedios, nos dan la idea de que los datos tienen una distribución agregada. La distribución agregada de los datos se puede observar mejor en la Figura 5.1. Los valores del coeficiente de dispersión nos indican que tan agregadas o uniformes están las semillas en este caso; valores mayor a uno indican una distribución agregada, valores igual a uno indican una distribución uniforme (distribución Poisson), y valores menor a uno indican que tienen una distribución aleatorizada (distribución normal).

La lluvia de semillas tiene mayor agregación que los obtenidos para el banco de semillas; aunque también, en términos generales hay mayor agregación en la hojarasca que en el suelo. Similar resultado se encontró en *Cecropia obtusifolia* para la lluvia de semillas (Álvarez-Buylla, 1986; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1986). Esto sugiere que la lluvia de semillas está afectada por la cercanía de un punto hacia los árboles reproductores; es decir, mientras más cerca esté un punto de

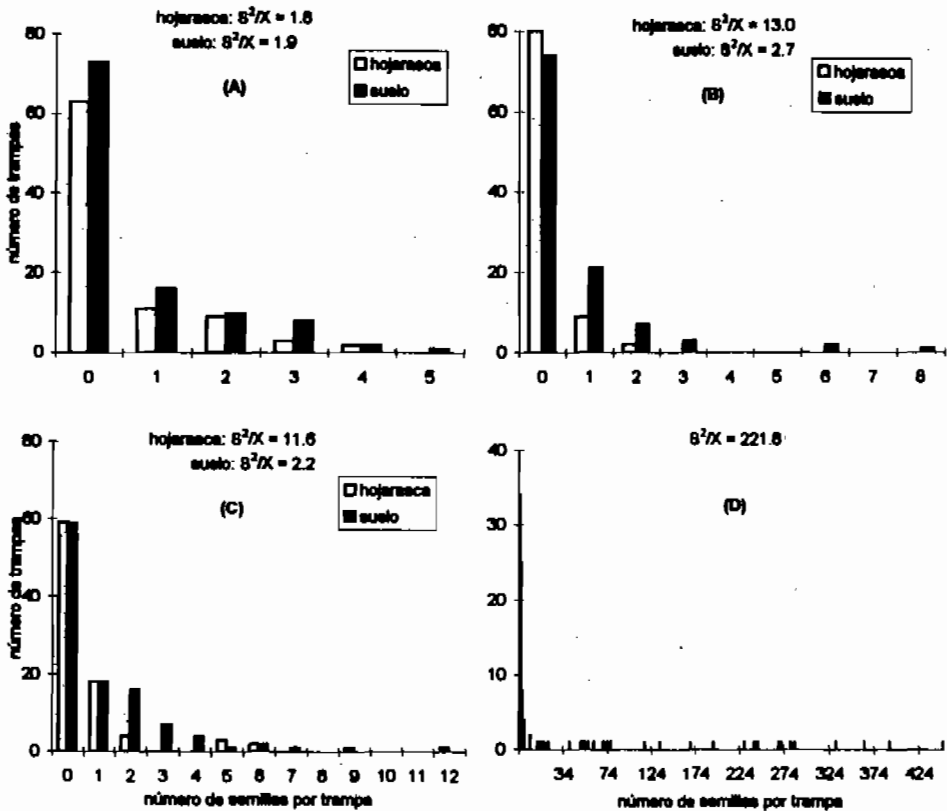


Figura 5.1. Distribución de frecuencias del número de semillas de *H. appendiculatus* por trampa del banco y lluvia de semillas, en el bosque de Los Tuxtlas, México. A y B = banco de semillas predispersión en 1996 y 1997, respectivamente, C = banco de semillas post-dispersión en 1996, y D = lluvia de semillas en 1996. S^2/X , es el coeficiente de dispersión.

un árbol reproductor, tendrá mayor densidad de semillas, y viceversa. Una vez que las semillas llegan al suelo, esta distribución agregada se mantiene en el estrato de la hojarasca, pero a niveles más bajos que el de la lluvia de semillas; la depredación en los sitios donde existe mayor densidad de semillas, pudo ser la causa del por qué hubo una distribución menos agregada. Al parecer, la dispersión secundaria ya sea, por la acción de las aguas de lluvia o por algunos animales, permite que las semillas tengan una distribución más uniforme, cuando éstas se incorporan al suelo.

Con la finalidad de explorar de como sería la dinámica del banco de semillas, se utilizó los promedios para cada sitio, porque es el parámetro que mejor refleja esta dinámica (a pesar de que hay una sobreestimación en la densidad de semillas), por tanto una parte de la discusión estará basada en estos valores. En los resultados mostrados en el Figura 5.2 y Cuadro 5.1 se puede observar que la lluvia de semillas aumentó la densidad de semillas en el suelo, aunque este patrón no se encontró en todos los sitios, posiblemente por la distribución agregada con la que caen las semillas al suelo. En el muestreo de post-dispersión, en algunos sitios hubo más semillas viables a lo esperado, y en otros sitios fue menor al muestreo de pre-dispersión. Esto sugiere que la variación espacial del banco de semillas es muy amplia.

Por otro lado, se puede notar que en todas las épocas de muestreo hubo mayor cantidad de semillas en el suelo que en la hojarasca (ver también Figura 3.1). También se puede constatar que hay cierta tendencia de un aumento en el banco de semillas post-dispersión por el efecto de la lluvia de semillas. Al contrario, hay una tendencia hacia la disminución de semillas viables en el suelo desde la época de post-dispersión hacia la de pre-dispersión, aunque en los sitios maduros del bosque esta tendencia no es clara. El hecho de que un porcentaje alto de semillas se mantiene latente en los sitios maduros, puede ser la razón del por qué no hay tanta diferencia en el banco de semillas, entre las dos épocas de muestreo.

Analizando los datos del banco de semillas, al parecer la entrada y salida de semillas que hay en el suelo, es más notoria en los claros que en los demás parches; aunque los datos de lluvia de semillas indican que hay mayor entrada de semillas en sitios donde hay mayor influencia de la cercanía de los individuos reproductores, sin importar el tipo de parche.

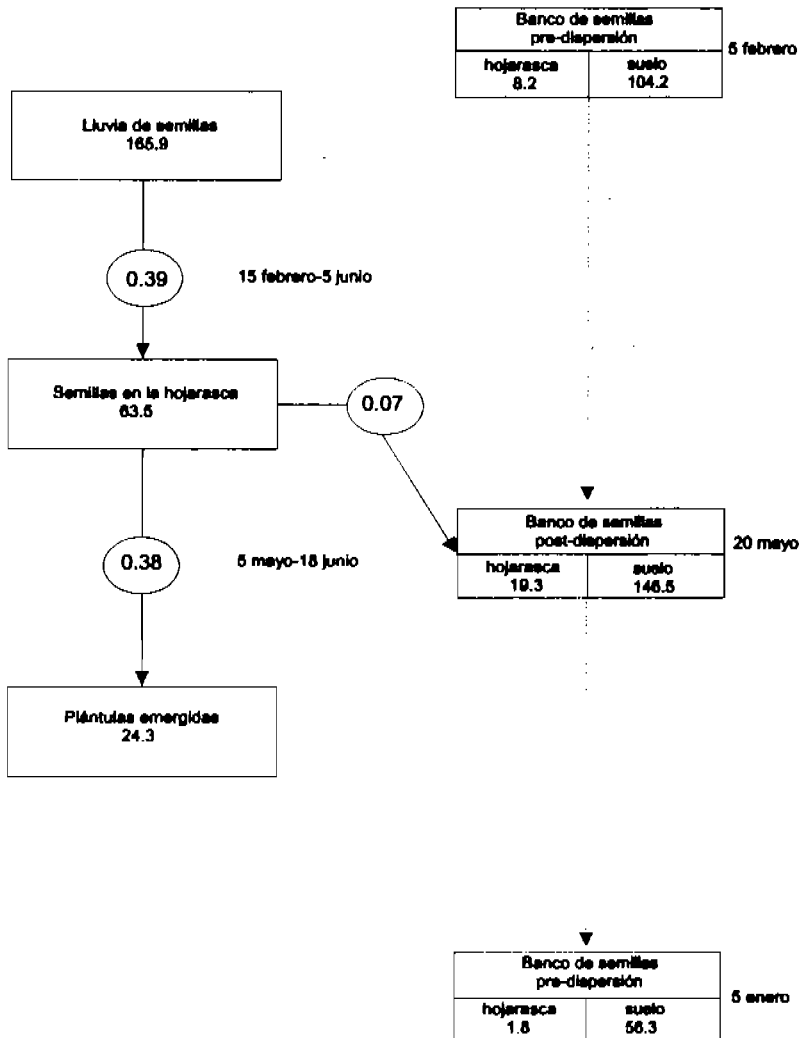


Figura 5.2. Flujo numérico de la dinámica de semillas de *H. appendiculatus* en la selva de Los Tuxtlas, México. Los números dentro de los rectángulos son el promedio de la densidad de semillas por metro cuadrado, y los números dentro de los círculos son las proporciones de semillas que pasan de una fase a otra.

Cuadro 5.1. Dinámica del banco de semillas de *Heliocarpus appendiculatus* en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. M=mediana, X=promedio, c=claro, s=sucesional, y m=maduro.

SRto	Banco pre-dispersión 1 (semillas viables/m ²)				Lluvia de semillas (semillas viables/m ²)		Banco post-dispersión 1 (semillas viables/m ²)				Banco pre-dispersión 2 (semillas viables/m ²)			
	hojarasca		suelo		M	X	hojarasca		suelo		hojarasca		suelo	
	M	X	M	X			M	X	M	X	M	X	M	X
c1	0.0	1.6	0.0	21.2	1.8	1.2	0.0	4.8	0.0	84.8	0.0	1.6	0.0	0.0
c2	0.0	12.8	127.3	148.5	1.8	2.0	0.0	1.6	254.8	297.1	0.0	1.6	0.0	21.2
c3	8	19.2	127.3	212.2	79.1	72.3	0.0	3.2	254.8	233.4	0.0	1.6	63.6	63.6
total	0.0	11.2	63.7	127.3	1.8	25.1	0.0	3.2	254.6	205.9	0.0	1.6	0.0	26.3
s1	0.0	0.0	0.0	10.6	4.7	4.4	0.0	0.0	0.0	90.6	0.0	0.0	0.0	169.8
s2	0.0	0.0	0.0	63.7	2.4	2.2	0.0	0.0	0.0	84.8	0.0	1.6	0.0	21.2
s3	0.0	9.8	0.0	0.0	632.9	210.3	86.0	136.0	0.0	137.9	0.0	6.4	63.6	108.1
total	0.0	3.2	0.0	49.5	4.7	420.6	0.0	45.3	0.0	79.6	0.0	2.7	0.0	99.02
m1	32.0	32.0	0.0	63.0	2.4	3.3	0.0	6.9	0.0	63.7	0.0	1.6	127.3	137.9
m2	0.0	6.0	0.0	118.7	2.4	2.0	0.0	9.6	0.0	63.7	0.0	0.0	0.0	53.1
m3	0.0	1.6	0.0	74.3	7.3	7.6	6.0	6.0	0.0	74.3	0.0	6.4	0.0	108.1
total	0.0	13.9	0.0	66.6	2.5	4.4	0.0	8.8	0.0	67.2	0.0	2.7	0.0	99.0

La lluvia de semillas aporta una gran cantidad de semillas al banco, pero la mayoría llega al suelo, ya sean dañada o no viable. En promedio, sólo el 39% de las semillas que llegaron al bosque, fueron viables; el 38% de estas semillas se perdieron por germinación y el 7% se incorporaron al suelo (Figura 5.2). Entonces, el ingreso real de semillas provenientes de la lluvia al banco, es muy poca, y no puede ser la densidad que se encontró en el suelo. Esto sugiere, que la mayoría de las semillas encontradas en la hojarasca provenientes de la lluvia de semillas, las cuales muy pocas persisten en ese estrato hasta el próximo período de dispersión; en cambio, la persistencia de semillas en el suelo es por un tiempo más prolongado, donde hay un proceso de acumulación de semillas de distintas cohortes.

5.2. Dispersión de semillas

Respecto a la dispersión de diásporas de *Heliocarpus appendiculatus*, si se toma en cuenta la distancia promedio de 80 m, el área que puede cubrir la sombra de semillas abarcaría un poco más de las dos hectáreas. Si se toma en cuenta que la

formación anual de claros es de uno grande ($>200 \text{ m}^2$) y de 3-4 pequeños (40 m^2) en una hectárea (Martínez-Ramos, 1985; Martínez-Ramos, *et al.*, 1988), se puede decir que esta especie tiene asegurada la llegada de sus semillas a dos claros con gran disponibilidad de recursos para la colonización y establecimiento en áreas perturbadas. Pero, quizá hay una asincronización entre la época de dispersión y la época de mayor frecuencia de formación de claros. La probabilidad de que los claros sean colonizados por individuos de *H. appendiculatus* es más alta, si éstos se forman en el período de dispersión de semillas, que puede ser a finales de la época de lluvia o en toda la época seca, donde la fuente de propágulos puede ser proveniente de la lluvia de semillas. En cambio, si un claro grande se forma fuera de este período (que es más probable) por ejemplo en la época de "nortes" que es en octubre hasta enero (Martínez-Ramos, 1985), la probabilidad de colonización por esta especie baja considerablemente por el hecho de que la disponibilidad de semillas es baja, y las pocas que pueden germinar serían provenientes del banco de semillas. Aunque la cantidad de semillas incorporadas en el suelo es alta, las semillas en condiciones de germinar son muy pocas. Entonces, se puede esperar que otras especies pioneras con mayor disponibilidad de semillas en la superficie del suelo son las encargadas de colonizar estos claros.

5.3. Bibliografía citada

- Alvarez-Buylla, E. 1986. *Demografía y Dinámica Poblacional de Cecropia obtusifolia Bertol. (Moraceae) en la Selva Los Tuxtlas, México*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 180 Pág.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y

S. del Almo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Alhambra Mexicana. 191-239 Pág.

Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. En: A. Estrada y T. H. Fleming (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers. Pág. 333-346.

Martínez-Ramos, M., E. Álvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76: 700-716.

Newstrom, L. E., W. Frankie y H. G. Baker. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141-159.