

238 489



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

Lluvia de semillas en pastizales:

Potencial florístico para la regeneración de la selva de  
Los Tuxtlas, Veracruz.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

**B I O L O G O**

P R E S E N T A :

**Cristina Martínez Garza**

Dra. Reneé González Montagut



MEXICO, D. F.

1996



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

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

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Lluvia de semillas en pastizales: Potencial florístico para la  
regeneración de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz.

realizado por Cristina Martínez Garza

con número de cuenta 8732921-0 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario

Dra. Peneé González Montañut

*Reneé González M.*

Propietario

Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez

Propietario

Dr. Miguel Martínez Ramos

Suplente

Dr. Carlos Vázquez Vanes

Suplente

Dr. Jorge Meave Del Castillo

Consejo Departamental de Biología

*[Firma manuscrita]*

SECRETARÍA

**A mis padres Magdalena Garza y José Martínez por confiar en mi y ayudarme siempre que lo necesité, esa deuda nunca podrá ser saldada.**

A mis hermanos Pepé (y a toda su familia), Silvia, Miguel, Clara, Alejandro y Carlos.

A mi abuelita Esperanza Portillo y a mi Tía Ángeles

A mi Tío Jorge, Tía Ana y a mis primos, Lety, Jorge, Felipe y Héctor.

A Raúl D.H.



## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Dra. Reneè González Montagut la dirección de esta tesis y su constante ayuda para el mejoramiento de la misma.

Al Dr. Rodolfo Dirzo, Dr. Miguel Martínez, Dr. Carlos Vázquez y Dr. Jorge Meave por sus acertados comentarios y por brindarme un poco de su escaso tiempo para las discusiones.

Al personal de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.

A Alvaro Campos le agradezco su valiosa ayuda para la identificación de todas las semillas

A todos los cuates del LIPA (Reyna, Cecilia, Rebeca, Amelia, Yolanda, Nélica, Gina, Fernando, Lalo Mendoza, Lalo Cueva, Raúl Alcalá, Ricardo, José Luis, Néstor y Juan F.) y también a los ausentes (Roger, Martín y Robert). Le agradezco especialmente a Cecilia por revisar mi tesis aunque no tenía nada que ver y por bajarme la moral cada vez que me empezaba a sentir bien.

El apoyo financiero para la realización del trabajo de campo provino de la beca de doctorado otorgada a la Dra. Reneè González Montagut.

Al Dr. Rodolfo Dirzo, Dr. César Domínguez y Dr. Juan Nuñez por permitirme estar de agregada cultural en su laboratorio y disfrutar del excelente ambiente que ahí existe, así mismo, agradezco las facilidades otorgadas por el laboratorio de Interacción Planta-Animal para el uso del equipo de cómputo e instalaciones.

## Indice

I. Introducción	1
II. Sitio de estudio	17
III. Sistema de estudio	21
IV. Resultados	30
a. Descripción de la lluvia de semillas	30
b. Diferencias en la lluvia de semillas a partir de árboles anemócoros zoócoros y ornitócoros	40
c. Riqueza florística de sistemas riparios y riqueza en la lluvia de semillas	40
d. Viabilidad	41
e. Lluvia de semillas a distintas distancias del sistema ripario	42
f. Variación temporal	49
V. Discusión	53
VI. Conclusiones	67
VII. Bibliografía	69
VIII. Apéndices	78

## INTRODUCCION

Hacia finales de la década de los ochentas, la tasa de deforestación anual en México era de aproximadamente 800 000 ha, de las cuales 237 000 ha correspondían a regiones con selva húmeda. Una buena parte de las áreas de selva húmeda deforestadas se destinaron a la ganadería (58 %) y en menor grado a la agricultura (10 %; Masera *et al.* 1992). La producción ganadera creció a partir de la década de los cuarenta, cuando sólo el 19.6 % del territorio nacional estaba dedicado a la ganadería (Barrera-Bassols 1992). Cuatro décadas más tarde, la porción del país dedicada a la ganadería era ya del 49 %, lo cual representó un detrimento en la producción de productos básicos (Barrera-Bassols 1992) y ejerció un fuerte impacto en la cubierta forestal. Este fenómeno se llevó a cabo de manera distinta en cada estado de la República, pero tuvo un fuerte impacto en el trópico, principalmente en los estados de Tabasco, Oaxaca, Veracruz y Chiapas. El proceso de ganaderización en el trópico mexicano implicó una ganadería de tipo extensivo de baja productividad (Ordóñez y García-Oliva 1992, Fernández *et al.* 1993), que transformó rápidamente en pastizales ecosistemas que son ricos en flora y fauna.

Veracruz es el tercer estado más diverso de México en cuanto a vertebrados terrestres y a plantas vasculares, con números estimados de 394 y 8 000 especies respectivamente (Flores y Geréz 1988). En este estado, para la década de los cuarenta, el 21.6 % de su territorio ya estaba dedicado a actividades pecuarias, mientras que sólo el 15 % eran tierras de labor (Fernández *et al.* 1993). Veracruz era el tercer estado ganadero del país (en cuanto a número de cabezas de ganado). En sólo tres décadas pasó a ocupar el primer lugar a nivel nacional (Barrera-Bassols 1992).

En la región de Los Tuxtlas, al sur de Veracruz, donde se llevó a cabo el presente estudio, se encuentra el límite actual de selva húmeda más septentrional del continente americano (Dirzo y Miranda 1991). Esta región sufrió tasas de deforestación anual de 4.2 % para el periodo de 1967-1976 y 4.3 % para el periodo de 1976-1986 (Dirzo y García 1992), gran parte de lo cual puede ser atribuido a la ganadería. Al igual que a nivel estatal, esta región recibió apoyo durante la década de los cuarenta para talar el bosque y dedicar el área a la agricultura (Paré *et al.* 1993). Los programas creados por el estado para repartir las tierras comenzaron con los desmontes y el

aprovechamiento de las pocas especies maderables. Los terrenos se dedicaron posteriormente al sistema agrícola de roza, tumba y quema. Este tipo de agricultura involucra manejos tradicionales como el de dejar descansar una porción de tierra y ocupar otras, a fin de permitir la regeneración del sitio utilizado (Gómez-Pompa 1990). Sin embargo, hoy en día, aunque las tierras dejen de sembrarse, ya no se cubren de vegetación secundaria (acahuales), porque los terrenos se dedican a la ganadería extensiva casi de manera permanente (Carabias 1988, Toledo 1990).

En este momento, la ganadería en los trópicos es tema de numerosas discusiones debido a la contradicción de que exista esta actividad de uso de suelo de baja productividad (Pedraza 1992) a costa de la destrucción de la selva y de la disminución en la producción de básicos. Existen investigaciones que muestran que la ganadería podría ser más productiva en las tierras bajas de la costa de Veracruz (Olguin 1993), aprovechando la abundancia de agua, temperatura, nutrientes y radiación de estas zonas, o en sistemas mixtos agroforestales en los que se combine la ganadería semintensiva con cultivos de árboles frutales. Otros autores proponen la redefinición de la pequeña propiedad mediante la transformación de la ganadería extensiva a intensiva (Paré *et al.* 1993, Ortiz-Espejel 1992), lo cual liberaría tierras para el cultivo de básicos o para la regeneración de la vegetación original. Existe, por lo tanto, la posibilidad de un cambio de uso de la tierra o incluso abandono de pastizales, lo que permitiría que se llevara a cabo la regeneración natural de la selva en estos últimos.

La capacidad de regeneración de los pastizales de la región de Los Tuxtlas depende en gran medida de la historia de perturbación del sitio y del paisaje que ha sido generado por la ganadería y la agricultura tradicional en este lugar. Dentro de la historia de perturbación son factores importantes el área afectada, la intensidad de la perturbación, así como la frecuencia de uso del terreno (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1981, Purata 1986). Entre las unidades creadas por la ganadería y la agricultura tradicional se encuentran los árboles remanentes de selva, las cercas vivas, los fragmentos de vegetación riparia (*sensu* Font Quer 1973) y los parches remanentes de selva. Las cercas vivas son hileras de árboles que se siembran para delimitar los terrenos y consisten principalmente de árboles de *Gliricidia sepium*, *Erythrina falkersii* y *Bursera simaruba*. Esta última especie tiene la capacidad de retoñar, ramificándose de manera que provee de ramas para nuevas cercas (Guevara *et al.* en prensa).

Los pastizales alojan una fauna y flora propia que es muy pobre en comparación con las de la selva (Estrada 1992, Guevara *et al.* 1994). Aunado a esto, una gran parte de los terrenos son sembrados con especies de pastos exóticos. Cuando existe el sobrepastoreo, se da el crecimiento de algunos hierbas o arbustos ruderales difíciles de controlar. Entre ellos sobresale *Mimosa pudica*, *Hyptis atrorubens*, *Sida rhombifolia* y *Pseudoelephantopus spicatus* (Guevara *et al.* en prensa). En estos pastizales generalmente se encuentran algunos árboles remanentes de la selva. Estos árboles no son talados debido a que son árboles frutales, o pueden servir para dar sombra al ganado y a las personas o simplemente porque son tan grandes que no pueden ser derribados. Entre los árboles remanentes, destacan por su abundancia *Nectandra ambigens*, *Ficus colubrinae* y *Ficus insipida* (Guevara *et al.* 1992).

En los trabajos de Guevara *et al.* (1986, 1992 y 1993) se ha estudiado la importancia de los árboles remanentes que se encuentran en los pastizales. Bajo la copa de estos árboles existe una vegetación muy diferente de la del pastizal. Esto se debe a que las aves que se alimentan de los árboles de los fragmentos de la selva o de árboles remanentes, los utilizan como percha y defecan en el lugar, dispersando así las semillas de selva a los pastizales (Guevara *et al.* 1986, 1991, 1992; Otero-Arnaiz 1995). Se piensa que las condiciones microclimáticas prevalentes bajo la copa de los árboles remanentes favorecen la germinación de ciertas especies de selva, ya que estas condiciones son parecidas a las existentes en los bordes de los claros que se encuentran dentro de la selva. Se ha propuesto que los árboles remanentes pueden actuar como núcleos de regeneración (Guevara *et al.* 1992).

Además de los trabajos de Guevara *et al.* (1986, 1992, 1993), Purata (1986) estudió la composición florística de 40 campos de cultivo y pastizales abandonados en Los Tuxtlas. En el trabajo de Purata (1986) se encontró que en sitios que tienen menos de dos años de haber sido abandonados existe un número muy bajo de especies. Las tres familias comunes en esta etapa son: Compositae, Leguminosae y Graminae, las cuales se encuentran representadas con una amplia variedad de formas de crecimiento (árbol, arbusto, hierba, trepadora). Por otra parte, la autora encontró que ciertas especies eran indicadoras de que la regeneración de la selva había comenzado y que, a partir de ese momento, se llevarían a cabo eventos que culminarían en la

comunidad madura; entre esas especies se encuentran *Trophis mexicana*, *Robinsonella mirandae*, *Cecropia obtusifolia*, *Trema micrantha* y *Heliocarpus appendiculatus* (Purata 1986)

Otra de las unidades de paisaje existente en Los Tuxtlas es la vegetación riparia (de aquí en adelante llamada sistemas riparios). Los sistemas riparios son corredores de vegetación de selva remanente que se encuentran en las márgenes de los ríos, y en los cuales la vegetación no es talada cuando se crean los pastizales. Los campesinos conservan la vegetación riparia ya que esto evita la desecación de los ríos (Guevara *et al.* en prensa). En los sistemas riparios se encuentran árboles reproductivos de especies pioneras así como representantes de selva madura. De los sistemas riparios al pastizal se forma un gradiente microambiental de luz, temperatura, humedad y de composición florística en una zona de aproximadamente 20 m (González-Montagut 1996), lo cual nos sugiere que puede existir un reflejo de este gradiente en la germinación y el establecimiento de plántulas de la selva.

Para conocer el potencial real de regeneración que presentan los pastizales es necesario recabar todo el conocimiento referente a los procesos de sucesión dentro y fuera de la selva, la ecología de las especies invasoras y sus características. La sucesión es la secuencia de cambios no estacionales en la composición y estructura florística y faunística de un lugar que fue perturbado; la asociación final que se presenta en el lugar es llamada comúnmente comunidad madura (Ricklefs 1990).

Dentro de la selva, se dan perturbaciones naturales que disparan la sucesión. Se pueden abrir grandes claros o huecos en el dosel debido a la caída de ramas o árboles por huracanes o “nortes” que se presentan periódicamente en la región. En general, en las primeras etapas sucesionales se presentan muchas especies de ciclo de vida corto, como hierbas, además de algunas plántulas de especies leñosas secundarias. En los claros pequeños que se abren dentro de la selva, los tocones de árboles, las ramas y el crecimiento lateral, los rizomas y las plántulas juegan un papel muy importante en la regeneración. En los claros grandes, abiertos naturalmente o por el hombre, resulta más importante el banco de semillas y la lluvia de semillas. En el banco de semillas de los claros se presentan semillas de especies arbóreas pioneras. Estas especies leñosas presentan características que les permiten llegar con facilidad a los lugares perturbados (tamaño de semilla y vectores de dispersión) y permanecer por algún tiempo en el banco de semillas

(menos de un año; Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990), debido a que sus semillas presentan latencia. Además, presentan un número elevado de fructificaciones por evento reproductivo con un gran número de semillas de tamaño pequeño (< 0.5 cm de diámetro) que se dispersan de manera biótica (por animales) o abiótica (viento, agua) y requieren de alta iluminación y/o altas temperaturas para germinar, condiciones que imperan en los claros (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984). Las plantas de estas especies alcanzan grandes tasas de crecimiento debido a tasas de fotosíntesis y de respiración relativamente elevadas, por lo que las ganancias en altura y diámetro troncal pueden alcanzar valores de 1 a 5 m y 2 a 3 cm por año respectivamente, lo cual las hace capaces de cerrar una abertura en el dosel en relativamente poco tiempo. Aunado a esto, presentan un leño con alto contenido de agua, aparentemente de bajo costo energético, y no necesitan micorrizas endotróficas para su desarrollo (Brokaw 1985, Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1981, Martínez-Ramos 1985). Por lo general, tienen un ciclo de vida menor a los 50 años. Algunas de las especies de pioneras arbóreas mejor conocidas en Los Tuxtlas son *Heliocarpus appendiculatus*, *Trema micrantha*, *Cecropia obtusifolia* y *Ochroma pyramidale* (Ibarra-Manríquez 1985, Martínez-Ramos 1985, Purata 1986, Popma *et al.* 1992).

La plasticidad en las respuestas fisiológicas y morfológicas de estas especies a un amplio gradiente de condiciones ambientales (Ackerly 1993), se ha sugerido como un posible factor que permite que las especies pioneras puedan colonizar los sitios perturbados y modificarlos para facilitar (*sensu* Connell y Slatyer 1977) la entrada de especies pertenecientes a otras historias de vida. Según Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1981), las modificaciones ambientales provocadas por las especies pioneras arbóreas son principalmente tres:

1. La transferencia de nutrientes libres del suelo a la comunidad biótica y por tanto la disminución de la probabilidad de su pérdida en el sistema.
2. La formación de la estructura edáfica por la producción de una gran cantidad de materia orgánica.
3. La modificación microclimática al reducir las fluctuaciones de temperatura y aumentar la humedad relativa del ambiente.

Las especies arbóreas que crecen en los claros al igual que las pioneras pero que también pueden hacerlo en las condiciones del sotobosque, tienen historia de vida tipo nómada (*sensu*

Martínez-Ramos 1985). Estas especies germinan y permanecen en estado de plántulas en condiciones de poca luz y grandes concentraciones de humedad del sotobosque. En caso de abertura del dosel, las especies nómadas crecen rápidamente. Las especies nómadas viven más de 100 años, alcanzan el dosel superior de la selva y lo traspasan (árboles emergentes). Los individuos adultos de muchas especies nómadas se encuentran espacialmente agregados y presentan semillas de viabilidad corta y germinación rápida ( pocos meses); para su germinación necesitan de altas concentraciones de humedad. En general, las especies nómadas tienen su primera reproducción entre los 20 y los 30 años. Algunas de las especies nómadas dominantes en la selva de Los Tuxtlas son *Cymbopetalum baillonii* y *Nectandra ambigens* (Martínez-Ramos 1985).

Por último, bajo las especies nómadas y pioneras crecen las especies con historia de vida tolerante (*sensu* Martínez-Ramos 1985). Las especies tolerantes viven más de 100 años (algunas llegan hasta los 110 e incluso a los 720 años; Nicholson 1965 en Martínez-Ramos 1985), tienen bajas tasas de crecimiento y aunque alcanzan el dosel superior de la selva, no son “emergentes” como las nómadas, es decir, llegan al dosel pero no lo traspasan. La dispersión biótica es más común entre estas especies. Además, estas especies son capaces de aclimatarse a cambios bruscos o graduales de luz, humedad y temperatura. Algunas de las especies tolerantes dominantes en Los Tuxtlas son *Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea alternans* (Arecaceae) (Martínez-Ramos 1985). Las especies nómadas y tolerantes son consideradas en conjunto como especies primarias o persistentes que germinan bajo el dosel y presentan gran longevidad. Estos gremios de historias de vida no son grupos fuertemente delimitados entre sí; existe un gradiente de historias de vida de especies que ocupan diferentes estadios en el proceso de sucesión (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992).

En la regeneración de campos abandonados, la dispersión de semillas juega un papel importante en la regeneración natural (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1981). Los sistemas riparios pueden ser una de las fuentes de propágulos de especies de selva hacia el pastizal. Es importante determinar cuantitativamente cuál es el aporte de propágulos de esta fuente hacia los pastizales, ya que esto nos permitiría conocer el potencial de regeneración de los pastizales que pueden ser abandonados. Para esto, es necesario determinar las especies y la frecuencia de los



propágulos que llegan desde los sistemas riparios, es decir, la lluvia de semillas en la zona de transición entre el sistema ripario y el pastizal.

Se entiende por lluvia de semillas la precipitación de semillas en un lugar. La intensidad de esta precipitación depende de la época del año y de la vegetación existente en la zona; las semillas llegan mediante eventos de dispersión y se integran al suelo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984). Se considera a la dispersión como la separación de la diáspora (unidad de dispersión), que puede ser la semilla u otra parte del individuo, inclusive el individuo completo (Howe y Smallwood 1982) de la planta madre, sin tomar en cuenta la distancia que recorra ni el mecanismo con el que se lleve a cabo.

Por mecanismo de dispersión se entiende el vector que favorece el movimiento de la diáspora y las modificaciones que ésta presenta. Como una forma de facilitar la comprensión de los mecanismos de dispersión, éstos se han clasificado en síndromes, los cuales deben ser utilizados sólo de manera heurística. La dispersión por animales se llama zoocoria y se clasifica inicialmente en endozoocoria y ectozoocoria. La endozoocoria involucra modificaciones en los frutos como las pulpas, o en las semillas, como arilos. Los arilos son prolongaciones carnosas de grasas y albuminoides que cubren a las semillas y, al igual que las pulpas, son estructuras comestibles que funcionan como atractores para dispersores animales potenciales. La endozoocoria, cuando es realizada por aves, se conoce como ornitocoria. Por otra parte, la ectozoocoria es la dispersión que se lleva a cabo por animales pero, en este caso, las diásporas se adhieren al pelaje o plumaje de los animales por medio de ganchos o pelos (Fenner 1985).

Las diásporas dispersadas por viento, llamadas anemócoras, pueden ser muy pequeñas y/o presentar modificaciones como plumas, tricomas o una especie de alas que les permite flotar en el aire. Las diásporas dispersadas por agua son llamadas hidrócoras y normalmente son resistentes al hundimiento debido a su tamaño y a su gravedad específica. Finalmente, las plantas que dispersan sus semillas abriendo explosivamente sus frutos son llamadas barócoras (Dansereau y Lems 1957 en Otero 1995). Los mecanismos de dispersión pueden variar de acuerdo al lugar y al tiempo inclusive dentro de una especie (Foster *et al.* 1986), o combinar varios tipos de dispersión aún cuando la semilla presente modificaciones que determinan un síndrome en especial (Willson 1992). Por ejemplo, *Astrocaryum mexicanum*, una palma de la selva de Los Tuxtlas, puede ser

dispersada por ardillas o tepescuintles dentro de la selva aunque la diferencia entre depredación y dispersión en este caso es muy tenue (Sarukhán 1980) o puede dispersarse por gravedad (barocoria).

Las plantas dispersadas por viento son relativamente comunes en número y proporción de especies en hábitats secos y en regiones templadas muy estacionales. La dispersión zoócora es la más importante en los hábitats húmedos (Howe y Smallwood 1982). En las selvas tropicales húmedas, más del 50 % y a menudo el 75 % de las especies arbóreas producen frutos carnosos que son dispersados por aves o mamíferos (Howe y Smallwood 1982, Martínez-Ramos 1994).

El tiempo durante el cual se dispersan las especies tiene una relación con la disponibilidad de vectores de dispersión y de depredadores, además de la existencia de condiciones adecuadas de germinación (Janzen y Vázquez-Yanes 1991). En Los Tuxtlas, durante la época seca se dispersa el mayor número de diásporas anemócoras y al comenzar la época de lluvias se dispersa el mayor número de especies zoócoras (Ibarra-Manríquez 1985, Carabias-Lillo y Guevara-Sada 1985). Las diásporas anemócoras y zoócoras que se dispersan en una época dada pertenecen generalmente a ciertas formas de crecimiento.

La forma de crecimiento de las especies puede estar relacionada con el tamaño de sus semillas y con el síndrome de dispersión que presentan. Gentry (1982) presentó la relación que existe entre formas de crecimiento y síndrome de dispersión para ambientes tropicales secos y húmedos en Centro y Sudamérica. Para el caso de las selvas húmedas, él encontró que los árboles del dosel tienden a ser zoócoros (lo cual incluye como vectores a mamíferos tales como primates y murciélagos, y cuando los frutos caen al suelo, a tapires). En cambio, las especies que se encuentran en el sotobosque son mayoritariamente ornitócoras (dispersión por aves). Por último, las lianas que pueden asentarse por encima del dosel son predominantemente anemócoras.

A nivel de la comunidad de árboles, la época en la que se dispersan las semillas está relacionada con las condiciones de germinación (Janzen y Vázquez-Yanes 1991). Por ejemplo, las semillas anemócoras que se dispersan en la época seca tienen mayor resistencia a la deshidratación que las semillas endozoócoras (Janzen y Vázquez-Yanes 1991). El tiempo que tardan las semillas viables en germinar después de dispersarse depende de sus características de latencia.

La viabilidad es la condición de una semilla que está viva mientras que la latencia es el estado en que permanecen las semillas vivas antes germinar. Roberts (1973) clasificó a las semillas en ortodoxas, intermedias y recalcitrantes, de acuerdo al tiempo que tardan en germinar después de ser dispersadas. Las semillas ortodoxas son aquellas fáciles de almacenar en condiciones de baja temperatura y humedad. Generalmente estas semillas son pequeñas (con una masa de 0.001 a 0.1 g) y tienen una latencia natural prolongada. Esta latencia puede atribuirse a características de la testa o a una latencia endógena. Una testa dura puede evitar la permeabilidad de la semilla al oxígeno y al agua, mientras que la latencia endógena está relacionada con la madurez del embrión o el balance inadecuado de los factores de crecimiento y hormonas, entre otros factores (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993). Por otra parte, las semillas recalcitrantes suelen ser grandes (0.1 a 10 g) y presentan un alto contenido de humedad debido a su tamaño o a la presencia de lípidos. Son sensibles a la deshidratación y pueden perder la viabilidad si se secan o se calientan al caer en lugares abiertos, además de que presentan una latencia efímera (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993). Por último, entre las semillas intermedias se cuentan todas aquellas especies que comparten características de los dos grupos. La mayor parte de las especies, sin embargo, no corresponden a un grupo u otro, sino que presentan características de dos o más tipos. La clasificación de las semillas de una especie corresponde a semillas recién dispersadas. Las semillas que permanecen en el suelo algún tiempo pueden desarrollar nuevos requerimientos para su germinación lo que es conocido como latencia secundaria (latencia inducida).

La mayor parte de las especies de selva, que corresponden a las especies con historia de vida nómada y tolerante (*sensu* Martínez-Ramos 1985), germinan rápidamente (de 1 a 3 meses después de su dispersión), ya que no presentan latencia. La falta de latencia en estas especies se ha explicado por la ausencia de una temporalidad marcada dentro de estos ambientes (Bonner y Vozzo 1990), lo cual implica que generalmente existen condiciones ambientales óptimas para la germinación. Estas especies son clasificadas como recalcitrantes tropicales (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993). Las especies llamadas pioneras (*sensu* Martínez-Ramos 1985) tienen la capacidad de permanecer en el suelo durante mucho tiempo, mediante mecanismos de latencia o características físicas de las semillas. En general las especies pioneras son consideradas como ortodoxas en cuanto a la latencia de sus semillas.

Los porcentajes de germinación que presenten las especies de selva es importante en la regeneración de la selva. La mayor parte de ellas no pueden formar un banco de semillas por carecer de latencia. Las especies de selva que sí forman un banco de semillas (especies pioneras con semillas ortodoxas) no pertenecen a la vegetación de la selva primaria. Por tanto, no se puede hablar del potencial de regeneración de los pastizales sin poner especial atención a los atributos de latencia, síndrome de dispersión e historia de vida que presentan las semillas que llegan a estos sitios.

El principal objetivo del presente trabajo es describir la lluvia de semillas en el gradiente o zona de transición entre los sistemas riparios y el pastizal. Esta descripción comprende la identificación de las especies de semillas de esta lluvia, es decir, las especies de selva y las especies de pastizal.

De todas las especies obtenidas en la lluvia de semillas en los pastizales se esperaba encontrar pocas especies exclusivas de pastizal en comparación con el número de especies de selva debido a que existen pocas especies que son exclusivas de este ambiente. De las especies de pastizal se esperaba encontrar un gran número de semillas pertenecientes a unas pocas especies comparadas con las especies de la selva. Las especies de pastizal (principalmente pastos) se encuentran en grandes extensiones de terreno y presentan una gran producción de semillas (Guevara *et al.* 1992).

En cuanto a las especies de selva, se esperaba encontrar tantas especies de selva como las presentes en el sistema ripario inmediato o menos, pero pocas semillas en comparación con la lluvia de semillas dentro de la selva. Teóricamente, la principal fuente de semillas de selva serían los árboles del sistema ripario inmediato.

Dado que la dispersión de semillas está directamente relacionada con el síndrome de dispersión que presentan las diversas especies, y con la actividad de los vectores de dispersión tales como el viento, las aves y los mamíferos (Ibarra-Manríquez y Oyama 1992), el síndrome de dispersión al que pertenece cada una de las especies dispersadas a la zona del gradiente sistema ripario-pastizal es importante en un estudio del potencial de regeneración. Se esperaba encontrar, para las especies de selva obtenidas en la lluvia de semillas, que la ornitocoria representara el mayor porcentaje de las especies identificadas, y el resto de los síndromes de dispersión (anemocoria, barocoria) el menor, ya que éstas son las proporciones por síndrome de dispersión que guardan las especies de selva (*cf.* Howe y Smallwood 1982, Martínez-Ramos 1994).

Para las especies herbáceas de pastizal se esperaba encontrar un alto porcentaje de anemocoria debido a que la mayor parte de los pastos que se encuentran en campos abiertos presentan este síndrome de dispersión. La endozocoria también es un síndrome de dispersión importante en el pastizal ya que se conoce que más del 50 % de las especies herbáceas de la vegetación secundaria de Los Tuxtlas presenta este síndrome (Castillo 1995). Dentro de las especies presentes en la vegetación secundaria se cuentan algunas propias de selva que crecen principalmente en acahuales y en su mayoría, especies ruderales que crecen en los pastizales. En cuanto a número de semillas se esperaba que la anemocoria (síndrome típico de pastos) sea más importante que la endozocoria (hierbas, arbustos y árboles). Por último, la ectozocoria es característica de especies ruderales y de algunos pastos (Fenner 1985).

La vagilidad (capacidad de movimiento) de las semillas se relaciona directamente con la historia de vida que presentan las plantas maternas. Por ello, es importante conocer la historia de vida de los árboles de selva cuyas semillas llegan al pastizal, ya que esto permite hacer inferencias sobre las posibilidades de una cicatrización de la selva a partir de plantas pioneras (Purata 1986) y sobre la secuencia de regeneración hasta selva madura a cargo de las especies persistentes (nómadas y tolerantes). En la lluvia de semillas se esperaba encontrar pocas especies pioneras respecto a las nómadas y tolerantes como reflejo de las proporciones que existen en la selva (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984, Martínez-Ramos 1985, Howe 1989). Se esperaba encontrar más semillas de especies pioneras que nómadas y tolerantes debido a que la producción de un gran número de semillas pequeñas es una de las características de las pioneras que les permite llegar a lugares perturbados. Es posible que el número de semillas de especies nómadas podría ser superior al número de semillas de especies pioneras debido al alto número de especies de esta historia de vida que se presentan en la selva (Martínez-Ramos 1985). Sin embargo, se esperaba que el sistema ripario albergara más especies pioneras que persistentes debido a que es un lugar sujeto a perturbaciones constantes. El porcentaje de especies persistentes que lleguen de los fragmentos de selva al pastizal permitiría inferir si hay propágulos de las etapas sucesionales posteriores a la etapa caracterizada por pioneras. Finalmente, se esperaba que hubiera pocas especies y pocas semillas de especies tolerantes en la lluvia de semillas debido a su poca vagilidad y su bajo número de especies en comparación con las otras historias de vida.

En cuanto a las formas de crecimiento, para las especies de pastizal se esperaba encontrar un gran número de especies y semillas de hierbas y pastos, pero relativamente pocas semillas y especies arbustivas y arbóreas, ya que estas proporciones caracterizan la composición florística de estos ambientes. Por el contrario, para las especies de selva se esperaba encontrar una gran cantidad de especies y semillas de árboles y lianas (Ibarra-Manríquez 1985). Las especies arbóreas son importantes en la regeneración de estos ambientes, ya que Purata (1986) sugiere que una vez establecido el primer dosel de árboles pioneros, la sucesión presenta un patrón más determinado y predecible hacia la regeneración.

Los sistemas riparios de Los Tuxtlas pueden tener diferente tamaño, amplitud espacial y composición florística, lo cual puede afectar de manera directa la lluvia de semillas proveniente de estos sitios. La amplitud de los sistemas riparios depende en gran medida del ancho del río y del manejo al que fue sometida el área completa. Existen sistemas riparios formados de una o dos filas de árboles, y sistemas riparios que alojan un mayor número de árboles, frecuentemente debido a que el río al que pertenecen se encuentra en cañadas y el terreno está demasiado inclinado para ser usado (obs. pers.).

Se esperaba que la lluvia de semillas de un sitio presentara diferencias dependiendo de las características de los árboles que se encuentren cerca (Martínez-Ramos 1994). Por ejemplo, la lluvia de semillas en la vecindad de árboles ornitócoros (dispersión por aves) podría ser mucho más rica en especies, que la lluvia de semillas a partir de árboles anemócoros. Lo anterior se puede deber a que un árbol ornitócoro puede ser más "atractivo" para las aves frugívoras, debido a que brinda alimento y lugar de percha (Martínez-Ramos 1994), por lo que las aves frugívoras lo visitarían más a menudo y al defecar, dejarían semillas de otras especies ornitócoras. El árbol anemócoro, al no ofrecer alimento sino sólo lugar de percha, es menos visitado por las aves frugívoras que son dispersoras potenciales. Por otra parte, si se compara la lluvia de semillas en la vecindad de un árbol zoócoro (dispersión por aves y mamíferos) y la lluvia de semillas en la vecindad de un árbol ornitócoro (dispersión exclusivamente por aves), se esperaba encontrar un mayor número de especies en la lluvia de semillas en la vecindad de un árbol zoócoro ya que éste sería visitado por un mayor número de especies.

Se esperaba encontrar una relación positiva y posiblemente lineal entre la riqueza de especies del sistema ripario y la lluvia de semillas en el pastizal inmediato. Al haber mayor número de especies en el sistema ripario, se esperaba que la lluvia de semillas al pastizal inmediato presentara mayor

número de especies. Por otra parte, se esperaba encontrar que muchas de las especies que se encuentran en el sistema ripario, estuvieran representadas en la lluvia de semillas del pastizal. Lo anterior sería más evidente si se tratase de especies anemócoras que llegan fácilmente al pastizal inmediato. Esta facilidad de arribo se debe a su independencia de mecanismos bióticos para su dispersión, mientras que las especies zoócoras quizá sean llevadas por las aves a lugares más lejanos.

No sólo es importante saber qué semillas llegan al pastizal sino también conocer qué porcentaje de éstas pueden germinar, ya que éstas últimas serán las que comenzarán potencialmente la regeneración natural en un pastizal abandonado. Las semillas de selva que caen en el pastizal se enfrentan a condiciones de altas fluctuaciones de luz, temperatura, humedad, y a la presencia de depredadores propios del pastizal, condiciones muy distintas a las que se enfrentarían en caso de caer dentro de la selva. Las semillas de especies de pastizal posiblemente tengan mayor capacidad de aguantar las condiciones que prevalecen en los pastizales. Por tanto, la vegetación a que pertenecen las semillas puede ser determinante de los porcentajes de germinación que presenten, lo cual les permite competir en los pastizales. Las especies que tengan un mayor porcentaje de semillas que germinen, tendrán, inicialmente, mayores oportunidades de establecerse en los pastizales.

Las especies presentes en la lluvia de semillas con diferente historia de vida difieren en latencia. Para las especies de selva primaria (nómadas y tolerantes) se esperaban porcentajes de germinación bajos debido a que estas semillas son en su mayoría recalcitrantes, y al permanecer expuestas a las condiciones de baja humedad y alta temperatura de los pastizales pueden perder la viabilidad (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993). Las especies de pastizal, generalmente ruderales y pastos, presentan semillas ortodoxas, por lo que se esperaba que presenten porcentajes de germinación más altos que las especies de selva.

Los porcentajes de germinación de los árboles de selva con estrategia de pioneras pueden ser similares a los de las especies de pastizal. Ambos grupos tienen semillas ortodoxas y la capacidad de crear un banco de semillas. En cambio, las especies nómadas y tolerantes tienen baja o nula viabilidad porque son recalcitrantes, es decir, que germinan inmediatamente o mueren cuando son almacenadas o secadas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993).



Por otra parte, el gradiente microambiental de luz, temperatura, humedad y composición florística que va de los sistemas riparios al pastizal (González-Montagut 1996) es decisivo en la capacidad de germinación y establecimiento de las especies que lleguen. Por lo anterior es importante explorar a qué vegetación pertenecen las especies que lleguen a diferentes distancias del sistema ripario, así como la cantidad de semillas que aporta cada grupo de especies (selva y pastizal). Cerca de la vegetación del sistema ripario se esperaba encontrar una mayor cantidad de especies y semillas de selva que en el pastizal. Lo anterior, debido a la cercanía del lugar de percha de las aves y de la fuente potencial de semillas anemócoras. Por el contrario, en el pastizal, lejos del sistema ripario, se esperaba encontrar pocas especies de selva o ausencia total de ellas y muchas especies de pastizal. La cantidad de especies de selva presentes en el pastizal es así mismo determinada por la presencia de árboles remanentes y cercas vivas que sean fuentes potenciales de semillas anemócoras o que proporcionen perchas y/o alimento a las aves que cruzan el pastizal.

Finalmente, la lluvia de semillas cambia temporalmente debido a las diferencias en fenología de las especies. En la región de Los Tuxtlas la fructificación de la mayor parte de las especies arbóreas se presenta al final de la época relativamente seca (Ibarra-Manríquez 1985, Carabias-Lillo y Guevara-Sada 1985), por lo que se esperaba encontrar el mayor número de especies arbóreas en la lluvia de semillas en los meses subsecuentes. Para las especies de pastizal se esperaba encontrar que las especies anemócoras y ectozoócoras con frutos secos dispersaran sus semillas preferentemente durante la época de sequía, mientras que para las especies zoócoras, con frutos carnosos, se esperaba que dispersaran sus semillas durante la época de lluvias. Una representación gráfica de estas relaciones y expectativas se presentan en la Figura 1.

En resumen, los objetivos del presente trabajo son los siguientes (*cf.* Fig. 1) :

1. Describir la lluvia de semillas en el gradiente sistema ripario-pastizal:
  - 1.1. Determinar el tipo de vegetación de donde provienen las semillas obtenidas (pastizal, selva), los síndromes de dispersión que presentan (anemocoria, zoocoria, barocoria) su historia de vida (pioneras, nómadas, tolerantes) y su forma de crecimiento (hierba, arbusto, liana, trepadora, epífita árbol).
2. Probar la existencia de diferencias significativas en la lluvia de semillas en la vecindad de árboles con diferente síndrome de dispersión:



- 2.1. Comparación del número de especies obtenido en la lluvia de semillas a partir de árboles anemócoros (*Heliocarpus appendiculatus*), zoócoros (*Cecropia obtusifolia*) y ornitócoros (*Stemmadenia donnell-smithii*).
- 2.2. Comparación del número de especies obtenidas en la lluvia de semillas a partir de árboles zoócoros y ornitócoros (*Cecropia obtusifolia* y *Stemmadenia donnell-smithii*) vs. anemócoros.
3. Determinar la influencia de la composición florística de cada sistema ripario sobre la lluvia de semillas del pastizal inmediato.
4. Determinar la viabilidad de las semillas de todas las especies obtenidas:
  - 4.1. Relacionar la viabilidad con el tipo de vegetación de donde provienen las semillas.
  - 4.2. Relacionar la viabilidad de las especies con la historia de vida a la que pertenecen (para árboles de selva).
5. Describir la lluvia de semillas a diferentes distancias del sistema ripario.
6. Describir la variación temporal en la lluvia de semillas en el gradiente sistema ripario-pastizal.

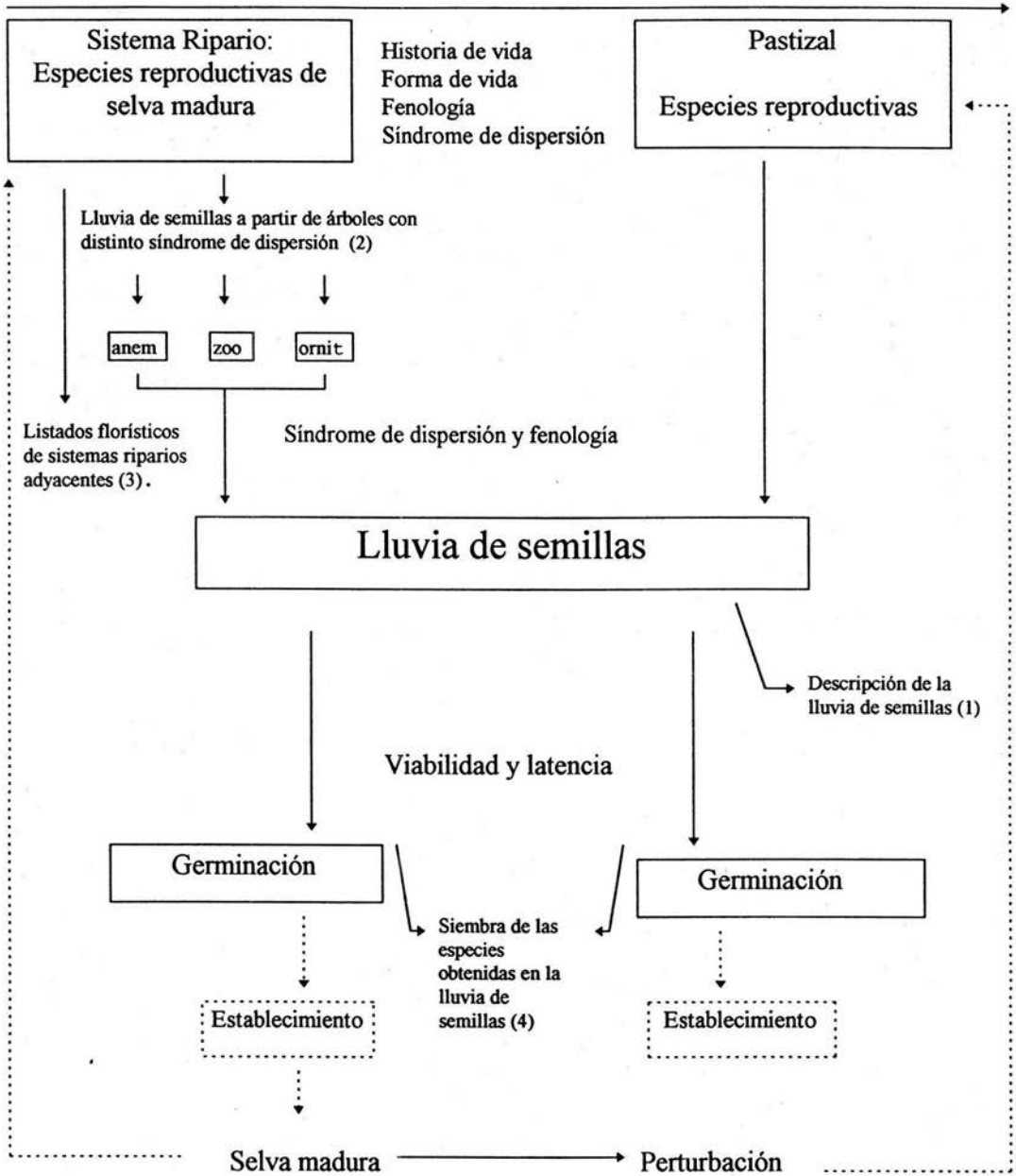


Figura 1. Representación de los factores involucrados en la regeneración de pastizales a partir de sistemas riparios en Los Tuxtlas, Ver. Se incluye la ubicación de los objetivos del presente trabajo. Los números en paréntesis corresponden a los objetivos enlistados en el texto.

## SITIO DE ESTUDIO

Este trabajo se llevó a cabo en los pastizales que se encuentran en un radio de 2 km de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT). La región de Los Tuxtlas se encuentra localizada en la vertiente del Golfo de México, al sudeste del estado de Veracruz (18° 30' y 18° 40' Norte y longitud 95° 03' y 95° 10' Oeste) con un altitud entre 150 y 630 m s.n.m. (Fig. 2). El suelo de este lugar es de reciente origen volcánico y se clasifica como andosol (Soto-Esparza 1976 según la clasificación de FAO/UNESCO 1975).

La temperatura media anual es de 27° C y el promedio anual de lluvia es de 4 900 mm, con una época de sequía relativa de marzo a mayo (promedio mensual de 117 mm; ±11.7 mm) y una época de lluvia de junio a febrero (promedio mensual 486.2 mm) (Fig. 3).

Los vientos principales soplan de N a S y en forma secundaria de NE a SW. En Catemaco y Coyame, de noviembre a enero los vientos vienen del N y de febrero a octubre del NE. La dirección de los vientos cambia durante todo el año debido al "efecto de embalse" referente a la salida de aire proveniente del Golfo de México por la parte más baja del Istmo de Tehuantepec (Soto-Esparza 1976).

En la EBTLT existen 640 ha de selva alta perennifolia rodeada de fragmentos de selva, cultivos y principalmente pastizales. En los pastizales abunda el pasto introducido estrella africana (*Cynodon plectostachyus*). Guevara *et al.* (1992) encontraron en los pastizales de esta región 229 especies de plantas pertenecientes a 72 familias. Sólo 9 especies pertenecen a la familia Poaceae, pero estas especies tienen la más alta cobertura total, seguidas por la familia Leguminosae.

En los pastizales se presentan condiciones microclimáticas que parecen afectar negativamente el establecimiento de muchas especies de selva. Las especies que se establecen en los pastizales cuentan con mecanismos de defensa contra herbívoros ungulados como espinas (p. ej.: *Mimosa pudica*), o son poco apetecibles (p.ej: *Stemmadenia donell-smithii*, *Asclepias curassavica* y *Acalypha diversifolia*), por lo cual pueden sobrevivir a pesar de la presencia del ganado (Guevara *et al.* 1992).

Los pastizales de esta región tienen entre uno y 35 años desde su origen, con un promedio de 20 años (Guevara *et al.* 1996) y los pastizales utilizados para este estudio tienen en promedio 26 años

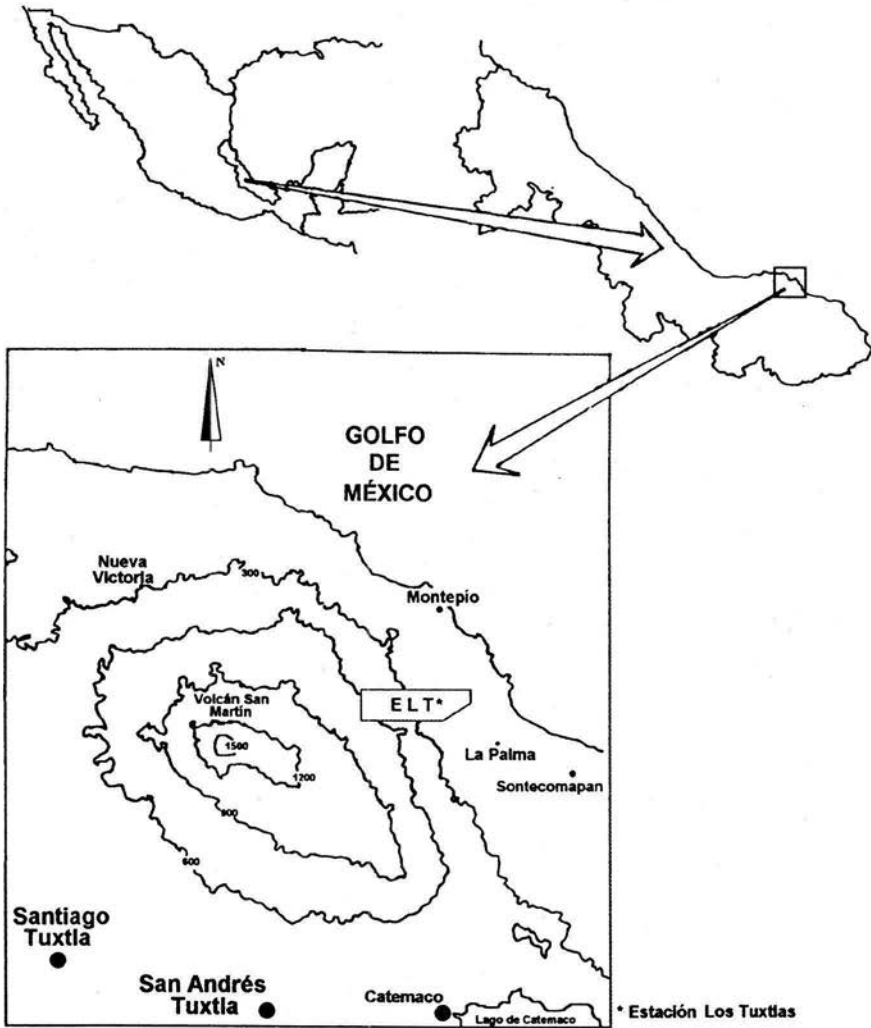
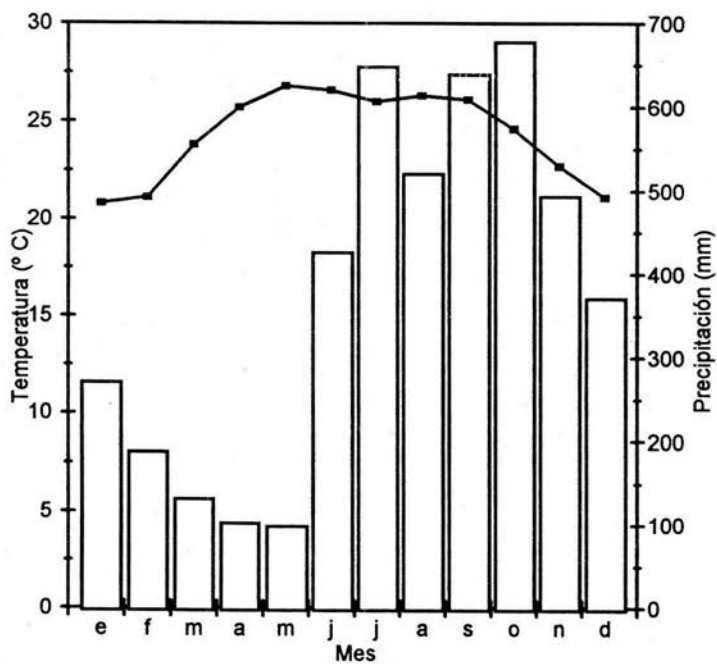


Figura 2. Mapa de localización de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver.



**Figura 3.** Climograma de la estación meteorológica de Coyame (30 km de la Estación), precipitación (□) y temperatura promedio (■). Basado en información de García (1988).

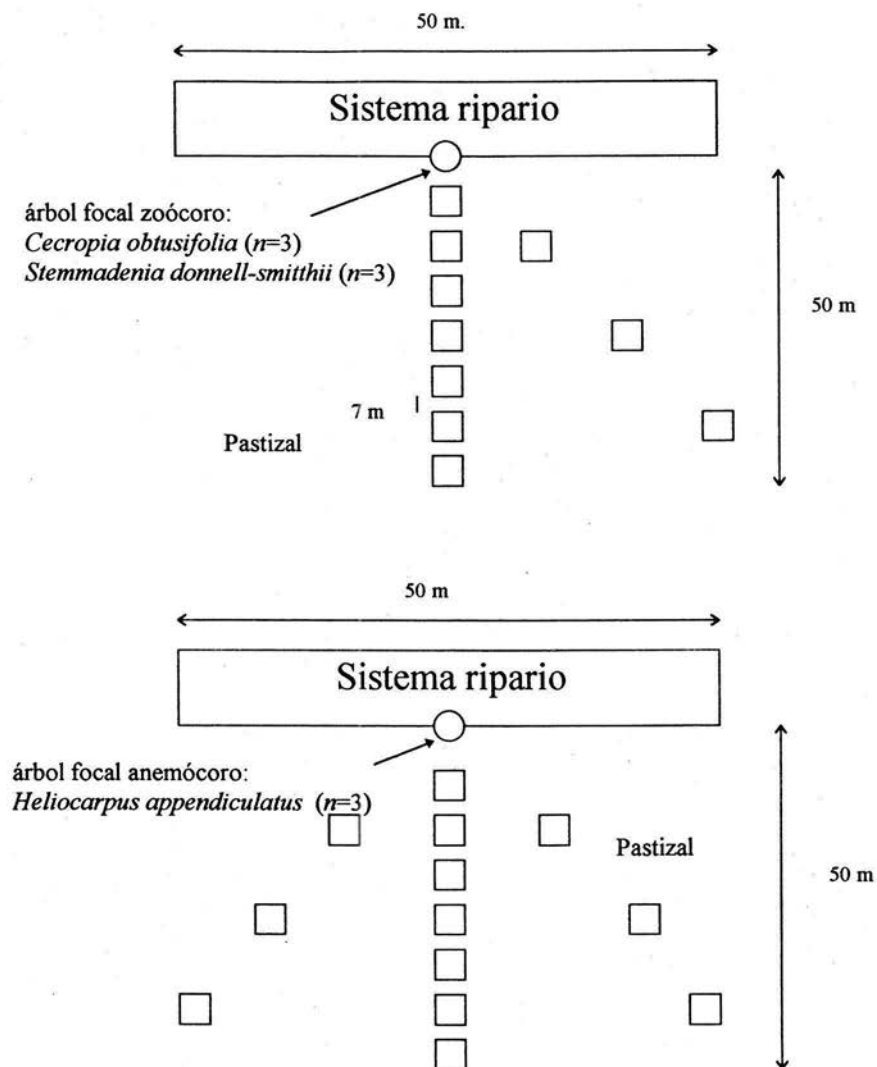
desde su origen (R. González-Montagut com. pers.). Parte de estos pastizales tanto de grama (*Paspalum conjugatum*, *Axonopus compressus* y *Panicum* spp. ) como de estrella (*Cynodon plectostachyus*) se utilizan para el cultivo de maíz o frijol temporalmente. Los pastizales se conservan mediante el corte manual de hierbas invasoras y el uso de herbicidas durante mayo y junio (Guevara *et al.* 1996).

## SISTEMA DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo en 12 sitios a lo largo de corredores riparios localizados en pastizales de la región de Los Tuxtlas. En cada sitio elegí un árbol focal dentro del sistema ripario cuya especie fue seleccionada por su importancia en la regeneración y por su síndrome de dispersión. Seleccioné dos especies pioneras: *Heliocarpus appendiculatus* y *Cecropia obtusifolia*, ya que su establecimiento en los sitios perturbados indica que el proceso de regeneración ha comenzado (Purata 1986). Estas especies presentan síndromes de dispersión contrastantes: *H. appendiculatus* es un árbol anemócoro y *C. obtusifolia* es un árbol zoócoro. La tercera especie elegida fue *Stemmadenia donnell-smithii*, la cual es considerada pionera o pionera tardía (Martínez-Ramos 1985) y se establece con bastante éxito en el pastizal (Purata 1986, Guevara y Laborde 1993). *Stemmadenia donnell-smithii* sólo es dispersada por aves, a diferencia de *C. obtusifolia*, que además de aves es dispersada por murciélagos y otros mamíferos arborícolas y terrestres (48 especies; Estrada *et al.* 1984). Los árboles elegidos a lo largo del sistema ripario fueron adultos, hembras (en el caso de *C. obtusifolia* y *H. appendiculatus*) en fructificación. Elegí tres sistemas riparios donde hubiera, en cada uno, un árbol de *C. obtusifolia*, tres sitios con un árbol de *H. appendiculatus* y tres sitios con un árbol de *S. donnell-smithii*. Tres sistemas riparios más fueron seleccionados aleatoriamente (no presentaban árbol focal). Los tres sitios por especie permitieron analizar las diferencias en el número de especies de la lluvia de semillas a partir de árboles zoócoros, anemócoros y ornitócoros.

En todos los sitios tracé una línea perpendicular al río en los primeros 50 metros, desde el árbol focal hacia el pastizal. En esta línea coloqué trampas de semillas (descritas más adelante) a intervalos de 7 m, teniendo un total de 7 trampas en esta perpendicular. Estas trampas cubrieron el gradiente que va del sistema ripario al pastizal.

Como parte de un estudio que se llevó a cabo de manera simultánea a éste (González-Montagut 1996), se colocaron trampas adicionales en disposición diagonal de la siguiente manera: en los sitios con árboles focales de *C. obtusifolia* y de *S. donnell-smithii* ( $n=6$ ) se colocaron líneas diagonales a ángulos de  $45^\circ$  entre el sistema ripario y la perpendicular (Fig. 4). Cada uno de estos sitios presentaba arroyos con diferentes orientaciones cardinales, por lo que la diagonal descrita



**Figura 4.** Esquema de la ubicación de las trampas de semillas ( □ ) y con respecto a los árboles focales ( ○ ) en pastizales de Los Tuxtlas, Ver.



**Tabla 1.** Descripción de los doce sitios de estudio. En el caso de los sitios de *H.appendiculatus* se colocaron dos diagonales con trampas, una a cada lado de la perpendicular.

	Altura (m) árbol focal	Pendiente del árbol focal hacia el pastizal	Orientación río abajo	Orientación línea perp.	Orientación línea diag
Sitio I <i>Cecropia</i>	10.6	0-14m diag :+2°	8°	98°	143°
Sitio II <i>Cecropia</i>	14.0	Terreno plano	344°	74°	119°
Sitio III <i>Cecropia</i>	13.4	Terreno plano	160°	250°	205°
Sitio I <i>Stemmadenia</i>	10.8	0-14m perp: +12° 14-28m diag:-16° 42m diag: -22°	268°	358°	313°
Sitio II <i>Stemmadenia</i>	12.8	0-49m perp: + 15	260°	170°	215°
Sitio III <i>Stemmadenia</i>	7.2	Terreno plano	34°	124°	169°
Sitio I <i>Heliocarpus</i>	19.5	0-49m diag: +4° 28m diag 2: -20	272°	2°	47° * 317°
Sitio II <i>Heliocarpus</i>	13.98	0-14m perp:+12° 14-49m perp: +6°	318°	48°	93° 3°
Sitio III <i>Heliocarpus</i>	13.33	0-21m perp: +4° 21-49m perp: +8°	300°	210°	255° 165°
Sitio I Aleatorio	-	Terreno plano	74°	344°	-
Sitio II Aleatorio	-	Terreno plano	4°	274°	-
Sitio III Aleatorio	-	Terreno plano	348°	258°	-

**Notas:**

1. En el sitio III de *C. obtusifolia* se modificaron ligeramente las distancias de las trampas de la diagonal debido a que éste coincidía con un riachuelo. La segunda trampa de la diagonal se colocó a 25 m de la perpendicular y la tercera trampa se colocó a los 45 m.

\*En el sitio I de *H. appendiculatus* la diagonal orientada 317° estuvo en una cañada, por lo que las trampas 2 y 3 de esta diagonal quedaron dentro del sistema ripario.

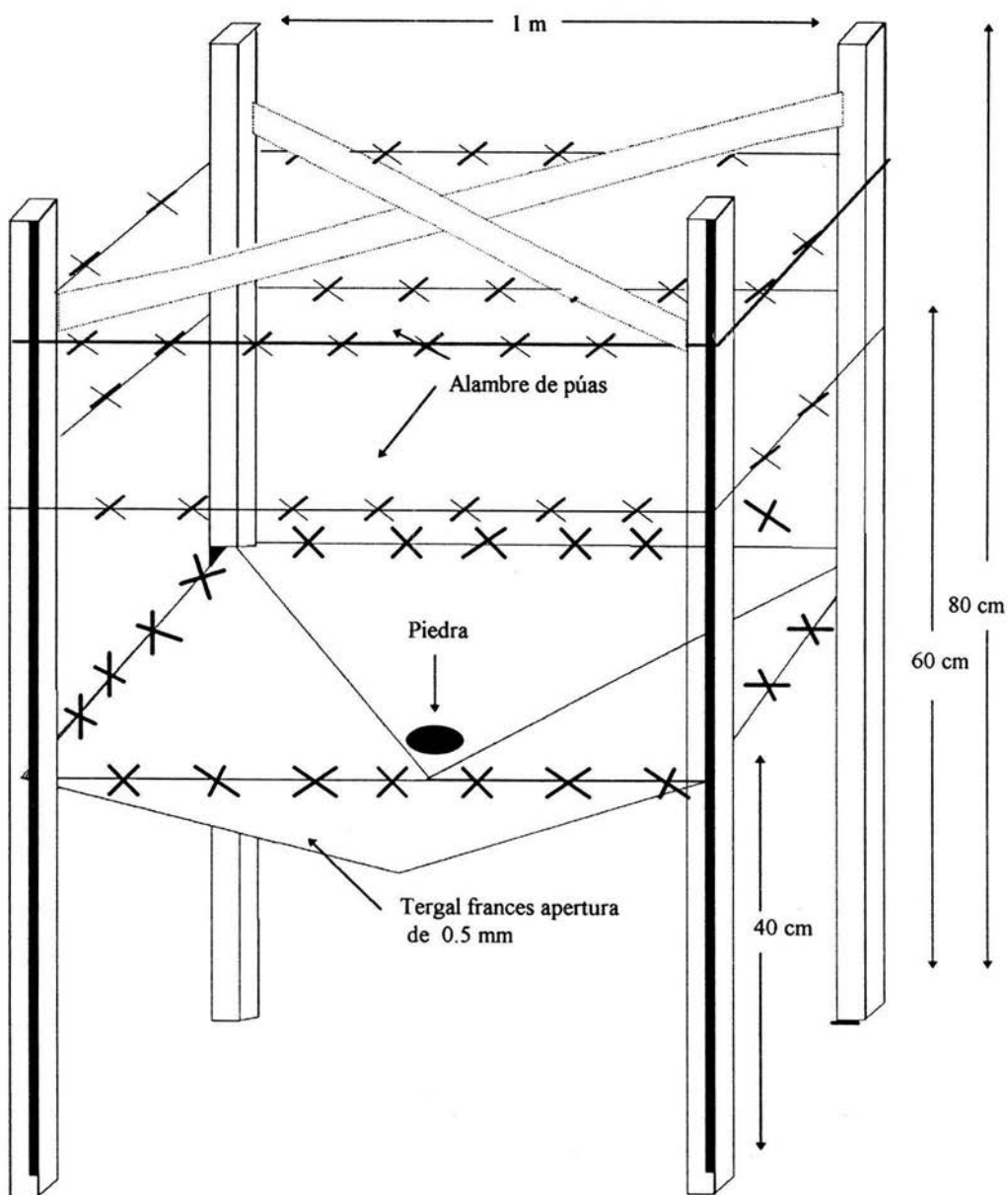


Figura 5. Diagrama de la trampa de semillas (Ver detalles en el texto).

anteriormente se colocó a un lado u otro del árbol elegido según la dirección predominante de los vientos (Tabla 1). Para los sitios con *H. appendiculatus* se trazaron líneas diagonales a ambos lados de la perpendicular para obtener información sobre el depósito de semillas de esta especie a ambos lados de la perpendicular. Se colocaron tres trampas en cada diagonal: la primera a la altura de la trampa perpendicular correspondiente a los 14 m, la segunda a la altura de la trampa perpendicular a los 28 m, y la tercera en la correspondiente a los 42 m. En los tres sitios restantes no se colocaron trampas en la diagonal dado que no tenían un árbol focal. Con las trampas de la perpendicular y las trampas de las diagonales, que incrementó el área de muestreo, se describió la lluvia de semillas en el gradiente o zona de transición entre el sistema ripario y el pastizal (Tabla 2).

**Tabla 2.** Diseño del sistema de trampas colectoras de semillas utilizado para caracterizar la lluvia de semillas en pastizales de la región de Los Tuxtlas, Ver.

Sitio	Número de trampas por sitio
<i>Cecropia obtusifolia</i> (n=3)	7 trampas en perpendicular y 3 en diagonal
<i>Stemmadenia donell-smithii</i> (n=3)	= 10 trampas por sitio
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> (n=3)	7 trampas en perpendicular y 6 en diagonal
	=13 trampas por sitio
Sin árbol focal (n=3)	7 trampas en perpendicular
	<b>TOTAL 120 trampas</b>

Las trampas de semillas se armaron con cuatro troncos de aproximadamente 1.5 m de altura, formando un cuadrado de un área de 1m<sup>2</sup> de captación de semillas (Fig. 5), teniendo así un total de 120 metros cuadrados cubiertos en este estudio (120 trampas). El cuadrado se encontraba rodeado de alambre de púas a tres alturas, a fin de evitar la destrucción de las trampas por el ganado. La primera altura fue de 40 cm y a partir de ella coloqué la tela receptora de semillas (tergal, apertura de 0.5 mm). Esta apertura permite pasar semillas menores de 0.5 mm que no fueron consideradas en este estudio. La segunda línea de alambre la coloqué a los 60 cm de altura y la tercera a 80 cm del suelo. En el centro de la tela coloqué una piedra de peso suficiente para formar un embudo. Adicionalmente coloqué dos troncos formando una cruz en la parte superior de la trampa para reforzarla. Coloqué

líneas de hilo nylon en la parte superior de la trampa y tiras de plástico, a fin de evitar que las aves percharan en las trampas y depositaran semillas, alterando la muestra. A todas las trampas les apliqué una capa de aceite de castor con resinas vegetales ("tanglefoot") en los cuatro troncos y en los cuatro palos de la parte superior, para evitar que hubiera depredación de las semillas posdispersión por hormigas y otros insectos.

Colecté las semillas de las trampas cada 15 días durante 6 meses: de febrero de 1994 a agosto de 1994. Este periodo comprende el principio de la época de secas, la época seca y una parte de la época de lluvias. Todo el material colectado en la trampa fue colocado dentro bolsas de papel etiquetadas con los datos correspondientes (no. de colecta, trampa y sitio). Las muestras húmedas las coloqué durante un periodo aproximado de 2 h a una temperatura de 30° C.

Las muestras de semillas fueron transportadas a la Ciudad de México para separarlas y contarlas por morfoespecie. Para separar las semillas de la hojarasca, pasé el material colectado por tres tamices de diferente apertura siendo el más pequeño de 0.59 mm. Anoté la cantidad de semillas por morfoespecie para cada una de las trampas y las guardé en sobres. Conservé una muestra de varias semillas por morfoespecie para su posterior identificación.

Para la identificación de semillas usé como referencia la colección de semillas de la EBTLT y del Herbario Nacional (MEXU). Las semillas que no fueron determinadas por este medio, lo fueron mediante la colecta de ejemplares con frutos en el campo. Las semillas fueron identificadas en la mayoría de los casos hasta nivel de especie y en contadas ocasiones sólo a nivel de género. Los pastos fueron identificados con la ayuda de los manuales del Departamento de Bromatología y Nutrición de la Facultad de Veterinaria y Zootecnia (De Konrinch 1973, Hitchcock 1951, Díaz 1985).

Las especies identificadas se clasificaron de acuerdo con su forma de crecimiento, vegetación a la que pertenecen, historia de vida (sólo para los árboles de selva) y síndromes de dispersión. La información necesaria para esta clasificación fue obtenida a partir de la literatura especializada (A. Castillo y G. Ibarra-Manríquez datos no publicados, Ibarra-Manríquez y Sinaca 1996a, Ibarra-Manríquez y Sinaca 1996b, Ibarra-Manríquez y Sinaca En prensa, Martínez-Ramos 1985, Orozco-Segovia *et al.* 1985, Popma *et al.* 1992, Soto-Castro 1992, Trejo 1976, Van Dorp 1985).

Para evaluar la relación entre la riqueza de especies de los sistemas riparios y la riqueza de especies de la lluvia de semillas en el pastizal adyacente, identifiqué las especies leñosas en edad

reproductiva a lo largo de los sistemas riparios de cada sitio, cuyos límites eran determinados por los bordes del sistema ripario y por una distancia de 25 metros a cada lado del árbol focal en forma paralela al río. De cada una de las especies tomé los siguientes datos: altura, radio de la copa y diámetro a la altura del pecho. Estas medidas permitieron una descripción general de la estructura del sistema ripario.

A fin de determinar los porcentajes de germinación de las semillas colectadas en la zona que va del sistema ripario al pastizal, sembré las semillas por morfoespecie en charolas (dimensiones: 36 cm largo, 16 cm ancho y 14 cm de profundidad) con una parte de vermiculita por cada 5 partes de agrolita. Las charolas fueron colocadas en un invernadero de la EBTLT y fueron regadas únicamente los días sin lluvia. Cada muestra de semillas permaneció de 3 a 5 meses en el invernadero y registré mensualmente la germinación, con lo cual consideré que obtendría una buena estimación de la viabilidad de las muestras. Las plántulas que murieron en un intervalo de muestreo fueron identificadas por la presencia de una testa vacía o de la plántula muerta.

Coseché las plántulas emergentes y las conté, conservando una plántula de cada morfoespecie como espécimen de herbario, a fin de cotejarlas con la colección de plántulas de la estación. Este proceso ayudó a la identificación adicional de las especies de cada muestra de semillas.

## ANÁLISIS DE DATOS

### a. *Diversidad de especies*

Una vez obtenido el número de especies y semillas de cada tipo de vegetación, calculé el índice de equitatividad de Shannon para cada grupo de especies (pastizal y selva) y para cada gremio de historia de vida para los árboles de selva (pioneros, nómadas y tolerantes) ( $J = \sum P_i \ln P_i / \ln S$  donde  $P_i$  es el número de individuos de la especie  $i$  y  $S$  es el número total de especies, Begon *et al.* 1990). Este índice permite evaluar la homogeneidad (repartición) numérica de las especies de los grupos. Un índice de equitatividad igual a 1 significa que cada una de las especies tiene el mismo número de individuos y conforme el índice se acerca a cero, éste indica una repartición muy heterogénea de individuos entre especies. En este caso, el número de semillas en los seis meses de estudio se consideró como el número de individuos.

#### **b. Lluvia de semillas a partir de árboles con diferente síndrome de dispersión**

Para poner a prueba la hipótesis de que la lluvia de semillas en la vecindad de la especie zoócoras (*C. obtusifolia*) es más rica en especies que la lluvia de semillas en la vecindad de la especie anemócora (*H. appendiculatus*), utilicé la prueba *U* de Mann-Whitney con base en el número de especies de la lluvia de semillas a los 6 meses. De la misma manera, comparé la lluvia de semillas a partir de un árbol zoócoro (*C. obtusifolia*) y uno ornitócoro (*S. donnell-smithii*). Comparé también el número de especies obtenido en la lluvia de semillas a partir de las especies zoócoras y ornitócoras (*C. obtusifolia* y *S. donnell-smithii*) y la especie anemócora (*Heliocarpus appendiculatus*).

#### **c. Riqueza florística del sistema ripario y riqueza en la lluvia de semillas**

A fin de conocer la coincidencia de las especies de los sistemas riparios y las especies obtenidas en la lluvia de semillas del pastizal inmediato, calculé índices de similitud expresados en porcentaje como  $S = 2C / A+B * 100$  (Krebs 1985), donde A representa el número de especies leñosas de los sistemas riparios, B el número de especies leñosas de la lluvia de semillas y C es el número de especies comunes para ambos sitios.

Para determinar si existe una relación entre la riqueza de especies en 50 metros de sistema ripario y la riqueza de especies en la lluvia de semillas del pastizal inmediato utilicé el Coeficiente de correlación de Kendall. Este es un coeficiente no paramétrico cuyas entradas fueron el número de especies en la lluvia de semillas de los pastizales y el número de especies leñosas en el sistema ripario inmediato. Este coeficiente sería significativo si el número de especies en la lluvia de semillas de los pastizales aumenta o disminuye a la par del número de especies presentes en el sistema ripario inmediato.

#### **d. Viabilidad de las semillas**

Para el análisis de los resultados de viabilidad tomé en cuenta sólo a aquellas especies que presentaron más de 30 semillas sembradas en más de una ocasión (Apéndice 2). Para comparar el porcentaje de germinación de las especies de selva con la de especies de pastizal utilicé la prueba *U* de Mann-Whitney. Para comparar los porcentajes de germinación entre los diferentes gremios de historias de

vida (pioneras, nómadas y tolerantes) utilicé la prueba de Kruskal-Wallis a fin de determinar la posible existencia de diferencias significativas.

*e. Lluvia de semillas a distintas distancias del sistema ripario*

Para describir la lluvia de semillas a distintas distancias del sistema ripario hice una gráfica con el número total de especies y de semillas de selva y de pastizal de todas las trampas de cada distancia del gradiente. Los valores finales son el promedio de especies y de semillas de selva y de pastizal para todas las distancias con su desviación estándar.

Hice gráficas similares a la anterior usando únicamente los datos de especies de selva para el mes de marzo (inicio de la época seca), el mes de abril (época seca) y agosto (época de lluvias) para observar la existencia de diferencia en la lluvia de semillas a distintas distancias del sistema ripario. Por último, hice una gráfica con el número total de especies de selva para los meses antes mencionados (marzo, abril y agosto).

## RESULTADOS

### • DESCRIPCION DE LA LLUVIA DE SEMILLAS

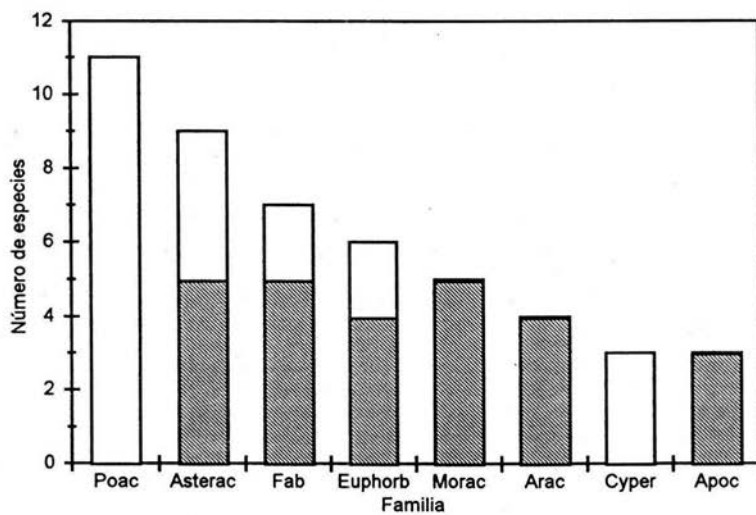
#### *IDENTIDAD DE LAS ESPECIES*

Se registraron en total 142 morfoespecies en la lluvia de semillas en los 6 meses de colecta en todos los sitios de estudio. De éstas se identificaron 115 a nivel de especie y tres a nivel de género (Apéndice 1). Dieciséis morfoespecies no fueron identificadas y a ocho morfoespecies se les asignó más de una morfoespecie. Las 118 especies cuya identidad se conoce pertenecen a 49 familias diferentes entre las que sobresalen, por número de especies, la familia Poaceae con 13 especies, la familia Asteraceae con nueve, la familia Fabaceae y Euphorbiaceae con siete especies cada una y la familia Moraceae con cinco. Tres familias presentaron cuatro especies: Mimosaceae, Solanaceae y Araceae. Ocho familias presentaron tres especies: Rubiaceae, Apocynaceae, Ulmaceae, Sapindaceae, Cyperaceae, Amaranthaceae, Malphigiaceae y Malvaceae. Nueve familias presentan sólo dos especies: Phytolaccaceae, Myrtaceae, Annonaceae, Convolvulaceae, Acanthaceae, Bignoniaceae, Cecropiaceae, Verbenaceae y Tiliaceae. Por último, las restantes 24 familias sólo presentan una especie: Rutaceae, Erythroxylaceae, Flacourtiaceae, Smilacaceae, Vitaceae, Rhamnaceae, Meliaceae, Loganiaceae, Maranthaceae, Cucurbitaceae, Dioscoreaceae, Melastomataceae, Arecaceae, Araliaceae, Aristolochiaceae, Commelinaceae, Connaraceae, Clusiaceae, Polygonaceae, Menispermaceae, Myrsinaceae, Burseraceae, Asclepiadiaceae y Piperaceae.

De las especies de pastizal, sobresalen la familia Poaceae, Cyperaceae y Asteraceae, mientras que de las especies de selva sobresalen la familia Asteraceae, Fabaceae, Moraceae y Araceae (Fig. 6).

El 67.8 % (80) de las especies recolectadas fueron de selva y el 32.2 % (38) fueron especies de pastizal. El número total de semillas en los seis meses de colecta fue 94 212. El número de semillas de selva (54 751) fue 1.5 veces mayor al número de semillas de pastizal (37 475). El índice de equitatividad de Shannon de las especies de selva (0.45) fue mayor al de las





**Figura 6.** Número de especies de las familias más importantes de pastizal (□) y de selva (▨) encontradas en 120 trampas de semillas en un gradiente sistema ripario-pastizal en Los Tuxtlas, Ver.

especies de pastizal (0.40), es decir, el número de individuos por especie es más homogéneo entre las especies de selva que entre las de pastizal.

### **SINDROMES DE DISPERSION**

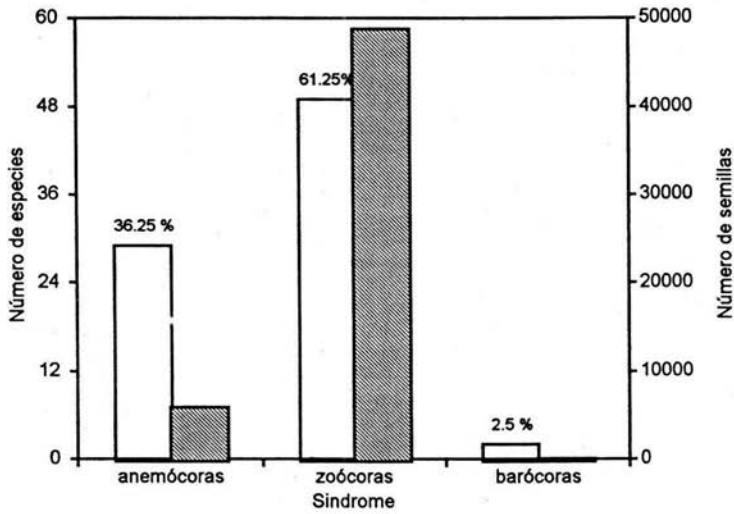
El mayor número de especies de selva presentaron zoocoria y representaron la mayor cantidad de semillas. Se obtuvo un porcentaje de especies anemócoras muy superior a lo citado en la literatura (menos del 15 %) pero con un número absoluto de semillas muy bajo. El porcentaje de especies barócoras de selva fue el menor, 2.5 % (Fig. 7).

De las especies de pastizal sólo un porcentaje bajo eran de especies anemócoras comparado con el porcentaje de especies endozoócoras. Sin embargo, el número de semillas anemócoras (27 155) fue cinco veces mayor que el de semillas endozoócoras (4 759). La dispersión por ectozoocoria tuvo una menor representación en las semillas recolectadas en comparación con la dispersión por anemocoria y por endozoocoria (Fig. 8). Hubo pocas especies barócoras de pastizal (tres especies) pero éstas reúnen un mayor número de semillas dispersadas que la ectozoocoria. Por último, al 10.5 % de las semillas no se les pudo asignar su síndrome de dispersión, ni se encontró en la literatura el posible agente dispersor.

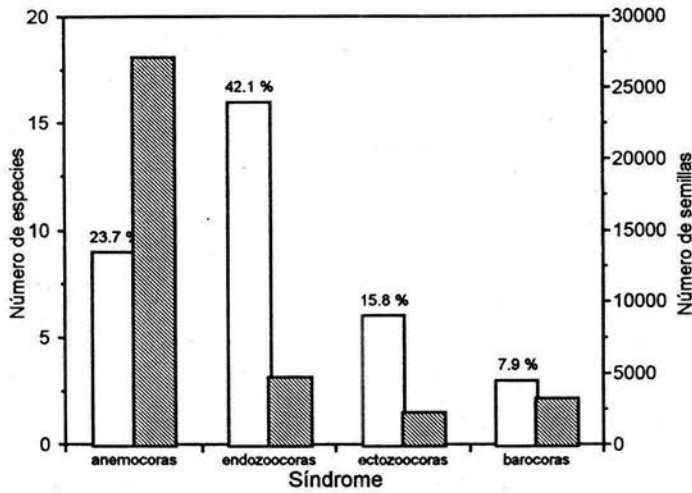
### **HISTORIA DE VIDA**

En la lluvia de semillas se obtuvieron 44 especies de árboles de selva y una palma, de los cuales 12 se identificaron como especies pioneras (26.7 %); 33 se identificaron como especies persistentes de las cuales 22 eran nómadas y 11 eran tolerantes (*sensu* Martínez-Ramos 1985) (Fig. 9).

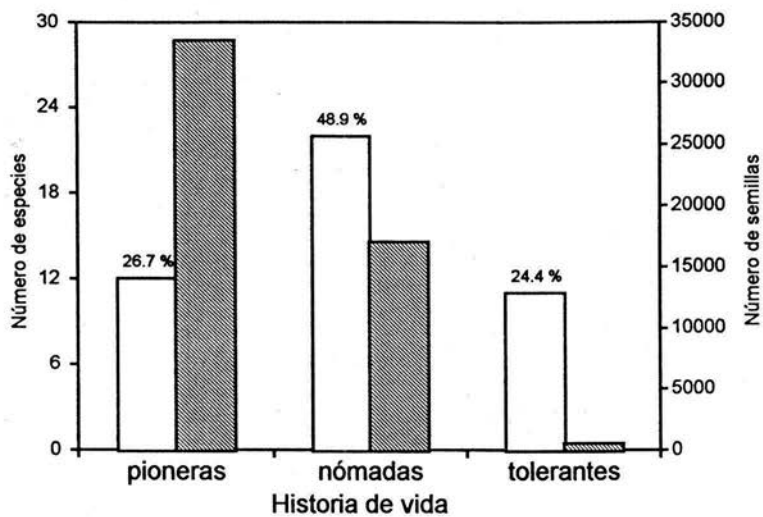
El número total de semillas de árboles de selva colectado fue de 51 104. El 65.6 % de las semillas de especies arbóreas correspondieron a especies pioneras y el 55.62 % del total de semillas pioneras fueron de *C. obtusifolia*; el resto de las especies pioneras representaron tan sólo el 10 % del total de semillas arbóreas. El restante 34.5 % de las semillas de especies arbóreas fueron de especies persistentes (33.3 % nómadas y 1.1 % tolerantes). Se obtuvieron 16 779 semillas de especies nómadas de las cuales el 17 % fueron del género *Ficus* (Fig. 10 y Apéndice 2).



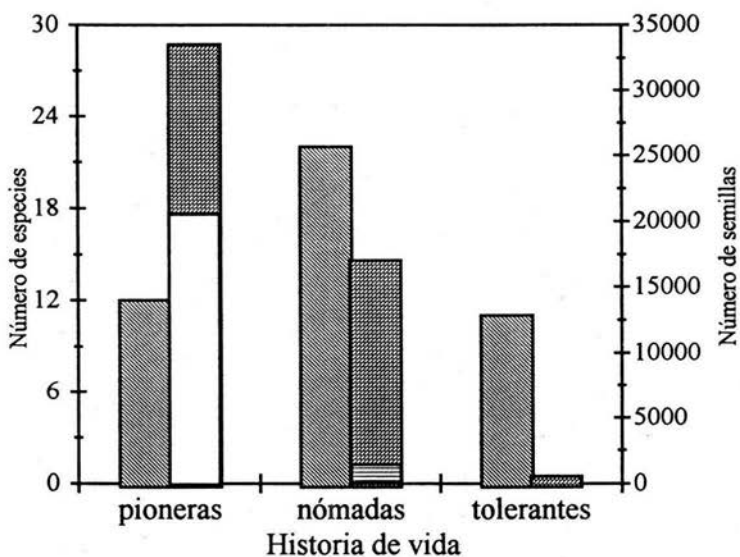
**Figura 7.** Número de especies (□) y de semillas (▨) de selva por tipo de síndrome de dispersión, obtenidas en 120 trampas de semillas en un gradiente sistema ripario- pastizal en Los Tuxtlas, Ver.



**Figura 8.** Número de especies (□) y de semillas (▨) de pastizal por tipo de síndrome de dispersión, obtenidas en 120 trampas de semillas en un gradiente sistema ripario-pastizal en Los Tuxtlas, Ver.



**Figura 9.** Número de especies (□) y de semillas (▨) de árboles de selva según su historia de vida, obtenidas en 120 trampas de semillas en un gradiente sistema ripario-pastizal en Los Tuxtlas, Ver.



**Figura 10.** Número de especies (▨) y de semillas (▩) de árboles de selva según su historia de vida. Se muestra también la proporción de semillas de *Cecropia obtusifolia* (□) dentro del total de semillas de especies pioneras y la proporción de semillas de *Ficus* (▧) dentro del total de semillas de especies nómadas obtenidas en 120 trampas de semillas en un gradiente sistema ripario- pastizal en Los Tuxtlas, Ver.

Dentro de las especies nómadas zoócoras podemos reconocer dos grupos (Martínez-Ramos 1985): especies zoócoras con semillas grandes y con semillas chicas. Se registraron nueve especies zoócoras con semillas mayores a los 0.05 cm de diámetro ( $< 2$  cm) que reunieron 764 semillas (0.8 % del total de semillas obtenidas). Las especies nómadas con semillas pequeñas (seis especies) reunieron el mayor número de semillas dentro de esta historia de vida: 16 015 (17 % del total de semillas obtenidas y 94 % del total de semillas nómadas). Las siete especies anemócoras nómadas obtenidas reunieron 237 semillas que corresponden al 0.2 % del total de semillas obtenidas.

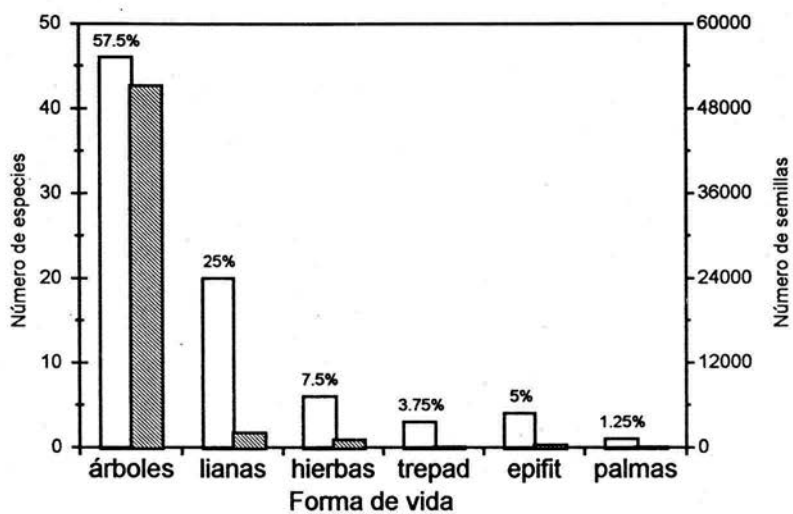
De las especies tolerantes obtenidas en la lluvia de semillas de pastizales, una es anemócora, nueve son zoócoras dispersadas por aves y por murciélagos y una, *Astrocaryum mexicanum*, es dispersada por ardillas (Sarukhán 1980). Las especies tolerantes presentaron el mayor índice de equitatividad de Shannon ( $J = 0.58$ ) seguidas por las nómadas ( $J = 0.56$ ), y por último las pioneras ( $J = 0.43$ ).

### **FORMAS DE CRECIMIENTO**

De las especies obtenidas en la lluvia de semillas, 45 correspondieron a árboles y presentaron el mayor número de semillas (51 135). Las especies de lianas ocuparon el segundo lugar, con 20 especies y pocas semillas (2 060). De las 20 especies de lianas registradas en la lluvia de semillas de pastizales, 14 son anemócoras y seis son zoócoras. Se obtuvieron 1 933 semillas de lianas anemócoras que corresponden al 93.8 % del total de semillas de lianas (2 060). Por otra parte, de las seis especies de lianas zoócoras se obtuvieron 127 semillas, sobresaliendo *Cissus microcarpa* con 107 semillas.

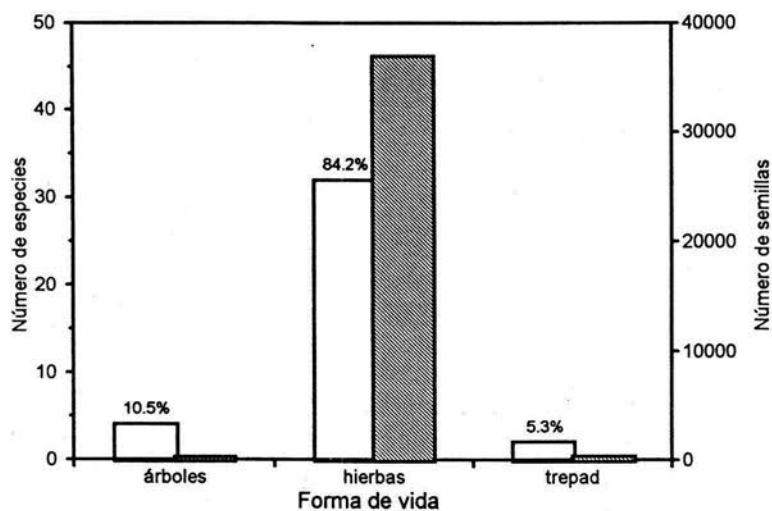
El 17.5 % restante correspondió a hierbas, trepadoras, epífitas y palmas (Fig. 11). De las especies epífitas obtenidas en la lluvia de semillas sobresalió *Aechmea bracteata*, una epífita zoócora; el 97.7 % de las semillas de epífitas eran de esta especie.

De las especies de pastizal, la forma de crecimiento mejor representada fueron las hierbas con 32 especies y 37 934 semillas. De las especies de hierbas, el 34.4 % (11 especies) y el 81.8 % (30 222) de las semillas son de pastos. Los árboles corresponden, en su mayoría, a especies introducidas (Fig. 12).



**Figura 11.** Número de especies (□) y de semillas (▨) de selva según su forma de vida obtenidas en 120 trampas de semillas en un gradiente sistema ripario-pastizal en Los Tuxtlas, Ver.





**Figura 12.** Número de especies (□) y de semillas (▨) de pastizal según su forma de vida, obtenidas en 120 trampas de semillas en un gradiente sistema ripario-pastizal en Los Tuxtlas, Ver.

- **DIFERENCIAS EN LA LLUVIA DE SEMILLAS A PARTIR DE ARBOLES ANEMOCOROS, ZOOCOROS Y ORNITOCOROS.**

En promedio, el número de especies obtenidas en la vecindad de la especie anemócora ( $30.3 \pm 1.89$  D.E.) no fue estadísticamente diferente respecto al obtenido a partir de la especie zoócora (*C. obtusifolia*) ( $29.3 \pm 4.18$  D.E.;  $U$  de Mann-Whitney = 3;  $P= 0.658$ ).

Las diferencias entre el número de especies obtenidas en la lluvia de semillas a partir de la especie ornitócora (*S. donnell-smithii*) ( $n= 3$  sitios;  $26.33 \pm 2.62$ ) y las obtenidas a partir de la especie zoócora (*C. obtusifolia*) ( $n= 3$  sitios;  $29.3 \pm 4.18$ ) tampoco resultaron significativas ( $U$  de Mann-Whitney = 2.5;  $P= 0.506$ ).

Las diferencias entre el número de especies obtenidas en la lluvia de semillas a partir de las especies zoócoras como grupo (*C. obtusifolia* y *S. donnell-smithii*) ( $n= 6$  sitios ;  $27.8 \pm 3.8$  D.E.) y el número de especies obtenidas en la lluvia de semillas a partir de la especie anemócora (*H. appendiculatus*) ( $n= 3$  sitios;  $30.3 \pm 1.89$  D.E.) no fue significativa ( $U$  de Mann-Whitney = 0.5;  $P= 0.3621$ )

- **RIQUEZA FLORISTICA DE SISTEMAS RIPARIOS Y RIQUEZA EN LA LLUVIA DE SEMILLAS**

En los sistemas riparios se encontraron 292 individuos de 84 especies leñosas pertenecientes a 35 familias. Las especies mejor representadas, por número de individuos, fueron *Croton schiedeanus* ( $n=66$ ), *Sapium nitidum* ( $n=25$ ), *Cupania glabra* ( $n=20$ ) y *Tabernaemontana alba* ( $n=13$ ). El 54.8 % de las especies encontradas en los sistemas riparios sólo estaban representadas por un individuo. El promedio total del diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los individuos fue de  $36.25 \text{ cm} \pm 33.27$  D.S. y el promedio total de la altura de todos los individuos fue de  $11.01 \text{ m} \pm 5.31$  D.E. (Apéndice 3).

El coeficiente de correlación de Kendall utilizado para determinar una posible relación entre el número de especies leñosas en el sistema ripario y el número de especies leñosas de la lluvia de semillas del pastizal no fue significativo ( $\tau= 0.112$ ;  $P= .6122$  ). Es decir, no hay un mayor número de especies leñosas en la lluvia de semillas de los pastizales que tienen un sistema ripario

inmediato rico en especies que en la lluvia de semillas de pastizales cercanos a sistemas riparios de menor riqueza de especies leñosas.

Los índices de similitud de las especies leñosas del sistema ripario con las especies de la lluvia de semillas del pastizal inmediato se muestran en la Tabla 3. Los índices en general fueron bajos ( $\leq 29$ ), es decir, pocas especies leñosas presentes en la lluvia de semillas se encuentran en el sistema ripario inmediato.

**Tabla 3.** Índices de similitud entre las especies leñosas que se encontraron en el sistema ripario y las especies de la lluvia de semillas del pastizal inmediato.

<i>Sitio</i>	<i>Índice de similitud (%)</i>
1	22
2	23
3	29
4	5
5	9
6	24
7	16
8	18
9	20
10	21
11	26
12	28

#### • VIABILIDAD DE LAS SEMILLAS

##### *VARIACION ENTRE SITIOS*

Se condujo una prueba *U* de Mann-Whitney a fin de determinar si había diferencias significativas entre los porcentajes de germinación de las semillas de pastizal y la de las semillas de selva (Apéndice 4). Aunque en promedio la viabilidad de las semillas de pastizal ( $32.47 \% \pm 17.71$  D.E.) fue mayor que la viabilidad de las semillas de selva ( $25.90 \% \pm 22$  D.E.), las diferencias no fueron significativas ( $U$  de Mann-Whitney = 250;  $P=0.1786$ ).

## **VARIACION ENTRE HISTORIAS DE VIDA**

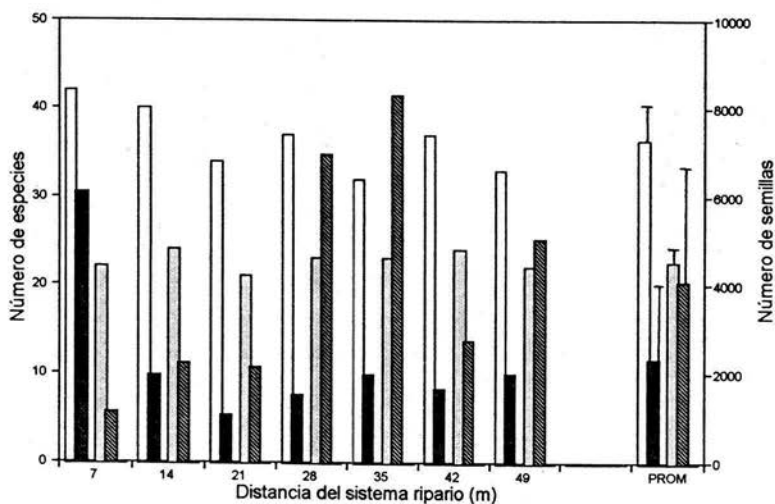
El grupo de árboles nómadas presentó el porcentaje promedio de germinación más alto ( $29.8 \% \pm 23.26$  D.E.), el cual es muy parecido al de las especies pioneras ( $29.05 \% \pm 19.92$  D.E.) y finalmente las tolerantes presentaron la menor germinación ( $18.73 \% \pm 9.79$  D.E.). Sin embargo, debido a la gran variación intra-grupos, las diferencias no fueron significativas ( $H$  de Kruskal-Wallis = 0.447643;  $P=0.7999$ ).

### **• LLUVIA DE SEMILLAS A DISTINTAS DISTANCIAS DEL SISTEMA RIPARIO**

En la lluvia de semillas colectada en el gradiente sistema ripario-pastizal para los 6 meses, no se observó el patrón esperado en el número total de especies de selva en relación con la distancia del sistema ripario, aunque se notó una disminución drástica en el número total de semillas de selva en los primeros 14 metros. En las trampas subsecuentes, el número total de semillas de selva muestra fluctuaciones irregulares.

El número total de especies de pastizal se mantuvo prácticamente constante durante los 6 meses a diferentes distancias del sistema ripario. El número total de semillas de pastizal presentó los valores más bajos cerca del sistema ripario que lejos de él. En promedio, para todas las trampas en todos los meses, el número de especies de selva fue más alto ( $36.43 \pm 3.41$  D.E.) que el número de especies de pastizal ( $22.57 \pm 1.049$  D.E.) y estas diferencias fueron estadísticamente significativas ( $U$  de Mann-Whitney = 3.14;  $P= 0.0016$ ). El promedio del número de semillas de pastizal ( $4076.71 \pm 2527.69$  D.E.) para todas las trampas en todos los meses, fue más alto que el de selva ( $2321.3 \pm 1575.5$  D.E.), sin embargo, las diferencias no fueron estadísticamente significativas ( $U$  de Mann-Whitney = 10;  $P= 0.063$ ) (Fig. 13). Considerando los datos en promedio por trampa se observó la misma tendencia aunque, como se esperaba, los valores se reducen en todos los casos.

En la lluvia de semillas del gradiente durante marzo (inicio de la época seca), el número total de especies de selva y de pastizal fluctuaron sin tendencia alguna a lo largo del gradiente. El número total de semillas de selva fue bajo de los 7 a los 35 m de distancia desde el sistema ripario, pero a partir de esta distancia mostró un aumento ( a los 42 m y 49 m de distancia del sistema ripario), mientras que las semillas de pastizal mostraron su número más bajo cerca del sistema



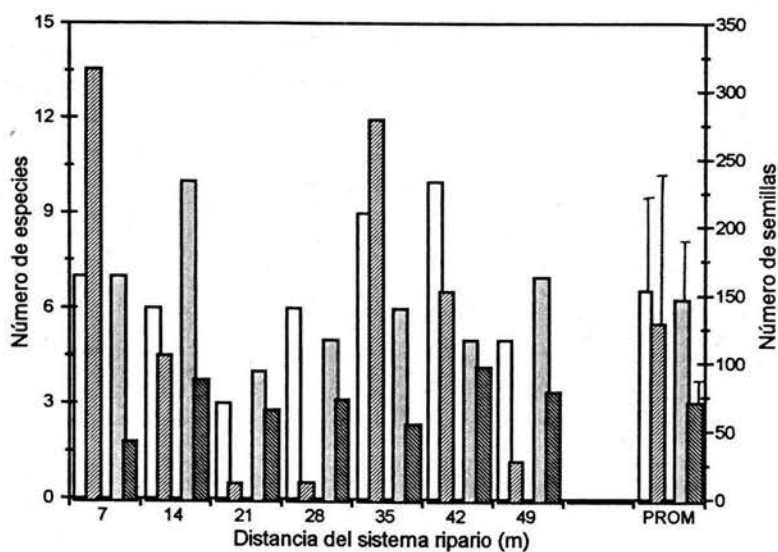
**Figura 13.** Número total de especies de selva (□), de pastizal (▨) y número total de semillas de selva (■) y de pastizal (■) para todas las trampas del gradiente sistema ripario-pastizal para las colectas de febrero de 1994 a agosto de 1994. Los valores finales son el promedio  $\pm$  desviación estándar.

ripario y tuvieron fluctuaciones numéricas en las siguientes trampas. No se apreció una disminución evidente en el número total de especies de selva en relación con la distancia del sistema ripario. Tampoco se observó un aumento en el número total de especies de pastizal conforme se adentra en el pastizal (Fig. 14).

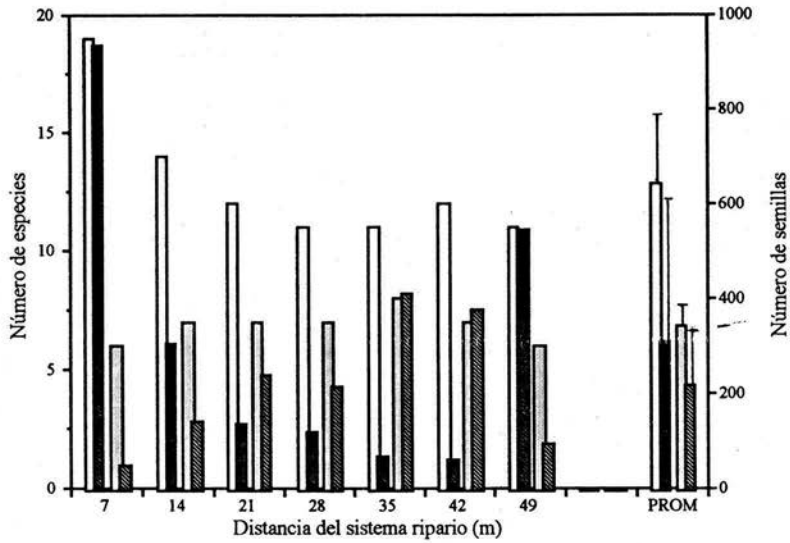
En la lluvia de semillas del gradiente durante el mes de abril (época seca) hubo una tendencia clara que muestra la disminución del total de especies de selva conforme aumentó la distancia al sistema ripario, tal como se esperaba. El número total de semillas siguió esta misma tendencia pero en la trampa más distante del ripario, se registró un inesperado aumento. En el caso de las especies de pastizal, éstas mantuvieron un número similar en todas las trampas, pero el número total de semillas aumentó hacia el pastizal y en las últimas trampas volvió a disminuir. Al igual que en los casos anteriores, cerca del ripario se presentó el número más bajo de semillas de pastizal (Fig. 15).

En agosto (época de lluvias), la lluvia de semillas en el gradiente mostró que tanto el número total de semillas como el número total de especies de selva fue muy bajo y fluctuó sin tendencia respecto a la distancia con el sistema ripario. En el caso de las semillas de pastizal, el número total de especies aumentó con la distancia del ripario en los primeros 28 metros, a partir de los cuales disminuyó y volvió a aumentar a los 50 metros. En este caso, el número total de semillas de pastizal fue muy alto comparado con las semillas de selva (Fig. 16). Considerando los datos en promedio por trampa para cada uno de los meses (marzo, abril y agosto), se observó la misma tendencia aunque como se esperaba, los valores se reducen en todos los casos.

La comparación del número de especies de selva en los tres meses antes mencionados muestra que en abril se presentó el mayor número de especies en todas las trampas y una tendencia a la disminución del número de especies con el aumento en la distancia desde el sistema ripario. En los otros meses (marzo y agosto) no se observó esta tendencia y el número de especies por trampa fue menor (Fig. 17).

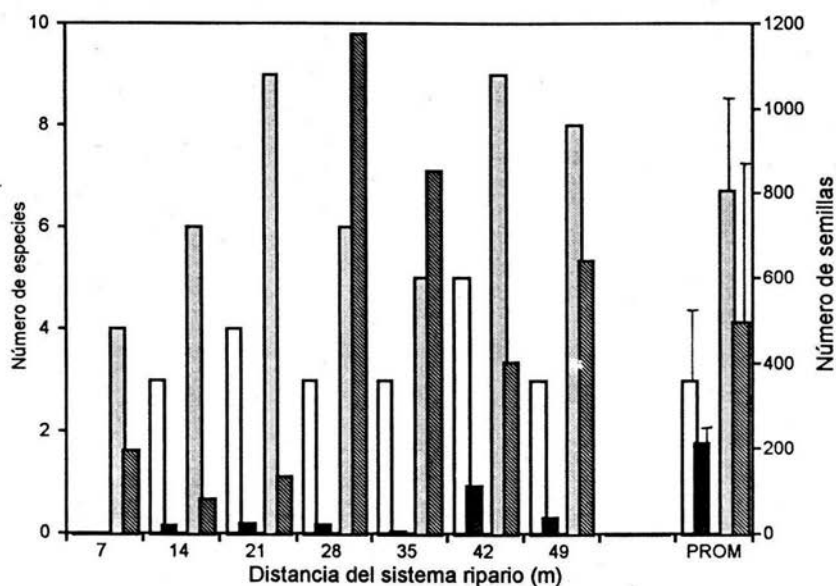


**Figura 14.** Número total de especies de selva (□), de pastizal (▨) y número total de semillas de selva (▧) y de pastizal (▩) para todas las trampas del gradiente sistema ripario-pastizal para el mes de marzo de 1994 (inicio de la época seca). Los valores finales son el promedio  $\pm$  desviación estándar.



**Figura 15.** Número total de especies de selva (□), de pastizal (▨) y número total de semillas de selva (■) y de pastizal (▩) para todas las trampas del gradiente sistema ripario-pastizal para el mes de abril de 1994 (época seca). Los valores finales son el promedio  $\pm$  desviación estándar.

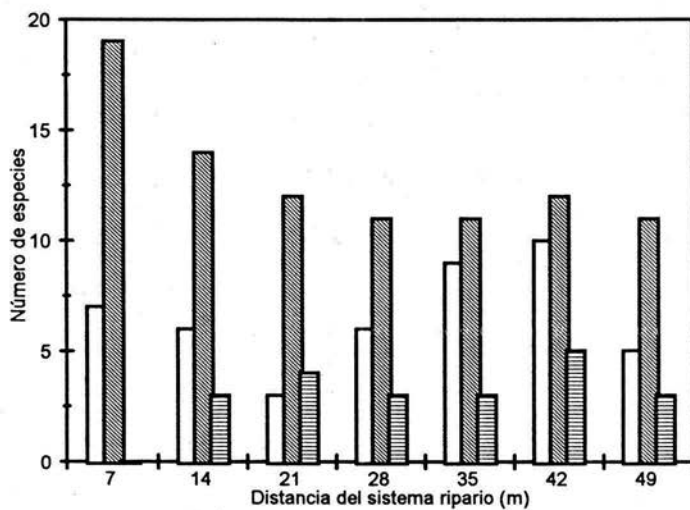




**Figura 16.** Número total de especies de selva (□), de pastizal (▨) y número total de semillas de selva (□) y de pastizal (▨) para todas las trampas del gradiente sistema ripario-pastizal para el mes de agosto de 1994 (época de lluvias). Los valores finales son el promedio  $\pm$  desviación estándar.



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA



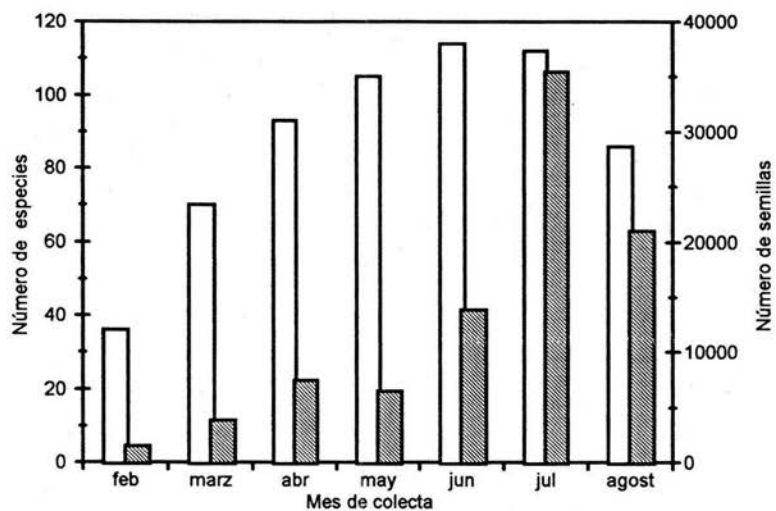
**Figura 17.** Número total de especies de selva para todas las trampas del gradiente sistema ripario-pastizal para tres meses: marzo (□), principios de la época seca; abril (▨), época seca; y agosto (▨), época de lluvias de 1994 en pastizales de Los Tuxtlas, Ver.

- **VARIACION TEMPORAL**

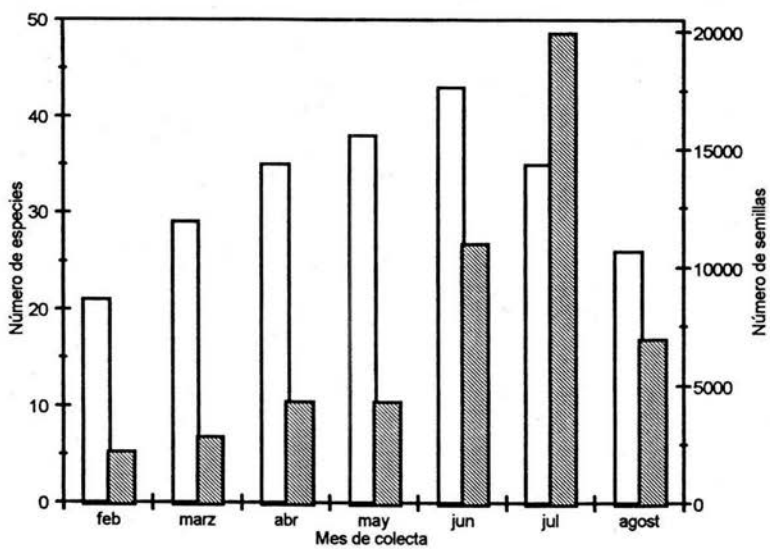
El número de especies (de selva y pastizal) alcanzó un pico en el mes de junio. En cuanto al número de semillas, se observó un patrón similar al patrón del número de especies alcanzando un máximo en el mes de julio (Fig. 18).

Para las especies de selva exclusivamente, el patrón observado en el número de especies y el número de semillas fue prácticamente igual al anterior, sólo que el número de semillas en julio no parece corresponder al número de especies. En este mes se observó una gran cantidad de semillas (19 915) que corresponden a 35 especies, mientras que en el mes anterior (junio) se colectaron 43 especies y sólo 11 002 semillas (Fig. 19).

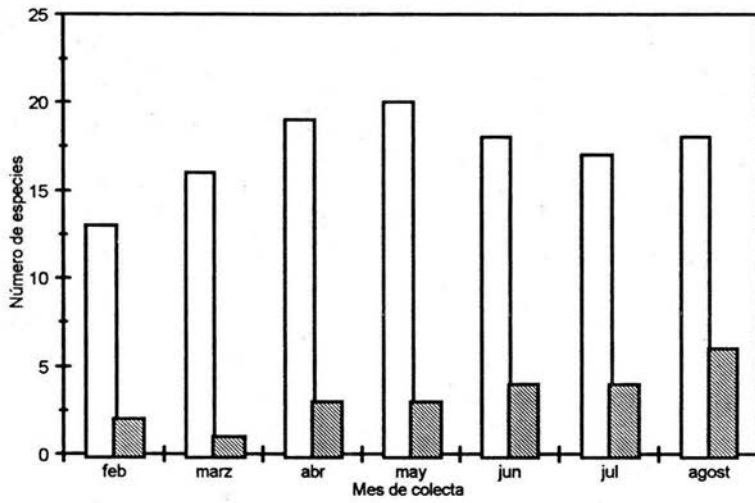
Para las especies de pastizal, hubo un pico de dispersión de semillas con fruto seco en la época seca, mientras que los frutos carnosos mostraron un incremento en el número de especies dispersadas conforme se acercaba la época de lluvias (Fig. 20).



**Figura 18.** Número de semillas (□) y de especies (▨) de selva y de pastizal para cada uno de los meses de colectas. Lluvia de semillas en un gradiente sistema ripario-pastizal en Los Tuxtlas, Ver.



**Figura 19.** Número de semillas (□) y de especies (▨) de selva en cada uno de los meses de colecta. Lluvia de semillas en un gradiente sistema ripario-pastizal en Los Tuxtlas, Ver.



**Figura 20.** Número de especies de pastizal con frutos secos (□) y carnosos (▨) en cada uno de los meses de colecta. Lluvia de semillas en un gradiente sistema ripario-pastizal en Los Tuxtlas, Ver.

## DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio pueden discutirse con base en el esquema planteado en la figura 21. En la lluvia de semillas de pastizales se obtuvo sólo el 10.8 % del total de especies de selva que se encuentran en los listados florísticos de este lugar sin incluir a orquídeas y helechos (Ibarra-Manríquez y Sinaca 1996a, 1996b, en prensa). Esta gran reducción de especies pudo ser causada por la contribución diferencial de las fuentes de semillas, la eficiencia de los vectores de dispersión y la fenología de las especies. A esto habría que apoyar el hecho de que no todas las especies producen semillas todo los años (por ej., *Nectandra ambigens*, Sánchez-Garduño 1995).

Los resultados de este estudio mostraron una baja coincidencia entre las especies leñosas de la lluvia de semillas en pastizales y las especies leñosas del sistema ripario inmediato. Esto sugiere que no todas las especies que se encuentran en el sistema ripario dispersan sus semillas al pastizal inmediato y que muchas especies llegan de sistemas riparios más alejados o de otros fragmentos de selva. La lluvia de semillas de selva en los pastizales tiene como fuente de semillas a los sistemas riparios (especies locales) y a otros fragmentos de selva (especies exógenas; Fig. 21). Se consideran especies exógenas a aquellas cuya fuente de semillas se encuentra en otros sistemas riparios, fuera de los 50 m de sistema ripario que fueron enlistados o en la vegetación remanente de selva, incluyendo los fragmentos o los árboles remanentes.

Las especies exógenas son probablemente zoócoras (dispersadas por animales), ya que las aves frugívoras pueden llevar las semillas de los frutos que consumen, a lugares muy alejados (Van Dorp 1985). La diversidad faunística en los pastizales (aves y mamíferos) se restringe a aquellas especies que pueden alimentarse y refugiarse en hábitats creados por el hombre, como los campos agrícolas (Estrada *et al.* 1993), y en la vegetación remanente de selva (como los sistemas riparios). El porcentaje de especies zoócoras de selva obtenido en la lluvia de semillas de pastizales es similar a lo reportado en la literatura en cuanto a listados florísticos (Ibarra-Manríquez 1985, Sánchez-Garfias 1991; Tabla 4), sin embargo, el porcentaje es ligeramente menor si se compara con un trabajo de dispersión de semillas dentro de la selva (Soto-Castro 1992). Esto sugiere que no todas las aves que se mueven en la selva y se alimentan en ella, salen

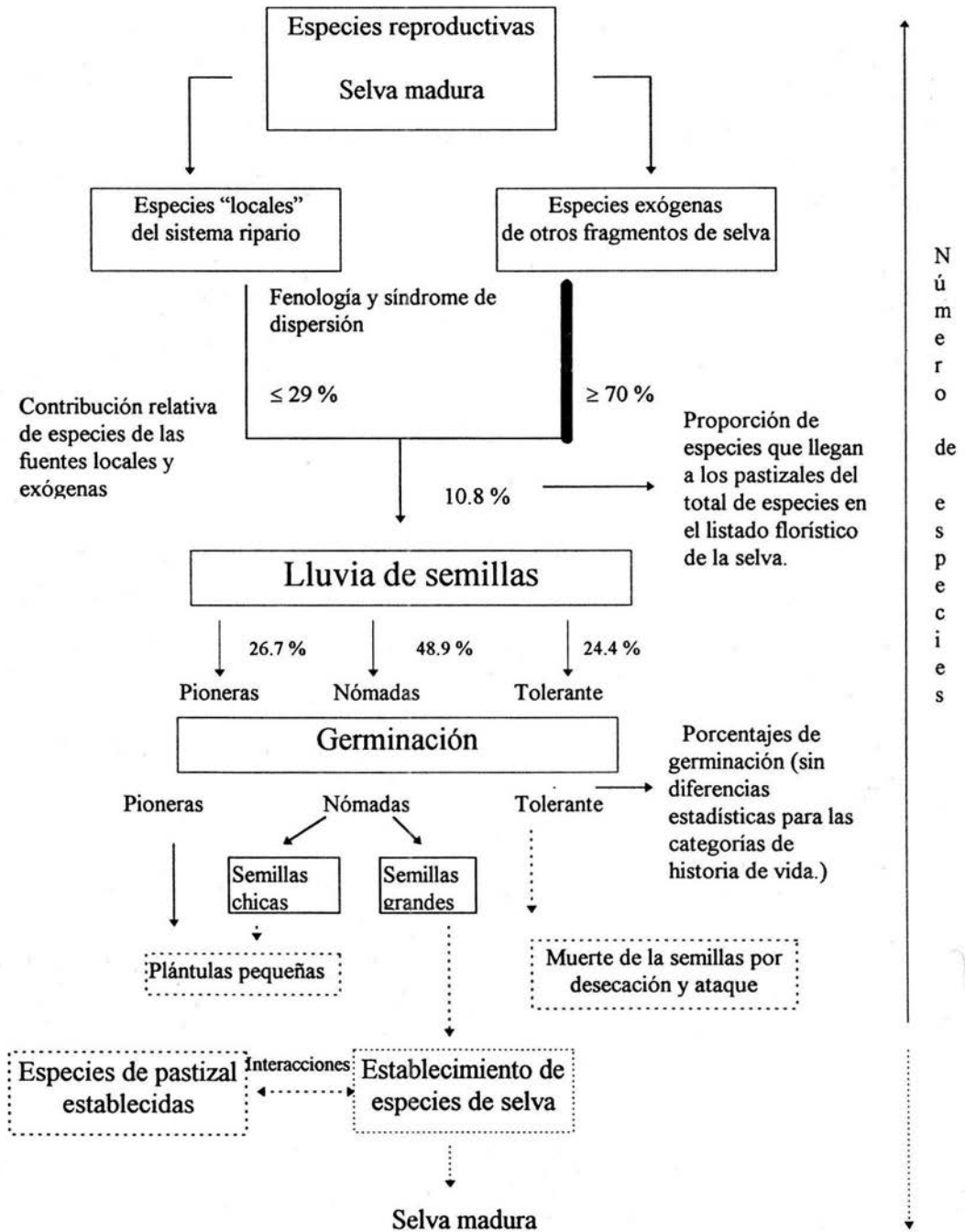


Figura 21. Diagrama de los componentes importantes del potencial florístico en la regeneración de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, analizados en este estudio. Los recuadros y líneas punteadas representan etapas y vías teóricas que no fueron analizadas en este estudio.



después al pastizal (Estrada *et al.* 1993). Además, similar a lo que ocurre dentro de la selva, las semillas exógenas son las que determinan en mayor medida la riqueza de las especies presentes en la lluvia de semillas de un sitio (Martínez-Ramos 1994).

**Tabla 4 .** Porcentajes de síndromes de dispersión para las selvas húmedas. Entre paréntesis se muestra el número de especies estudiadas.

Autor	Ibarra-Manríquez 1985 (110 sp)	Sánchez-Garfías <i>et al.</i> 1991 (364 sp)	Soto-Castro 1992 (69 sp)	Este estudio (45 sp)
Síndrome				
zoócoro	77.2 %	71.7 %	88.4 %	71.1 %
no-zoócoro	22.7 %	28.3 %	11.6 %	28.9 %

Las aves dispersoras generan sombras de semillas unidireccionales (Willson 1993) cuya dirección depende de la existencia de otros sitios de percha (árboles remanentes o fragmentos de selva), la disponibilidad de frutos y la cercanía de nidos (Guevara y Laborde 1993). Estos factores podrían explicar porqué a finales y a principio de la época de lluvias (pico de dispersión de semillas de especies zoócoras) no se presentó una disminución clara en el número de semillas de selva a lo largo de los 50 m de distancia al sistema ripario. El número de especies y semillas zoócoras no disminuyó conforme aumenta la distancia desde el sistema ripario, posiblemente porque las aves pueden estar dispersando semillas a lugares más lejanos.

Dado que el comportamiento de las aves puede afectar la lluvia de semillas zoócoras, probablemente un conjunto de árboles en donde predomina un solo síndrome de dispersión, puede determinar la lluvia de semillas en un sitio. Esta modificación podría darse si un grupo de árboles brinda una gran cantidad de alimento o sirve únicamente de lugar de percha (especies anemócoras). En este trabajo no se encontraron diferencias significativas en el número de especies en la lluvia de semillas a partir de un solo árbol con síndrome de dispersión anemócoro (sin

atractivo) o zoócoro (atractivo). Posiblemente estos resultados diferirían al considerar el síndrome prevalente en el sistema ripario.

Las aves frugívoras de selva (dispersoras potenciales) cruzan los pastizales si el lugar al que se dirigen es “atractivo”. La cantidad y la calidad de árboles con frutos carnosos que se encuentren en el sistema ripario puede resultar atractivo para las aves, lo que favorecería el arribo de agentes dispersores potenciales. Se espera, por lo tanto, que una mayor proporción de árboles de especies zoócoras en el sistema ripario se refleje en un aumento de semillas pertenecientes a especies zoócoras en la lluvia de semillas del pastizal inmediato. La dirección que tomen las aves al salir del sistema ripario puede influir este proceso, que merece estudios adicionales. La composición de especies en las unidades del paisaje de Los Tuxtlas como son los fragmentos de selva, los árboles remanentes y los sistemas riparios deben ser considerados como un factor importante en la regeneración de los pastizales.

Es posible que el diseño experimental usado no haya sido el más indicado para analizar la diferencia en la riqueza de la lluvia de semillas a partir de árboles con diferente síndrome de dispersión. La lluvia de semillas cerca de un árbol zoócoro que es visitado por muchas aves dispersoras debería ser medida mediante trampas colocadas al azar en una área circular alrededor del árbol focal y no en una línea a partir de él. Los animales que visitan el árbol para alimentarse ahí podrían dejar las semillas que traen de otros sitios bajo la copa del árbol en el que están perchando o abandonar el árbol en cualquier dirección y depositar las semillas mientras vuelan. Además, sería conveniente buscar árboles focales zoócoros que estuvieran rodeados de árboles no atractivos (anemócoros o que no tengan frutos). Otra posible causa de la falta de diferencias en la riqueza de la lluvia de semillas a partir de árboles con diferente síndrome de dispersión pudo ser que los frutos de los árboles zoócoros (*S. donnell-smithii*) fueron depredados previo a la dispersión por *Amazona autumnalis* (Psittacidae) en dos de los tres sitios de estudio. Esto provocó probablemente que en estos sitios el árbol focal no representara una fuente de alimento, lo que posiblemente influyó en la falta de diferencias significativas en la lluvia de semillas entre los árboles zoócoros (dispersión por aves y mamíferos) y anemócoros, y entre zoócoros (dispersión por aves y mamíferos) y ornitócoros (dispersión por aves).

Las aves que se alimentan de las especies zoócoras de selva, las dispersan a los lugares por donde se mueven, favoreciendo la probabilidad de que las semillas puedan llegar a lugares potenciales para su establecimiento ("safe sites" *sensu* Harper 1977). Los árboles remanentes albergan bajo su copa un gran número de plántulas de especies leñosas por lo que pueden considerarse sitios seguros al menos para varias especies de selva (Guevara y Laborde 1993) además de ser éstos sitios donde disminuye la densidad de pastos, aunque se desconoce los factores que pueden estar determinando este comportamiento (González-Montagut 1996). Si las aves dispersoras desaparecieran, las especies zoócoras no podrían participar eficazmente en la regeneración de los sitios perturbados. Muchas plantas dependen de los vertebrados no sólo para dispersarse, sino también para germinar, ya que los arilos y los pericarpos de las semillas que son removidas por los vertebrados en el proceso de dispersión inducen latencia (Ng 1983). Al desaparecer las aves dispersoras la regeneración de la selva en los pastizales podría llevarse a cabo mediante unas cuantas especies anemócoras capaces de llegar a estos sitios o lentamente a partir de los fragmentos de selva.

Las especies anemócoras no están supeditadas al comportamiento de las aves, sino que se encuentran sujetas al movimiento e intensidad del viento. Así, ellas resultan importantes durante las primeras etapas de colonización por la facilidad con la que llegan a los sitios perturbados (Fenner 1985) y porque en general, resisten mejor la deshidratación que las especies zoócoras por lo que tendrían mayores posibilidades de establecerse en un lugar abierto (Janzen y Vázquez-Yanes 1991).

Las plantas zoócoras y anemócoras representan casi la totalidad de especies existentes en la selva, mientras que las barócoras sólo representan un pequeño porcentaje, generalmente menor que el 10 % (Howe y Smallwood 1982, Martínez-Ramos 1994). Las dos especies barócoras obtenidas en la lluvia de semillas fueron captadas en trampas que se encontraban cerca del sistema ripario ó que estaban dentro de él, es decir, que no fueron dispersadas al pastizal. El sistema ripario puede actuar como un refugio de especies que no pueden ser dispersadas a los pastizales desde fragmentos remanentes de selva muy alejados porque tienen vectores de dispersión ineficientes (por ej., *Nectandra ambigens*, Sánchez-Garduño 1995) o dispersión barócora (por ej., *Croton schiedeamus*). Así, el sistema ripario puede llegar a funcionar como un frente de

regeneración (*sensu* Harper 1977) de especies barócoras hacia los pastizales en etapas posteriores de regeneración. Dado que mi muestreo no encontró en el sistema ripario toda la diversidad de especies barócoras que existen, sería importante investigar si las especies barócoras que se presentan en la selva pueden ser dispersadas de forma secundaria al pastizal

Los porcentajes de germinación y la historia de vida de las especies que llegan a los pastizales nos permiten hacer inferencias sobre el potencial de regeneración que presentan estos sitios. Dado que todos estos atributos están estrechamente relacionados se discutirán paralelamente.

Para la regeneración de la selva se ha argumentado la importancia de las especies pioneras que pueden "cicatrizan" los sitios perturbados (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1981, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1985). La llegada de especies pioneras a los pastizales a través de la dispersión, se plantea como un punto muy importante en el potencial de regeneración de la selva en los pastizales dado que la presencia de estas especies en el banco de semillas de estos lugares es improbable (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985). Se obtuvo un bajo número de especies pioneras (Martínez-Ramos 1985) en la lluvia de semillas de pastizales en comparación con las otras estrategias de historias de vida, tal como se esperaba (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984, Howe 1989). Sin embargo, las pioneras estuvieron bien representadas en cuanto a número de semillas. Su eficiente dispersión es preferentemente realizada por animales (zoocoria), aunque las especies que se dispersan por viento pueden alcanzar distancias de dispersión similares o tal vez mayores a las que presentan algunas zoócoras (por ej., *Heliocarpus appendiculatus*; González 1995). Ocho de las especies pioneras encontradas se dispersan por animales, tres por viento y una por gravedad.

*Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus appendiculatus*, dos de las especies pioneras utilizadas como árboles focales, aportaron la mayor parte de semillas pioneras (Apéndice 3). Debido a que el número de semillas de estas especies era importante para otro trabajo que se estaba desarrollando de manera simultánea al presente (González-Montagut 1996), los árboles de la misma especie que se encontraban en la vecindad de 50 m del árbol focal en cuestión, fueron despojados de sus infrutescencias para evitar que aportaran semillas a las trampas. De no haber cortado estos frutos,

el número de semillas de estas especies pudo haber sido mayor, aunque al haber sido escogidas estas especies como focales fueron las mejor representados. El porcentaje de semillas de *C. obtusifolia* obtenido en los sitios en los que ésta no fue el árbol focal ( $n=9$ ) fue menos del 3 % del total de las semillas de *C. obtusifolia* de todos los sitios. Lo anterior nos muestra que a pesar de la eficiente dispersión que presenta esta especie y de que fructifica todo el año, el mayor porcentaje de semillas sólo se presenta en la lluvia de semillas de aquellos lugares donde el árbol madre está cerca. Algo similar se encontró en claros dentro de la selva, los cuales recibían gran cantidad de semillas de especies pioneras sólo si el árbol madre se encontraba cerca (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990).

De acuerdo a Harper (1977), el aumento en la vagilidad de las especies se refleja en la disminución de la capacidad de sobrevivencia de la progenie en condiciones adversas. El aumento en la vagilidad de las semillas pioneras arbóreas puede ser reflejado en la disminución de su capacidad de establecimiento bajo condiciones limitantes de recursos (Willson 1993). Las semillas pequeñas pueden germinar en los pastizales pero generan plántulas también pequeñas que no soportan las condiciones de sequía y depredación que imperan en estos sitios (Careaga 1989, Nepstand *et al.* 1990; Fig. 21). Acorde con esto, en el trabajo de González-Montagut (1996) se encontró que el establecimiento de *S. donnell-smithii* (con semillas más grandes que las de especies pioneras) se vio limitado por su dispersión a los pastizales mientras que *C. obtusifolia* y *H. appendiculatus* se vieron limitadas por los procesos postdispersión (germinación y establecimiento).

Las nómadas reunieron el mayor número de especies ( $n=22$ ) dentro de los grupos de historia de vida. De estas especies, siete fueron anemócoras y 13 zoócoras, lo cual concuerda con la proporción de síndromes de dispersión que se presentan dentro de la selva (Sánchez-Garfias *et al.* 1991). Las especies nómadas zoócoras reunieron un gran número de semillas ya sea porque se encuentran en los sistemas riparios o porque han sido acarreadas desde lugares más lejanos (especies inmigrantes o extranjeras; Martínez-Ramos 1994, Van Dorp 1985). Las especies nómadas con semillas relativamente grandes podrían tener mayor capacidad para germinar en lugares abiertos y generar plántulas más resistentes a las condiciones del pastizal (Nepstand *et al.* 1990). Sin embargo, tienen una baja dispersión hacia los pastizales y las semillas que llegan

pueden perder agua con rapidez y morir en los lugares abiertos. Por ejemplo, obtuve dos semillas de *Rollinia jimenezii* que midieron aproximadamente 13 mm de largo.

Las especies nómadas con semillas pequeñas, al igual que las pioneras presentan una alta capacidad de dispersión. Esta capacidad probablemente se debe a que los frutos que contienen estas semillas son muy atractivos para las aves. Por ejemplo, obtuve 7 055 semillas de *Ficus eugeniaefolia* y su porcentaje de germinación fue de 32.04 %. Sin embargo, es posible que estas semillas, al igual que las de las pioneras, tengan bajas probabilidades de establecerse en pastizales debido a que las plántulas producidas por semillas pequeñas no son capaces de aguantar las condiciones adversas de los pastizales (Nepstand *et al.* 1990; Fig. 21). Por ejemplo, obtuve 3 880 semillas de *F. insipida* con un bajo porcentaje de germinación (4 %) y probablemente su capacidad de establecerse sea tan baja como su viabilidad. Ante los resultados obtenidos es importante preguntarse: ¿Qué especies nómadas tienen semillas con las características de viabilidad y el tamaño idóneo para poder establecerse en el pastizal? y ¿Cuáles de estas especies logran llegar a estos sitios en tal cantidad que tengan oportunidad de establecerse? }

Según Gentry (1982), las especies que llegan al dosel (árboles emergentes y lianas) son preferentemente anemócoras; por lo que se esperaba que hubiera un mayor número de especies nómadas anemócoras en la lluvia de semillas de los pastizales. La falta de representación de estas especies en la lluvia de semillas puede ser causada por su ausencia en los sistemas riparios, por la lejanía de la vegetación primaria (ya que la mayoría de las especies se dispersan entre 3 y 10 metros, Willson 1993), o por su baja abundancia en la selva. X

El bajo número de especies tolerantes obtenido en la lluvia de semillas de pastizales se explica por el tamaño que presentan (que limita su movilidad) y porque es la categoría de historia de vida que reúne menos especies (Martínez-Ramos 1985). La falta de diferencias estadísticas entre los porcentajes de germinación de las especies tolerantes en comparación con las demás historias de vida nos hace suponer que las tolerantes encontradas en la lluvia de semillas de pastizales presentan características similares tanto a las nómadas como a las pioneras en cuanto a vagilidad y a viabilidad (Fig. 21). Por ejemplo, *Parathesis psychotrioides* (tolerante) presentó un porcentaje de germinación incluso más alto (32.8 %) que las dos especies pioneras mencionadas

anteriormente (*Trema micrantha* y *Croton schiedeanus*) y su tamaño no es mucho mayor que el de algunas especies nómadas. Además, es posible que no haya diferencias tan grandes entre estos atributos de especies de diferentes grupos ecológicos.

Estas especies generan plántulas que podrían sobrevivir en condiciones desfavorables (Nepstand *et al.* 1990, Willson 1993). Sin embargo, presentan en general poca vagilidad, no tienen mecanismos de latencia y no pueden germinar en condiciones de alta radiación (Fig. 21). La presencia de estas especies en la lluvia de semillas indica que, de darse la regeneración en los pastizales, hay posibilidades de que la selva regenerada presente un espectro de historias de vida similar al de la selva original, ya que se presentan proporciones de historia de vida semejante a las de la selva. Se requieren estudios para determinar si las especies tolerantes son capaces de establecerse en el límite de los sistemas riparios y cuáles especies tienen semillas que puedan germinar y establecerse bajo las condiciones de sequía y luz que prevalecen en los pastizales.

En el trabajo de Guevara y Laborde (1993) se observó que bajo árboles remanentes en pastizales de Los Tuxtlas llegan muchas semillas de especies pioneras, pero existe un mayor número de plántulas de especies persistentes (nómadas y tolerantes). Esto indica que a pesar del gran número de semillas pioneras que llegan, las especies persistentes parecen tener mayores posibilidades de establecerse en estos ambientes (*cf.* Fig 21). Estos resultados no muestran del todo lo que podría ocurrir en los pastizales de la región de Los Tuxtlas que presentan condiciones específicas distintas a las que se presentan bajo los árboles remanentes (Guevara *et al.* 1986, 1991 y 1992) y en los pastizales de Brasil (Nepstand *et al.* 1990). Ante esto, es necesario estudiar los obstáculos para el establecimiento de especies pioneras en pastizales de Los Tuxtlas. La historia de vida y las características de viabilidad de las especies son esenciales para determinar la capacidad de establecimiento, pero los atributos de la forma de crecimiento (como la necesidad de establecerse sobre otras especies como las epífitas) también resultan primordiales.

Entre las formas de crecimiento importantes en la estructura de la selva se encuentran las lianas, las que a pesar de no ser tan abundantes en la selva primaria como en la secundaria, contribuyen con casi una tercera parte del follaje de la selva madura (Richards 1983). Sin embargo, para inferir su capacidad de establecimiento no podemos recurrir a sus atributos de historia de vida, ya que no han



sido agrupadas en alguna categoría. La presencia de un alto número de lianas anemócoras coincide con la relación que hace Gentry (1982) entre la forma de crecimiento y el síndrome de dispersión. Muchas lianas tienen vasos largos y conductividad hidráulica alta, lo que las hace capaces de colonizar sitios abiertos (Bazzaz y Pickett 1980). Tal parece ser el caso de *Cissus microcarpa* que es considerada una liana de lugares perturbados (G.C. León y A.G. Ángeles. com. pers.). No se tiene mucho conocimiento acerca de la capacidad de latencia de las semillas de lianas (Peñalosa 1985), pero *C. microcarpa* fue la especie con el más alto porcentaje de germinación (81.19 %). Como las otras especies, *C. microcarpa* permaneció un promedio de 2 meses en almacenamiento. Algunos autores mencionan que las lianas pueden inhibir la regeneración de la selva debido a la competencia (ver referencias en Peñalosa 1985). La presencia de lianas en la lluvia de semillas en los pastizales muestra que existe un alto potencial de regeneración, ya que estas especies forman parte de la estructura de la selva original. Sin embargo, sería importante investigar qué papel juegan las lianas en las primeras etapas de regeneración y si el crecimiento de *C. microcarpa* en campos abandonados puede llegar a inhibir el proceso de regeneración al impedir el establecimiento de especies encargadas de crear el primer dosel para la regeneración de la selva. De cualquier manera, de llevarse a cabo exitosamente la regeneración en estos sitios se formaría una selva con representantes de todas las formas de crecimiento.

Las epífitas se caracterizan por su capacidad para el uso de recursos escasos con énfasis en la reproducción, con alta vagilidad y por ciclos de vida largos con bajas tasas de crecimiento (Benzing 1983). Aunque debido a estas características podrían ser consideradas como especies persistentes, tampoco se les ha colocado en alguna historia de vida definida. Estas especies son importantes en la estructura de la selva debido a que brindan refugio y sitios de reproducción a muchas especies de organismos (Benzing 1984). Una posible explicación a la alta representatividad de *Aechmea bracteata* es que su periodo de fructificación es de julio a agosto (Ibarra-Manríquez y Sinaca 1996), época en la cual disminuye el número de especies arbóreas en fructificación (Ibarra-Manríquez 1985). *Aechmea bracteata* pudo ser una de las pocas fuentes de alimento disponibles para las aves frugívoras. En el pastizal se obtuvieron semillas de esta especie a partir de junio, y hasta el término de la colecta en agosto. Esta especie puede ser considerada como "pivotal species" (*sensu* Howe 1984), es decir, su periodo de fructificación se da en la



época de menor abundancia de frutos, aunque su presencia en las primeras etapas de regeneración en el pastizal dependerá de su capacidad para establecerse en los árboles remanentes de selva y en los de especies introducidas. Se desconoce si estas especies se presentan en los sistemas riparios, porque para los listados florísticos de estos ambientes sólo se consideraron especies leñosas. A pesar de su baja capacidad de establecimiento en lugares perturbados, la presencia de estas especies en la lluvia de semillas de pastizales será importante en etapas posteriores de la regeneración, ya que se asegura la formación de una selva regenerada similar a la original en cuanto a sus componentes.

Hasta ahora se ha discutido la presencia de especies de selva en la lluvia de semillas de pastizales y su posible comportamiento en cuanto a su establecimiento. Lo anterior ha sido basado en los porcentajes de germinación que se obtuvieron de estas especies y en la literatura existente referente a su establecimiento. Sin embargo, los pastizales no se encuentran vacíos, sino que las especies que ahí se establecen o que fueron introducidas (pastos) representan una de las barreras para el establecimiento de las especies de selva que pueden llegar a estos sitios debido a fenómenos de competencia (Nepstand *et al.* 1990, González-Montagut 1996; Fig. 21).

Se encontraron pocas especies exclusivas de pastizal en la lluvia de semillas, tal como se esperaba (Guevara *et al.* 1994) y las familias que se citan como dominantes en las primeras etapas sucesionales (véase Rico-Bernal y Gómez-Pompa 1976, Purata 1986) y en la lluvia de semillas de estos sitios son primordialmente de especies de pastizal.

Las especies exclusivas de este ambiente son principalmente ruderales, pastos cultivados y especies introducidas. Estas especies se dispersan de manera diferencial en la zona que va del sistema ripario al pastizal. El número de especies no disminuye al disminuir la distancia al sistema ripario, cosa que sí ocurre en cuanto al número de semillas. En el pastizal hay una mayor densidad de pastos y de adultos reproductivos. Probablemente estas especies tienen una producción mayor de semillas que las especies que se establecen cerca del sistema ripario y que se encuentran en condiciones de sombra (Humphreys 1991), lo que provoca el patrón de dispersión antes mencionado. De este modo, cerca del sistema ripario donde no hay tantas especies de pastizal (González-Montagut 1996), se favorecería el establecimiento de especies de selva que germinan

bajo un dosel (especies persistentes). La presencia de ciertas especies de pastizal y el número de semillas captadas por especie en la lluvia de semillas están relacionados con sus características de forma de crecimiento. Por ejemplo, algunos árboles tienen grandes cosechas de semillas grandes, lo cual involucra costos energéticos altos que provocan la pérdida de la cosecha en algunos años (Canham y Marks 1985) mientras que las hierbas de pastizal tienen grandes cosechas de semillas pequeñas.

Las hierbas son la forma de crecimiento predominante en el pastizal y presentan un alto número de semillas. Dentro de las hierbas se incluyen a los pastos, los cuales se caracterizan por la gran cantidad de semillas que producen por evento reproductivo. A pesar de que las hierbas presentan diferentes síndromes de dispersión, el viento juega un papel trascendental en cuanto al número de semillas que dispersa. Además, debido al aumento de los vientos durante la época seca, se muestra un pico de dispersión de especies anemócoras en este período. Incluso algunas especies de pastizal que presentan mecanismos para la dispersión por zoocoria, llegaron a las trampas dentro de su fruto, junto con toda la planta, a través del viento (por ej. *Rhynchospora radicans*, obs. per.). Es decir, estas especies pueden dispersarse dentro del pastizal sin la participación de las aves dispersoras, a diferencia de muchas especies de selva.

Es probable que similar a lo que sucede con las especies de selva, las especies de pastizal sean llevadas a sitios más lejanos o traídas a un pastizal desde pastizales aledaños. El bajo número de semillas zoócoras de especies de pastizal obtenido en la lluvia de semillas de pastizales indica que existen pocas aves frugívoras que se alimentan en el pastizal en comparación con la selva (Estrada *et al.* 1993). Otra posible causa es que las aves frugívoras están dispersando las semillas de pastizal a los acahuales o a los fragmentos de selva como la literatura sugiere (Trejo 1976, Castillo 1995).

Se obtuvieron muchas semillas de unas pocas especies barócoras. Estas semillas son muy pequeñas, por lo que pueden ser dispersadas por el viento aunque no tengan modificaciones para ello. Por ejemplo, *Phyllanthus niruri* es una hierba barócora de pastizal de la cual se obtuvieron 3 228 semillas que miden aproximadamente 1.5 mm de largo y sus porcentajes de germinación fueron de los más altos de todas las especies (61 %). Willson (1993) sugiere que algunas especies

que no presentan mecanismos especiales para una dispersión espacial eficiente presentan una dispersión temporal eficaz (latencia). Los altos porcentajes de germinación de *Phyllanthus niruri* y de *Blechnum brownei* (60 %), sugieren que estas especies, que no presentan un síndrome de dispersión evidente, pueden tener mecanismos de latencia que fueron rotos con las condiciones del invernadero. Los altos porcentajes de germinación de algunas especies de pastizal podrían ser fuertes barreras para la regeneración de la selva en los pastizales, aunque se requieren estudios específicos para investigar los procesos de interferencia entre especies de selva y especies de pastizal.

Dentro de las hierbas de pastizal están las ruderales. Estas especies se encontraron bien representadas ya que proliferan debido al sobrepastoreo y a la falta de manejo adecuado (Guevara *et al.* 1996), lo que sugiere la falta de manejo en los pastizales estudiados. Entre las ruderales presentes en la lluvia de semillas sobresale *Sida rhombifolia* por el número total de semillas captadas (1 416). Sin embargo, esta especie presentó porcentajes de germinación bajos (3.82 %) posiblemente debido a altas tasas de depredación predispersión (observación personal).

La respuesta germinativa de las semillas de pastizal no fue más alta que la de semillas de selva, contrario a lo que se esperaba debido al manejo de las semillas y a sus atributos de latencia. En cada una de las trampas existían condiciones de luz, temperatura y humedad diferente (González-Montagut 1996), por lo que las semillas de una misma especie y un mismo sitio fueron expuestas a diferentes condiciones físicas antes de ser recogidas. El tiempo que las semillas estuvieron en las trampas varió en un intervalo de 15 días. Se pensaría que esto habría hecho más marcadas las diferencias entre las semillas de especies de pastizal (en general, con mecanismos de latencia y que forman banco de semillas) y las semillas de selva (en su mayoría recalcitrantes).

La baja germinación de las especies de pastizal podría sugerir que el reemplazamiento de pastos se da preferentemente por estolones y no por plántulas. Otra posible causa es que las especies de pastizal mueren debido a las altas temperaturas existentes en el pastizal (Humphreys 1991). Si ambos grupos de especies (selva y pastizal) no tienen diferencias iniciales en su capacidad de germinación, tienen en principio las mismas posibilidades de germinar aunque no necesariamente de establecerse. Su capacidad de establecimiento está sujeta a las características de "sitio seguro"

(sensu Harper 1977) que requiere cada especie. Es evidente que las especies de pastizal son una fuerte barrera para el establecimiento de especies de selva ya que pueden reemplazarse mediante estolones, es decir, aunque sus semillas no germinen en los pastizales tienen asegurada su presencia por propagación vegetativa. Aunado a esto, los estudios de González-Montagut (1996) mostraron que aunque los procesos posteriores a la dispersión (remoción de semillas, germinación, sobrevivencia y crecimiento) varían según la especie (*S. donnell-smithii*, *C. obtusifolia* y *H. appendiculatus*), el establecimiento de estas especies es mayor cerca del sistema ripario donde la densidad de pastos disminuye y, en general en ausencia de pastos.

Otro grupo de especies del pastizal lo forman los árboles introducidos en el pastizal con frutos carnosos, por ej., *Psidium guajaba* y *Byrsonima crassifolia*, que pueden funcionar de manera semejante que los árboles remanentes, es decir, como fuente de alimento y perchas en medio de los pastizales. Estas especies fueron pobremente dispersadas dentro de los pastizales (92 y 11 semillas respectivamente), lo que sugiere que las aves que se alimentan de ellas no son vectores de dispersión eficientes o no se alimentan de estos frutos. Además, *Psidium guajaba* presentó un alto porcentaje de germinación (47.19 %), lo que posiblemente la haga capaz de colonizar exitosamente el pastizal bajo la copa materna. De regenerarse el pastizal, estas especies podrían permanecer dentro de la selva regenerada aunque quizá después desaparecieran de la selva madura. Ante esto es importante preguntarse: ¿Cómo afectan las especies introducidas (pastos y árboles) el suelo de los pastizales y el establecimiento de las especies de selva? Es de interés notar que en los parches de selva regenerada es extremadamente raro encontrar a estas especies. Mientras se resuelve esta incógnita estas especies resultan potencialmente importantes como atractores de aves frugívoras, aunque no se ha investigado si bajo la copa de estos árboles sucede algo similar que bajo los árboles remanentes de selva.

Este trabajo muestra que la lluvia de semillas de pastizales contiene especies de selva, incluso en proporciones similares a la selva original en cuanto a síndromes de dispersión e historia de vida. Ante esto es necesario investigar cual será la interacción que se presenta entre estas especies y las del pastizal en una posible regeneración. Claramente, se requiere de toda una nueva línea de investigación ecológica en la fase de establecimiento y reclutamiento de las plantas en los pastizales.

## CONCLUSIONES

1. La falta de relación entre las especies del sistema ripario y la lluvia de semillas en el pastizal inmediato nos indica la importancia de los fragmentos de selva alejados a los sitios estudiados por su contribución en la lluvia de semillas.
2. La capacidad para llegar al pastizal es el primer gran filtro que selecciona a las especies colonizadoras potenciales del gradiente que se forma entre los sistemas riparios y el pastizal. La reducción del número de especies en este nivel es muy grande. El segundo filtro es la viabilidad que presenten las semillas que llegan y finalmente su capacidad para establecerse.
3. Las semillas de especies de selva llegan a los pastizales en proporciones similares a los reportadas en la selva en cuanto a historia de vida (para los árboles), forma de crecimiento y síndromes de dispersión, a pesar de la perturbación del hábitat.
4. Llegan muchas especies que quizá no participen en las primeras etapas de sucesión pero que, al estar presentes en la lluvia, sugieren la posibilidad de su participación en etapas serales posteriores. Por lo anterior, se puede pensar que existe un potencial florístico para la regeneración de la selva a partir de los pastizales.
5. Existen pocas especies de pastizal que dispersan gran cantidad de semillas; sin embargo, sus porcentajes de germinación no son estadísticamente diferentes a los de especies de selva. Además, éstas pueden llegar a ser barreras para la regeneración de la selva en los pastizales.

6. La lluvia de semillas de especies de selva presenta patrones temporales similares a los de las especies en fructificación dentro de la selva (Ibarra-Manríquez 1985, Carabias-Lillo y Guevara Sada 1985). Esto nos muestra que a pesar de que parte de la vegetación original no se encuentra representada en la lluvia de semillas de los pastizales, los patrones fenológicos de la selva son análogos aunque con menos especies involucradas.

## BIBLIOGRAFIA

- Ackerly, D.D. 1993. Phenotypic plasticity and the scale of environmental heterogeneity: Studies of tropical pioneer trees in variable light environments. Tesis Doctoral. Harvard University, Cambridge, Massachuseth, E.U.A. 458 pp.
- Alvarez-Buylla, E.R. y M.Martínez-Ramos. 1990. Seed Bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* **84**: 314-325.
- Alvarez-Buylla, E.R. y M.Martínez-Ramos. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax -pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* **80**:275-290.
- Barrera-Bassols, N. 1992. El impacto ecológico y socioeconómico de la ganadería bovina en Veracruz. pp. 79-114. En: Desarrollo y medio ambiente en Veracruz. Editado por E. Boege y H. Rodríguez. Fundación Friedrich Ebert. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social; Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México.
- Barrera-Bassols, N., C. Lopez-Binnquist y R.Palma-Grayeb. 1993. Vacas, pastos y bosques en Veracruz: 1950-1990. pp 35-71. En: Desarrollo y medio ambiente en Veracruz. Editado por N. Barrera y H. Rodríguez. Fundación Friedrich Ebert. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social; Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México.
- Bazzaz, F.A., y S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 287-310.
- Begon, M., J. L. Harper, y C.R. Townsend. 1990. *Individuos, poblaciones y comunidades*. Omega, S.A. Barcelona, España. 886 pp.
- Benzing, D.H. 1983. Vascular epiphytes: a survey with special reference to their interactions with other organisms. pp 11-24. En: Tropical rain forest: ecology and management. Editado por S.L. Sutton, T.C. Whitmore y A.C. Chadwick. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Great Britain.

- Benzing, D.H. 1984. Epiphytic vegetation: a profile and suggestions for future inquiries. pp 155-175. *En: Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Editado por E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes. Dr. Junk Publishers. Netherlands.
- Bonner, F.T., y J.A. Vozzo. 1990. Storing recalcitrant tropical forest tree seeds. *En: Memorias del Seminario-Taller sobre Investigaciones en Semillas Forestales Tropicales*. Bogotá, Colombia. Serie documentación No. 18:139-142.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Trefalls, regrowth, and community structure in tropical forest. pp 53-71. *En: The Ecology of natural disturbance and path dynamics*. Editado por: S.T.A. Pickett y P.S. White. Academic Press, Inc. Florida, E.U.A.
- Canham, C.D. y P.L. Marks. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. pp 198-216. *En: The Ecology of natural disturbance and path dynamics*. Editado por: S.T.A. Pickett y P.S. White. Academic Press, Inc. Florida, E.U.A.
- Carabias-Lillo, J. y S.Guevara-Sada. 1985. Fenología en una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. pp 27-66. *En: Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz*. Vol. II Editado por A. Gómez-Pompa, y S. Del Amo. Alhambra mexicana, S.A. México, D.F., México.
- Carabias, J. 1988. Deterioro ambiental en México. *Ciencia* 13: 13-19.
- Careaga, S. 1989. Efecto de la variación en el tamaño de las semillas sobre el desempeño de las plántulas de especies tropicales. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F., México
- Castillo, F.A.A. 1995. Movimiento de las diásporas de cinco especies herbáceas de vegetación secundaria, con distintos síndromes de dispersión, hacia una selva húmeda. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F., México. 120 pp.
- Connell, J.H., y R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- De Konrinch, M.E. 1973. *Gramineas*. Colección Aula. Volumen 3. Editorial Universitaria Guatemala, Guatemala. pp
- Díaz, C. 1985. *Manual de gramineas*. UAM-Xochimilco. México, D.F., México. pp
- Dirzo, R. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo* 97:33-45.



- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. pp 273-447. *En: Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Editado por Pric, W.P., M. Lewinson, G. Wilson y W.B. Woodruff. John Wiley and Sons, Inc. E.U.A.
- Dirzo, R., y M.C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y C. Vázquez-Yanes. 1984. Observations on fruiting dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 16 (4):315-318.
- Estrada, A. 1992. La selva de Los Tuxtlas: ¿ Islas de extinción o de conservación de la flora y fauna en Veracruz. pp 59-68. *En: Desarrollo y medio ambiente en Veracruz*. Editado por E. Boege y H. Rodríguez. Fundación Friedrich Ebert. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social; Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, D. Meritt Jr., S. Montiel, y D. Curiel. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 107/108: 245-257.
- Fenner, M. 1985. *Seed ecology*. Chapman and Hall Ltd. New York, E.U.A. 151 pp
- Fernández, L.M., M. Tarrío, y D. Villafuerte. 1993. La expansión ganadera en Veracruz: sus impactos en la economía y en la producción de alimentos. pp 15-33. *En: Desarrollo y medio ambiente en Veracruz*. Editado por N. Barrera y H. Rodríguez. Fundación Friedrich Ebert. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social; Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México.
- Flores, V. O., y P. Geréz. 1988. Conservación en México. INIREB/CI. Xalapa, Veracruz, México. 302 pp
- Font Quer, P. 1973. Diccionario de Botánica. Editorial Labor Barcelona, España. 1244 pp.
- Foster, R.B., B.J. Arce, y W. Tatziana. 1986. Dispersal and the sequential plant communities in the Amazonian Peru Floodplain. pp 375-370. *En: Frugivores and seed dispersal*. Editado por A. Estrada, y T. H. Fleming. W. Junk Publishers. Dordrecht, Netherlands.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Offset Larios, México. D.F., México. 217 pp.

- Gentry, A. 1982. Patterns of neotropical species diversity. *Evolutionary Biology* 15:1-84
- Gómez-Pompa, A. 1990. El problema de la deforestación del trópico mexicano. pp 151-157 *En: Medio ambiente y desarrollo de México*. Editado por E. Leff. CIIH-UNAM. Editorial Porrúa. México, D.F., México.
- Gómez-Pompa, A., y C. Vázquez-Yanes. 1981. Successional studies of a rain forest in México. pp 246-266. *En: Forest Succession Concepts and Applications*. Editado por D.C. West, H.H. Shugart y D.B. Butkin. Springer-Verlang, New York, USA.
- Gómez-Pompa, A., y C. Vázquez-Yanes. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas de regiones cálido-húmedas de México. pp 1-25. *En: Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz*. Vol. II Editado por A. Gómez-Pompa y S. Del Amo. Alhambra mexicana, S.A. México, D.F., México.
- González, M.A. 1995. Consecuencias ecológicas de la variación interespecífica en las curvas de dispersión de semillas en una selva alta perennifolia. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F., México. 80 pp.
- González-Montagut, R. 1996. Establishmen of three rain forest species along the riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, México. Tesis de Doctorado. Harvard University, Cambridge, Massachusetts, E.U.A. 503 pp.
- Guevara, S., S.E. Purata, y E. Van Der Maarel. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66:77-84.
- Guevara, S., J.Meave, P. Moreno-Casasola, y J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* 3: 655-664.
- Guevara, S., y J.Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108: 319-338.
- Guevara, S., J.Meave, P.Moreno-Casasola, J.Laborde y S. Castillo. 1994. Vegetación y flora de potreros en la Sierra de Los Tuxtlas, México. *Acta Botánica Mexicana* 28: 1-27.
- Guevara, S., J.Laborde, D. Liesenfeld, y O. Barrera. Historia natural de los potreros de Los Tuxtlas, Veracruz. *En: Historia Natural de Los Tuxtlas*. Editado por F. González, R. Dirzo, y R. Vogt. CONABIO, Instituto de Biología, Centro de Ecología, UNAM México, D.F., México. En prensa.

- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press London. Londres, Great Britain. 892 pp.
- Hitchcock, A.S. 1951. *Manual of the grasses of the United States*. United States Department of Agriculture. Miscellaneous Publication. No. 200. E.U.A. pp
- Howe, H.F., y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review Ecology and Systematics* **13**: 201-228.
- Howe, F.H. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation* **30**:261-281
- Howe, H.F. 1989. Scatter -and clump- dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* **79**: 417-426
- Humphreys, L.R. 1991. *Tropical pasture utilisation*. Cambridge University Press. Cambridge, Great Britain 206 pp.
- Ibarra-Manríquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F., México. pp 264.
- Ibarra-Manríquez, G., y K. Oyama. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *American Journal of Botany* **79**(4):383-394
- Ibarra-Manríquez, G., y S. Sinaca. 1996a. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* **43**: 75-115
- Ibarra-Manríquez, G., y S. Sinaca. 1996b. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México (Mimosaceae a Verbenaceae). *Revista de Biología Tropical* **44**: 41-60.
- Ibarra-Manríquez, G., y S. Sinaca. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México (Violaceae a Zingiberaceae). *Revista de Biología Tropical*. En prensa.
- Janzen, D.H., y C. Vázquez-Yanes. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. pp 137-154. *En: Rain Forest Regeneration and Management*. Editado por A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore, y M. Hadley. Man and the Biosphere series. Vol. 6. UNESCO. Parthenon Publishing Group. New Jersey, E.U.A.

- Krebs, C. J. 1985. *Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia*. Editorial Harla. México, D.F., México. 753 pp.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. pp 191-239. *En: Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz*. Vol II. Editado por A.Gómez-Pompa, y S. Del Amo. Alhambra mexicana, S.A. México, D.F., México.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224
- Masera, O., M. Ordoñez y R. Dirzo. 1992. Emisiones de carbono a partir de la deforestación en México. *Ciencia* 43: 151-153
- Nepstand, D., Ch. Uhl, y A.E. Serrao. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Pará, Brasil. pp 215-229. *En: Alternatives to deforestation steps toward sustainable use of the Amazonas*. Editado por: A.B. Anderson. Columbia University Press, Nueva York, E.U.A.
- Ng, F.S.P. 1983. Ecological principles of tropical lowland rain forest conservation. pp 359-375. *En: Tropical rain forest: Ecology and Management*. Editado por S.L Sutton, T.C. Whitmore, y A. C. Chadwick. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Great Britain..
- Olguin, C. 1993. La productividad biológica de las zonas bajas tropicales como base de nuevos sistemas de producción ganadera intensiva. pp 129-165. *En: Desarrollo y medio ambiente en Veracruz*. Editado por N. Barrera y H. Rodríguez. Fundación Friedrich Ebert. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social; Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México.
- Ordóñez, M.J., y F. García-Oliva. 1992. Zonificación ecoproductiva de Veracruz. pp 31-49. *En: Desarrollo y medio ambiente en Veracruz*. Editado por E. Boege y H. Rodríguez. Fundación Friedrich Ebert. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social; Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México.
- Orozco-Segovia, A., C. Vázquez-Yañes, M.A. Armella, y N. Correa. 1985. Interacciones entre una población de murciélagos de la especie *Artibeus jamaicensis* y la vegetación del área circundante, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. pp 365-378 *En: Investigaciones*

- sobre regeneración de selvas altas en Veracruz. Vol. II Editado por A. Gómez-Pompa, y S. Del Amo. Alhambra mexicana, S.A. México, D.F., México.
- Ortiz-Espejel, B. 1992. La transformación de los paisajes agrarios en el norte de Veracruz. pp 115-121. *En: Desarrollo y medio ambiente en Veracruz*. Editado por E. Boege y H. Rodríguez. Fundación Friedrich Ebert. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social; Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México.
- Otero-Arnaiz, M.A. 1995. Caracterización de la flora debajo de los árboles remanentes en potreros de la Costa de Chiapas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F., México. 50 pp
- Paré, L., E. Velazquez y R. Gutiérrez. 1993. La ganadería en la Sierra de Santa Marta, Veracruz: una primera aproximación. pp 129-165. *En: Desarrollo y medio ambiente en Veracruz*. Editado por N. Barrera y H. Rodríguez. Fundación Friedrich Ebert. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social; Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México.
- Peñalosa, J. 1985. Dinámica de crecimiento de lianas. pp 147-170. *En: Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz*. Vol. II Editado por A. Gómez-Pompa y S. Del Amo. Alhambra mexicana, S.A. México, D.F., México
- Pedraza, R. A. 1992. La problemática de las áreas naturales protegidas en Veracruz y sus perspectivas. pp.79-114. *En: Desarrollo y medio ambiente en Veracruz*. Editado por E. Boege, y H. Rodríguez. Fundación Friedrich Ebert. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social; Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México.
- Popma, J., F. Bongers, y M.J.A. Werger. 1992. Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in México. *Oikos* **63**: 207-214.
- Purata, S.E. 1986. Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology* **2**:257-276.
- Richards, P.W. 1983. The three- dimensional structure of tropical rain forest. pp 3-10. *En: Tropical rain forest: Ecology and Management*. Editado por Sutton, S.L., T.C. Whitmore, y A.C. Chadwick. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Great Britain.

- Ricklefs, R.E. 1990. *Ecology*. Freedman and Company. Nueva York, E.U.A. 885 pp.
- Rico-Bernal, M., y A. Gómez-Pompa. 1976. Estudio de las primeras etapas sucesionales de una selva alta perennifolia en Veracruz, México. pp 112-202. *En: Regeneración de selvas*. Editado por A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo, y A. Butana . CECSA. México, D.F., México.
- Roberts, E.H. 1973. Loss of viability: Ultrastructural and physiological aspects. *Seed Science and Technology* 1:529-545.
- Rodríguez, M.A. 1992. Estudios sobre ecología y fisiología de la germinación de siete especies tropicales para fines de conservación ex situ. Tesis de Doctorado en Ecología, UNAM, México, D.F., México. 171 pp.
- Sarukhán, J. 1980. Demographic problems in tropical systems. pp 161-188. *En: Demography and evolution in plant populations*. Editado por O.T. Solbrig. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Great Britain.
- Sánchez-Garduño, C. 1995. Ecología de la depredación y dispersión de semillas de *Nectandra ambigua* en Los Tuxtlas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F., México. 96 pp.
- Sánchez-Garfias, B., G. Ibarra-Manríquez y L. González-García. 1991. *Manual de identificación de frutos y semillas anemócoros de árboles y lianas de la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, México*. Cuaderno 12. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F., México. 86 pp.
- Soto-Castro, A. 1992. Patrones espaciales y temporales de la lluvia de semillas de grupos de árboles en una selva húmeda de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F., México. 66 pp.
- Soto-Esparza, M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de "Los Tuxtlas". pp 70-111 *En: Regeneración de selvas*. Editado por A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo, y A. Butana . CECSA. México, D.F., México.
- Toledo, V.M. 1976. El ejido y la selva tropical húmeda: una contradicción económica y social. pp 447-470 *En: Regeneración de selvas*. Editado por A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo, y A. Butana . CECSA. México, D.F., México.

- Toledo, V.M. 1990. El proceso de ganaderización y la destrucción biológica y ecológica de México. pp 191-217. *En: Medio ambiente y desarrollo en México*. Editado por E. Leff. CIIH-UNAM. Editorial Porrúa. México, D.F., México.
- Trejo, P.L. 1976. Diseminación de semillas por aves en Los Tuxtlas, Veracruz. pp 447-470. *En: Regeneración de selvas*. Editado por A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo, y A. Butana. CECSA. México, D.F., México.
- Van Dorp, D. 1985. Frugivoría y dispersión de semillas por aves. pp 333-364. *En: Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz*. Vol. II Editado por A. Gómez-Pompa, y S. Del Amo. Alhambra mexicana, S.A. México, D.F., México.
- Vázquez-Yanes, C., y A. Orozco-Segovia. 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva trópic: Un reflejo de su ambiente. *Ciencia* 35:191-210
- 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*, *Heliocarpus donnell-smithii* y *Piper auritum*. pp 241-254 *En: Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz*. Vol. II. Editado por A. Gómez-Pompa, y S. Del Amo. Alhambra mexicana, S.A. México, D.F., México.
- Vázquez-Yanes, C., y A. Orozco-Segovia. 1993. Patters of seed longevity and germination in the tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.
- Willson, M.F. 1992. The ecology of seed dispersal. pp 61-85. *En: Seed: The ecology of regeneration in plant communities*. Editado por M. Fenner. CAB International. Oxon, Great Britain.
- Willson, M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadow and colonization patterns. *Vegetatio* 107/108: 261-280.

**APENDICE 1.** Semillas identificadas obtenidas de trampas colocadas en el gradiente sistema ripario- pastizal abierto en Los Tuxtlas, Ver. Se incluye la especie, la familia a la que pertenecen, la forma de crecimiento (h: hierba; l: liana; a: árbol; e: epífita; ae: árbol epífita; th: trepadora hemiepífita; p: palma); la vegetación a la que pertenecen las especies (Veg. p: pastizales y caminos; s: selva); historia de vida (sólo para árboles de selva, p: pionero; t: tolerantes; n: nómadas); el número de semillas colectadas (*n*) por especie y su porcentaje (%) con respecto al total (94 212) y el síndrome de dispersión (S.d. z: zoocoria; a: anemocoria; b: barocoria) \* Esta especie se considera como dispersada por ardillas (zoocoria) o por gravedad (barocoria).

Especie	Familia	Forma de crec.	Veg.	Hist. de vida	Semillas		S.d.
					<i>n</i>	%	
<i>Abuta panamensis</i> (Standl.) Krukoff et Barneby	Menispermaceae	l	s	-	2	0.002	z
<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	Mimosaceae	a	s	p	10	0.011	z
<i>Acacia</i> sp.	Mimosaceae	a	s	p	78	0.083	z
<i>Acalypha arvensis</i> Poepp. & Endl.	Euphorbiaceae	h	p	-	856	0.909	z
<i>Achyranthes aspera</i> L.	Amaranthaceae	h	p	-	55	0.058	z
<i>Achyranthes</i> sp.	Amaranthaceae	h	p	-	10	0.011	z
<i>Aechmea bracteata</i> (Sw.) Griseb.	Bromeliaceae	e	s	-	384	0.408	z
<i>Albizia purpusii</i> Britton et Rose	Mimosaceae	a	s	n	7	0.007	a
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	Euphorbiaceae	a	s	n	193	0.205	z
<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	Ulmaceae	a	s	n	4	0.004	z
<i>Andropogon bicornis</i> L.	Poaceae	h	p	-	477	0.506	a
<i>Anthurium schlechtendalii</i> Kunth in H.B.K.	Araceae	e	s	-	1	0.001	z
<i>Aphelandra aurantica</i> (Scheidw.) Lundell	Acanthaceae	h	s	-	4	0.004	b
<i>Aristolochia ovalifolia</i> Duch.	Aristolochiaceae	l	s	-	5	0.005	a
<i>Arrabidaea verrucosa</i> (Standley) A. Gentry	Bignoniaceae	l	s	-	1	0.001	a
<i>Asclepias curassavica</i> L.	Asclepiaceae	h	p	-	34	0.036	a
<i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm. ex Mart.	Arecaceae	p	s	t	22	0.023	z*
<i>Axonopus compressus</i> (Swartz) Beauv.	Poaceae	h	p	-	1270	1.348	a
<i>Blechnum brownei</i> (L.) Ant. Juss.	Acanthaceae	h	s	-	994	1.06	a
<i>Borreria laevis</i> (Lam.) Griseb.	Rubiaceae	h	p	-	25	0.027	b
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae	a	s	n	195	0.207	z
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth in H. B. K.	Malpighiaceae	a	p	-	11	0.012	z
<i>Calathea lutea</i> (Aubl.) G. Mey.	Marantaceae	h	s	-	1	0.001	z
<i>Capsicum annum</i> L.	Solanaceae	h	p	-	379	0.402	z
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Cecropiaceae	a	s	p	28426	30.17	z
<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae	a	s	n	44	0.047	a
<i>Cissus microcarpa</i> Vahl	Vitaceae	l	s	-	107	0.114	z
<i>Citharexylon affine</i> D. Don.	Verbenaceae	a	s	n	9	0.01	z
<i>Citrus</i> sp.	Rutaceae	a	i	-	2	0.002	z
<i>Clusia flava</i> Jacq.	Clusiaceae	ae	s	-	53	0.056	z
<i>Coccoloba montana</i> (L.) Britt. et Rose	Polygonaceae	a	s	t	3	0.003	z
<i>Conostegia xalapensis</i> (Kunth) G. Don ex DC.	Melastomatacea	a	s	p	2064	2.191	z
<i>Coussapoa purpusii</i> Standl.	Cecropiaceae	ae	s	n	1178	1.25	z



Especie	Familia	Forma	Veg.	Hist. de	Semillas		S.d.
<i>Crotalaria sp.</i>	Fabaceae	h	p	-	1	0.001	z
<i>Croton schiedeanus</i> Schldl.	Euphorbiaceae	a	s	p	58	0.062	b
<i>Cupania glabra</i> Sw.	Sapindaceae	a	s	n	114	0.121	z
<i>Cymbopetalum baillonii</i> R. E. Fries.	Annonaceae	a	s	n	5	0.005	z
<i>Cyperus laxus</i> Lam.	Cyperaceae	h	p	-	8	0.008	-
<i>Chaptalia nutans</i> (L.) Polak.	Asteraceae	h	p	-	10	0.011	a
<i>Dalbergia glomerata</i> Hemsl.	Fabaceae	a	s	n	1	0.001	a
<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.	Fabaceae	t	p	-	279	0.296	z
<i>Desmodium macrodesmum</i> S.F. Blake	Fabaceae	t	s	-	2	0.002	a
<i>Dioscorea composita</i> Hemsl.	Dioscoreaceae	t	s	-	5	0.005	a
<i>Erythroxylum tabacense</i> Britton.	Erythroxylaceae	a	s	t	5	0.005	z
<i>Eugenia capuli</i> (Schldl. et Cham.) O. Berg.	Myrtaceae	a	s	t	47	0.05	z
<i>Eupatorium galeottii</i> Robins.	Asteraceae	a	s	p	494	0.524	a
<i>Ficus eugeniaefolia</i> (Liebm.) Hemsl.	Moraceae	a	s	n	7055	7.489	z
<i>Ficus insipida</i> Willd.	Moraceae	a	s	n	3880 <sup>1</sup>	4.118	z
<i>Ficus sp.</i>	Moraceae	a	s	n	1681	1.784	z
<i>Fimbristylis dichotoma</i> (L.) Vahl.	Cyperaceae	h	p	-	65	0.069	-
<i>Gouania lupuloides</i> (L.) Urban.	Rhamnaceae	l	s	-	63	0.067	a
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	Tiliaceae	a	s	p	2176 <sup>2</sup>	2.31	a
<i>Homolepsis aturensis</i> (Kunth) Chase	Poaceae	h	p	-	371	0.394	a
<i>Ipomoea phillomega</i> (Vull.) House	Convolvulaceae	l	s	-	27	0.029	a
<i>Ipomoea sp.</i>	Convolvulaceae	l	s	-	3	0.003	a
<i>Iresine arbuscula</i> Uline & Bray.	Amaranthaceae	a	s	t	45	0.048	a
<i>Lantana hirta</i> Graham.	Verbenaceae	h	p	-	4	0.004	z
<i>Lasiacis divaricata</i> (L.) Hitch.	Poaceae	h	p	-	17	0.018	z
<i>Lasianthaea fruticosa</i>	Asteraceae	h	s	-	2	0.002	a
<i>Leptocoryphium lunatum</i> (H.B.K.) Nees.	Poaceae	h	p	-	47	0.05	a
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	Fabaceae	a	s	n	1	0.001	a
<i>Lunania mexicana</i> Brandege	Flacourtiaceae	a	s	n	1238	1.314	z
<i>Lycianthes heteroclita</i> (Sendtner) Bitter	Solanaceae	a	s	p	20	0.021	z
<i>Lycianthes nitida</i> Bitter	Solanaceae	ae	s	-	85	0.09	z
<i>Machaerium floribundum</i> Benth.	Fabaceae	l	s	-	33	(.035)	a
<i>Mascagnia vacciniifolia</i> Niedz.	Malpighiaceae	l	s	-	795	0.844	a
<i>Melothria pendula</i> L.	Cucurbitaceae	t	p	-	30	0.032	z
<i>Mikania leiostachya</i> Benth.	Asteraceae	l	s	-	201	0.213	a
<i>Mimosa pudica</i> L.	Mimosaceae	h	p	-	78	0.083	z
<i>Monstera acuminata</i> G. Koch.	Araceae	he	s	-	6	0.006	z
<i>Muhlenbergia rigida</i> (H.B.K.) Kunth	Poaceae	h	p	-	11	0.012	a
<i>Oreopanax liebmanii</i> Marchal	Araliaceae	ae	s	n	983	1.043	z
<i>Panicum havardii</i> Vasey	Poaceae	h	p	-	4	0.004	z

Especie	Familia	Forma	Veg.	Hist. de	Semillas		S.d.
<i>Parathesis psychotrioides</i> Lundell.	Myrsinaceae	a	s	t	347	0.368	z
<i>Paspalum conjugatum</i> Bergius.	Poaceae	h	p	-	24929	26.46	a
<i>Paspalum virgatum</i> L.	Poaceae	h	p	-	2595	2.754	z
<i>Pavonia schiedeana</i> Steud.	Malvaceae	h	p	-	376	0.399	z
<i>Pennisetum villosum</i>	Poaceae	h	p	-	2	0.002	a
<i>Philodendron</i> sp.	Araceae	e	s	-	2	0.002	z
<i>Phyllanthus niruri</i> L.	Euphorbiaceae	h	p	-	3228	3.426	b
<i>Phytolacca rivinoides</i> Kunth & Bouché	Phytolaccaceae	h	s	-	2	0.002	z
<i>Piper amalago</i> L.	Piperaceae	a	s	p	3	0.003	z
<i>Piptocarpha chontalensis</i> Baker in Mart.	Asteraceae	l	s	-	736	0.781	a
<i>Pithecoctenium crucigerum</i> (L.) A. Gentry	Bignoniaceae	l	s	-	1	0.001	a
<i>Platymiscium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand,	Fabaceae	a	s	n	82	0.087	a
<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	Moraceae	a	s	n	15	0.016	z
<i>Prestonia mexicana</i> C.DC.	Apocynaceae	l	s	-	1	0.001	a
<i>Pseudelephantopus spicatus</i> (Aubl.) Rohr.	Asteraceae	h	p	-	28	0.03	z
<i>Psidium guajaba</i> L.	Myrtaceae	a	p	-	96	0.102	z
<i>Psychotria limonensis</i> Krause.	Rubiaceae	a	s	t	31	0.033	z
<i>Paullinia venosa</i> Radlk.	Sapindaceae	l	s	-	1	0.001	z
<i>Randia xalapensis</i> Martius & Galeotti	Rubiaceae	a	s	t	1	0.001	z
<i>Rhynchospora radicans</i> (Schldl. & Cham.) Pfeiffer ssp. <i>radicans</i> .	Cyperaceae	h	p	-	137	0.145	z
<i>Robinsonella mirandae</i> Gómez-Pompa.	Malvaceae	a	s	n	96	0.102	a
<i>Rollinia jimenezii</i> Saff.	Annonaceae	a	s	n	2	0.002	z
<i>Rourea glabra</i> Kunth in H.B.K.	Connaraceae	l	s	-	10	0.011	z
<i>Sapium nitidum</i> (Monach.) Lundell.	Euphorbiaceae	a	s	n	227	0.241	z
<i>Scleria melaleuca</i> Reichb. ex Schldl. et Cham. et Cham.	Cyperaceae	h	s	-	17	0.018	z
<i>Serjania mexicana</i> (L.) Willd.	Sapindaceae	l	s	-	6	0.006	a
<i>Setaria lutescens</i> Hubb.	Poaceae	h	p	-	499	0.53	z
<i>Sida rhombifolia</i> L.	Malvaceae	h	p	-	1416 <sup>3</sup>	1.501	z
<i>Smilax aristolochiifolia</i> Mill.	Smilacaceae	l	s	-	1	0.001	z
<i>Solanum rudemannum</i> Dunal	Solanaceae	a	p	-	117	0.124	z
<i>Spigelia palmeri</i> Rose	Loganiaceae	h	p	-	2	0.002	-
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose ex J. D. Smith) Woodson.	Apocynaceae	a	s	p	70	0.074	z
<i>Stigmaphyllon lindenianum</i> A.Juss.	Malpighiaceae	l	s	-	4	0.004	a
<i>Synedrella nodiflora</i> (L.) Gaertn.	Asteraceae	h	p	-	1	0.001	z
<i>Syngonium podophyllum</i> Schott	Araceae	th	s	-	29	0.031	z
<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	Apocynaceae	a	s	t	37	0.039	z
<i>Tetrorchidium rotundatum</i> (Hook. et Arn.)	Euphorbiaceae	a	s	t	14	0.015	z

Especie	Familia	Forma	Veg.	Hist. de	Semillas		S.d.
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Ulmaceae	a	s	p	118	0.125	z
<i>Trichospermum galeottii</i> (Turcz.) Kosterm.	Tiliaceae	a	s	p	11	0.012	a
<i>Trichostigma octandrum</i> (L.) H. Walt. in Engl.	Phytolaccaceae	l	s	-	6	0.006	z
<i>Tripogandra floribunda</i> (Hook. et Arn.)	Commelinaceae	h	p	-	1	0.001	b
<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau in DC.	Moraceae	a	s	t	8	0.008	z
<i>Tuxtla pittieri</i> (Greenm.) Villaseñor et Strother	Asteraceae	l	s	-	57	0.061	a
<i>Ulmus mexicana</i> (Liebm.) Planchon in DC.	Ulmaceae	a	s	n	6	0.006	a
<i>Verbesina crocata</i> (Cav.) Less.	Asteraceae	h	p	-	4	0.004	a

1.El total de semillas para esta especie es la suma de las semillas inmaduras y de las semillas maduras.

2.Para esta especie se presenta el número de semillas obtenido a partir del número de frutos mediante la relación de 1.5 semillas por fruto (Martínez-Ramos 1985) , redondeando la cifra a números enteros.

3.Para esta especie el total de semillas es la suma de las dos variedades que presenta esta especie, semillas con dos prolongaciones y semillas con una sola prolongación.

**APÉNDICE 2.** Número total de semillas de árboles por especie según su historia de vida recolectadas en el gradiente sistema ripario-pastizal en Los Tuxtlas, Veracruz. Se presenta el número total de semillas sembradas por especie (Tot. Sem.), y porcentaje que representa del total de semillas de árboles de selva (Porcentaje); porcentaje que germinó en un periodo de 5 meses ( % Germ.). El número de semillas sembradas y los porcentajes de viabilidad de las especies que presentaron menos de 30 semillas se encuentran entre paréntesis y no fueron utilizados en los análisis de viabilidad.

Historia de vida / especie	Tot. Sem.	Porcentaje	Número sembr.	% Germ.
<b>PIONERAS</b>				
<i>Eupatorium galeottii</i>	494	0.97	436	15.4
<i>Trema micrantha</i>	118	0.23	67	31.3
<i>Cecropia obtusifolia*</i>	28,426	55.62	15,816	68.7
<i>Acacia cornigera</i>	10	0.019	-	-
<i>Heliocarpus appendiculatus*</i>	2,176	4.26	2,043	40.62
<i>Acacia sp.</i>	78	0.15	71	0
<i>Conostegia xalapensis</i>	2,064	4.039	1,874	41.1
<i>Trichospermum galeottii</i>	11	0.021	(9)	(22.2)
<i>Piper amalago</i>	3	0.006	-	-
<i>Lycianthes heteroclita</i>	20	0.039	(17)	(82.4)
<i>Stemmadenia donnell-smithii*</i>	70	0.1369	66	14
<i>Croton schiedeanus</i>	58	0.1134	52	21.2
<b>NOMADAS</b>				
<i>Ulmus mexicana</i>	6	0.0117	(4)	(0)
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	5	0.0097	(3)	(33.3)
<i>Platymiscium pinnatum</i>	82	0.16	81	0
<i>Robinsonella mirandae</i>	96	0.187	95	12
<i>Citharexylon affine</i>	9	0.0176	(6)	(83.3)
<i>Coussapoa purpusii</i>	1178	2.305	1017	42
<i>Dalbergia glomerata</i>	1	0.0019	-	-
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	1	0.0019	-	-
<i>Cupania glabra</i>	114	0.223	112	0
<i>Albizia purpusii</i>	7	0.014	-	-
<i>Rollinia jimenezii</i>	2	0.0039	(1)	(0)
<i>Ficus sp.</i>	1681	3.289	1536	0.78
<i>Bursera simaruba</i>	195	0.381	189	59.3
<i>Sapium nitidum</i>	227	0.444	198	38.4
<i>Ficus eugeniaefolia</i>	7055	13.805	6367	32.04
<i>Alchornea latifolia</i>	193	0.377	184	49
<i>Poulsenia armata</i>	15	0.0293	(10)	(0)
<i>Cedrela odorata</i>	44	0.086	43	67.4
<i>Ampelocera hottlei</i>	4	0.0078	-	-
<i>Lunania mexicana</i>	1238	2.422	1163	30.4

Historia de vida / especie	Tot. Sem.	Porcentaje	Número sembr.	% Germ.
<i>Ficus insipida</i>	3880	7.592	2765	3.4
<i>Oreopanax liebmanii</i>	983	1.923	919	53.43
<b>TOLERANTES</b>				
<i>Psychotria limonensis</i>	31	0.060	(3)	(0)
<i>Randia xalapensis</i>	1	0.00195	-	-
<i>Tabernaemontana alba</i>	37	0.072	37	5.4
<i>Eugenia capuli</i>	47	0.0919	44	20.5
<i>Coccoloba montana</i>	3	0.0058	(2)	(0)
<i>Trophis mexicana</i>	8	0.0156	(5)	(0)
<i>Tetrorchidium rotundatum</i>	14	0.0273	(10)	(40)
<i>Iresine arbuscula</i>	45	0.088	43	16.3
<i>Erythroxylon tabascense</i>	5	0.0097	(4)	(0)
<i>Astrocaryum mexicana</i>	22	0.043	-	-
<i>Parathesis psychotrioides</i>	347	0.679	302	33

Las especies que están señaladas con un asterisco (\*) corresponden a las especies de árboles focales en el estudio (ver texto).

**APENDICE 3.** Número de individuos por especie de plantas leñosas en 12 sistemas riparios de los Tuxtlas, Ver. Se incluye la familia a la que pertenece cada una de las especies; T. ind: el número total de individuos por especie en los 12 sitios de estudio; frec/sit: la frecuencia de individuos de una especie por sitio (12 sitios); % DAP (cm): el promedio del diámetro a la altura del pecho de todos los individuos por especie (en cm); % COB (m<sup>2</sup>): promedio de la cobertura de la copa de los individuos por especie (en m<sup>2</sup>) y ALT (m): promedio de la altura de los individuos por especie (en metros).

Especie	Familia	T. ind	frec/sit	% DAP(cm)	% COB (m <sup>2</sup> )	ALT(m)
<i>Acacia cornigera</i>	Mimosa	1	0.071	-	-	12.48
<i>Albizia purpusii</i>	Mimosa	2	0.143	38.2	9.78	12.59
<i>Alchornea latifolia</i>	Euphor	1	0.071	45.2	6.2	7.45
<i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmace	2	0.143	0.77	5.61	23.52
<i>Annona reticulata</i>	Annona	1	0.071	-	-	-
<i>Bursera simaruba</i>	Bursera	4	0.286	25.46	7.04	9.53
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Malpigh	2	0.143	19.1	5.62	3
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Clusiace	1	0.071	76.39	9.42	15.16
<i>Calyptanthes pallens</i>	Myrtace	1	0.071	-	-	-
<i>Casearia nitida</i>	Flacour	1	0.071	4.77	3.58	0.5
<i>Casearia sylvestris</i>	Flacourt	1	0.071	22.28	7.43	10.88
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Cecropia	4	0.286	-	-	12.74
<i>Citharexylum affine</i>	Verbena	1	0.071	4.77	3.29	2.48
<i>Clusia lundelii</i>	Clusiace	2	0.143	197.35	12.95	17.12
<i>Coccoloba hondurensis</i>	Polygon	5	0.356	39.79	7.86	11.29
<i>Coccoloba arborea</i>	Mimosa	2	0.143	41.38	7.7	31.72
<i>Cordia spinescens</i>	Boragin	1	0.071	33.42	9.27	14.62
<i>Cordia stellifera</i>	Boragin	1	0.071	12.1	6.44	8.33
<i>Cornutia grandifolia</i>	Verbena	2	0.143	24.19	6	8.25
<i>Croton pyramidale</i>	Euphor	3	0.214	23.87	5.18	12.59
<i>Croton schiedeana</i>	Euphor	66	4.71	18.96	6.59	10.59
<i>Cupania glabra</i>	Sapinda	20	0.571	20.69	6.59	8.48
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	Annona	3	0.214	44.25	6.68	10.22
<i>Cynometra retusa</i>	Caesalpi	1	0.071	55.39	8.55	16.39
<i>Dalbergia glomerata</i>	Fabacea	1	0.071	54.11	8.63	9.14
<i>Dendropanax arboreus</i>	Araliace	6	0.429	27.27	7.37	8.98
<i>Erythrina folkersii</i>	Fabace	1	0.071	-	-	-
<i>Eugenia capuli</i>	Myrtace	4	0.286	22.76	5.98	8.45
<i>Ficus aurea</i>	Morace	3	0.214	44.56	6.59	13.5
<i>Ficus columbrinae</i>	Morace	1	0.071	89.13	8.19	10.86
<i>Ficus insipida</i>	Morace	2	0.143	73.21	-	-
<i>Ficus paraensis</i>	Morace	2	0.143	-	-	18
<i>Ficus perforata</i>	Morace	1	0.071	-	10.51	11.76
<i>Ficus tecolotensis</i>	Morace	1	0.071	-	-	-

Especie	Familia	T. ind	frec/sit	% DAP(cm)	% COB (m <sup>2</sup> )	ALT(m)
<i>Ficus tracheloryce</i>	Morace	1	0.071	-	-	-
<i>Ficus yoponensis</i>	Morace	1	0.071	95.49	10.51	11.74
<i>Gouania lupuloides</i>	Rhamnna	1	0.071	6.37	3.29	4.31
<i>Guarea glabra</i>	Meliace	2	0.143	16.87	7.3	6.41
<i>Hamelia patens</i>	Rubiace	1	0.071	11.14	2.98	8.53
<i>Hampea nutricia</i>	Malvace	6	0.429	16.62	5.2	6.66
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Tiliace	1	0.071	30.24	9.78	15.66
<i>Hyperbaena mexicana</i>	Menisp	1	0.071	40.43	6.2	14.11
<i>Inga brevipedicellata</i>	Mimosa	3	0.214	50.92	10.03	9.06
<i>Inga fagifolia</i>	Mimosa	2	0.143	57.3	7.07	-
<i>Inga jinicuil</i>	Mimosa	1	0.071	41.38	9.88	12.47
<i>Inga quaternata</i>	Mimosa	1	0.071	13.37	6.04	5.2
<i>Inga sapindoides</i>	Mimosa	3	0.214	20.69	6.49	9.37
<i>Lonchocarpus castilloides?</i>	Fabacea	1	0.071	55.7	-	-
<i>Lonchocarpus cruentus</i>	Fabacea	7	0.5	34.10	7.68	13.96
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Fabacea	7	0.5	42.49	8.07	11.26
<i>Machaerium floribundum</i>	Fabacea	1	0.071	-	-	-
<i>Mascagnia vacciniifolia</i>	Malpigh	1	0.071	2.98	-	7.57
<i>Mikania cordifolia</i>	Asterace	1	0.071	10.82	-	7.73
<i>Nectandra ambigens</i>	Laurace	4	0.286	50.40	7.35	16.78
<i>Nectandra reticulata</i>	Laurace	1	0.071	-	-	-
<i>Neea psychotrioides</i>	Nyctagi	1	0.071	8.91	3.29	3.92
<i>Orthion oblanceolatum</i>	Violace	7	0.5	26.23	5.55	9.23
<i>Parathesis lenticellata</i>	Myrsina	1	0.071	5.73	4.33	7.16
<i>Persea sp.</i>	Laurace	1	0.071	11.14	-	-
<i>Piper sanctum</i>	Piperace	1	0.071	7.96	6.16	4.99
<i>Platymiscium pinnatum</i>	Fabacea	2	0.143	-	-	12
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Flacour	1	0.071	8.91	3.97	7.12
<i>Poulsenia armata</i>	Morace	3	0.214	98.68	8.13	21.71
<i>Pouteria campechiana</i>	Sapota	2	0.143	-	6.44	7.34
<i>Pouteria durlandii</i>	Sapota	1	0.071	26.1	5.53	8.33
<i>Pouteria unilocularis</i>	Sapota	1	0.071	79.58	5.79	22.21
<i>Pseudoalmedia oxyphyllaria</i>	Morace	2	0.143	37.56	6.12	9.83
<i>Psidium guajaba</i>	Myrtace	4	0.286	18.14	4.99	5.79
<i>Psychotria chiapensis</i>	Rubiace	2	0.143	21.01	6.08	6.85
<i>Psychotria flava</i>	Rubiace	1	0.071	19.1	6.59	4.45
<i>Pterocarpus rohrii</i>	Fabace	1	0.071	162.34	9.42	19.12
<i>Rheedia edulis</i>	Cluisace	2	0.143	28.01	6.92	12.2
<i>Robinsonella mirandae</i>	Malvace	1	0.071	-	5.96	17.05
<i>Rocheffortia lundellii</i>	Boragin	1	0.071	6.37	5.26	5.22

Especie	Familia	T. ind	frec/sit	% DAP(cm)	% COB (m <sup>2</sup> )	ALT(m)
<i>Rollinia jimenezii</i>	Annona	4	0.286	29.05	6.48	11.67
<i>Sapium nitidum</i>	Euphor	25	1.78	24.81	6.70	11.85
<i>Spondias radlkoferi</i>	Anarca	6	0.429	49.55	7.76	15.36
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	Apocyna	5	0.36	-	7.3	4.56
<i>Swartzia guatemalensis</i>	Fabace	1	0.071	-	-	-
<i>Tabernaemontana alba</i>	Apocyna	13	0.92	18.65	7.23	8.65
<i>Tetrorchidium rotundatum</i>	Euphor	2	0.143	38.19	6.86	19.59
<i>Turpinia occidentalis</i>	Staphy	2	0.143	25.46	5.44	9.19
<i>Zanthoxylum caribeum</i>	Rutace	1	0.071	30.24	7.76	13.62
<i>Zanthoxylum procerum</i>	Rutace	1	0.071	24.83	9.63	9.3



**APENDICE 4.** Especies de las semillas obtenidas de trampas colocadas en el gradiente sistema ripario-pastizal abierto en Los Tuxtlas, Ver. Se incluye el total de semillas sembradas por especie, el porcentaje de germinación (Porcentaje de germ.) por especie y el número de eventos de siembra (Eventos). Los números de las especies que presentaron menos de 30 semillas o sólo un evento de siembra se encuentran entre paréntesis y no fueron usados en el análisis.

Especie	Viabilidad		
	Total	Porcentaje de germinación	Eventos
<i>Abuta panamensis</i>	-	-	-
<i>Acacia cornigera</i>	-	-	-
<i>Acacia sp.</i>	71	0	2
<i>Acalypha arvensis</i>	784	32.526	81
<i>Achyranthes aspera</i>	39	38.462	16
<i>Achyranthes sp.</i>	(9)	(22.22)	(6)
<i>Aechmea bracteata</i>	370	24.595	20
<i>Albizia purpusii</i>	-	-	-
<i>Alchornea latifolia</i>	184	48.619	12
<i>Ampelocera hottlei</i>	-	-	-
<i>Andropogon bicornis</i>	(476)	(17.22)	(1)
<i>Anthurium schlechtendalii</i>	-	-	-
<i>Aphelandra aurantica</i>	(3)	(100)	(2)
<i>Aristolochia ovalifolia</i>	(4)	(75)	(4)
<i>Arrabidaea verrucosa</i>	-	-	-
<i>Asclepias curassavica</i>	32	43.75	12
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	**	-	-
<i>Axonopus compressus</i>	1187	45.072	94
<i>Blechnum brownei</i>	951	60.04	76
<i>Borreria laevis</i>	(15)	(40)	(1)
<i>Bursera simaruba</i>	189	59.259	38
<i>Byrsonima crassifolia</i>	(9)	(0)	(3)
<i>Calathea lutea</i>	-	-	-
<i>Capsicum annum</i>	355	63.099	32
<i>Cecropia obtusifolia</i>	15816	68.68	73
<i>Cedrela odorata</i>	43	67.442	2
<i>Cissus microcarpa</i>	101	81.188	26
<i>Citharexylon affine</i>	(6)	(83.3)	(3)
<i>Citrus sp.</i>	(2)	(0)	(2)
<i>Clusia flava</i>	52	0	15
<i>Coccoloba montana</i>	(2)	(0)	(2)
<i>Conostegia xalapensis</i>	1874	41.089	59
<i>Coussapoa purpusii</i>	1017	41.691	24
<i>Crotalaria sp.</i>	-	-	-

Especie	Viabilidad		
<i>Croton schiedeanus</i>	52	21.154	13
<i>Cupania glabra</i>	112	0	21
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	(3)	(33.3)	(3)
<i>Cyperus laxus</i>	-	-	-
<i>Chaptalia nutans</i>	(5)	(80)	(3)
<i>Dalbergia glomerata</i>	-	-	-
<i>Desmodium adscendens</i>	237	20.675	50
<i>Desmodium macrodesmum</i>	(1)	(0)	(1)
<i>Dioscorea composita</i>	(4)	(100)	(2)
<i>Erythroxylum tabascense</i>	(4)	(0)	(4)
<i>Eugenia capuli</i>	44	20.455	10
<i>Eupatorium galeottii</i>	436	15.367	78
<i>Ficus eugeniaefolia</i>	6367	32.04	110
<i>Ficus insipida</i>	2765	3.978	42
<i>Ficus sp.</i>	1536	0.7813	50
<i>Fimbristylis dichotoma</i>	-	-	-
<i>Gouania lupuloides</i>	61	31.148	7
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	2043	40.62	42
<i>Homolepis aturensis</i>	364	14.835	7
<i>Ipomoea phillomega</i>	(24)	(4.16)	(5)
<i>Ipomoea sp.</i>	(2)	(50)	(1)
<i>Iresine arbuscula</i>	43	16.279	5
<i>Lantana hirta</i>	-	-	-
<i>Lasiacis divaricata</i>	(16)	(6.25)	(3)
<i>Lasiandra fruticosa</i>	-	-	-
<i>Leptocoryphium lunatum</i>	35	11.429	5
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	-	-	-
<i>Lunania mexicana</i>	1163	30.353	15
<i>Lycianthes heteroclita</i>	(17)	(82.35)	(4)
<i>Lycianthes nitida</i>	75	42.667	3
<i>Machaerium floribundum</i>	(29)	(6.89)	(8)
<i>Mascagnia vacciniifolia</i>	791	1.6435	23
<i>Melothria pendula</i>	(27)	(81.48)	(8)
<i>Mikania leiostachya</i>	158	4.4304	11
<i>Mimosa pudica</i>	65	44.615	16
<i>Monstera acuminata</i>	-	-	-
<i>Muhlenbergia rigida</i>	(10)	(60)	(2)
<i>Oreopanax liebmanii</i>	919	53.428	31
<i>Panicum havardii</i>	-	-	-
<i>Parathesis psychotrioides</i>	302	32.781	30

Especie	Viabilidad		
<i>Paspalum conjugatum</i>	21065	23.708	100
<i>Paspalum virgatum</i>	2111	18.238	10
<i>Pavonia schiedeana</i>	372	37.634	40
<i>Pennisetum villosum</i>	-	-	-
<i>Philodendron sp.</i>	-	-	-
<i>Phyllanthus niruril</i>	3154	61.002	129
<i>Phytolacca rivinoides</i>	-	-	-
<i>Piper amalago</i>	-	-	-
<i>Piptocarpha chontalensis</i>	724	6.4917	77
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	-	-	-
<i>Platymiscium pinnatum</i>	81	0	5
<i>Poulsenia armata</i>	(10)	(0)	(2)
<i>Prestonia mexicana</i>	-	-	-
<i>Pseudelephantopus spicatus</i>	(26)	(57.69)	(7)
<i>Psidium guajaba</i>	89	47.191	13
<i>Psychotria limonensis</i>	(3)	(0)	(1)
<i>Paullinia venosa</i>	-	-	-
<i>Randia xalapensis</i>	-	-	-
<i>Rhynchospora radicans</i>	106	35.849	24
<i>Robinsonella mirandae</i>	95	11.579	24
<i>Rollinia jimenezii</i>	(1)	(0)	(1)
<i>Rourea glabra</i>	(6)	(16.66)	(3)
<i>Sapium nitidum</i>	198	38.384	21
<i>Scleria melaleuca</i>	(16)	(0)	(5)
<i>Serjania mexicana</i>	(4)	(50)	(2)
<i>Setaria lutescens</i>	467	23.55	37
<i>Sida rhombifolia</i>	1381	3.819	70
<i>Smilax aristolochiaefolia</i>	-	-	-
<i>Solanum rudepannum</i>	107	51.402	18
<i>Spigelia palmeri</i>	(1)	(100)	(1)
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	66	13.636	13
<i>Stigmaphyllon lindenianum</i>	(1)	(0)	(1)
<i>Synedrella nodiflora</i>	-	-	-
<i>Syngonium podophyllum</i>	(23)	(30.43)	(9)
<i>Tabernaemontana alba</i>	37	5.4054	5
<i>Tetrorchidium rotundatum</i>	(10)	(40)	(4)
<i>Trema micrantha</i>	67	31.343	8
<i>Trichospermum galeottii</i>	(9)	(22.2)	(4)
<i>Trichostigma octandrum</i>	-	-	-
<i>Tripogandra floribunda</i>	-	-	-

Especie	Viabilidad		
	(5)	(0)	(3)
<i>Trophis mexicana</i>	(5)	(0)	(3)
<i>Tuxtla pittieri</i>	55	7.2727	28
<i>Ulmus mexicana</i>	(4)	(0)	(3)
<i>Verbesina crocata</i>	(2)	(50)	(2)

1.El total de semillas para esta especie es la suma de las semillas inmaduras y de las semillas maduras.

2.Para esta especie el total de semillas es la suma de las dos variedades que presenta esta especie, semillas con dos prolongaciones y semillas con una sola prolongación.

3.Para esta especie se presenta el número de semillas obtenido a partir del número de diásporas mediante la relación de 1.5 semillas por diáspora (Martínez-Ramos 1985) , redondeando la cifra a números enteros.

\*\* No se determinó la viabilidad de *Astrocaryum mexicanum* .

Libro donado  
a la biblioteca  
del Centro de  
Ecología.

Cristina

QCE-110

✓