

03058

2



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

UNIDAD ACADEMICA DE LOS CICLOS PROFESIONAL Y DE
POSTGRADO
INSTITUTO DE ECOLOGIA

**SOBRE EL SIGNIFICADO ECOLOGICO Y
EVOLUTIVO DE LA MASA DE LA SEMILLA:
UN ANALISIS COMPARATIVO PARA OCHO
ESPECIES DEL GENERO *PSYCHOTRIA*, EN LOS
TUXTLAS, VERACRUZ, MEXICO.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
DOCTOR EN ECOLOGIA

P R E S E N T A:

HORACIO ARMANDO PAZ HERNANDEZ

MEXICO, D.F.

1999

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

27/1973



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.

INDICE GENERAL

Capítulo I.- Introducción General	1-33
Capítulo II.- Historia Natural, Taxonomía y Relaciones Filogenéticas del Grupo de Especies de <i>Psychotria</i> Estudiado.	34-55
Capítulo III.- Efectos de la Masa de la Semilla y Factores Ambientales Sobre la Emergencia de Plántulas Dentro de Siete Especies de <i>Psychotria</i>.	56-94
Capítulo IV.- Emergencia de Plántulas, Masa de la Semilla, Granívoros y Hojarasca, en Hábitats Contrastantes en Luz : un Análisis Inter-específico en <i>Psychotria</i>.	95-132
Capítulo V.- Efectos de la Masa de la Semilla Sobre la Supervivencia y el Crecimiento de Plántulas en Hábitats Contrastantes en Luz de la Selva. Un Análisis Dentro y entre Ocho Especies de <i>Psychotria</i>.	133-178
Capítulo VI.- Patrones de Exito Diferencial de Reclutamiento en Relación a la Masa de la Semilla en Hábitats Contrastantes en Luz.	179-197
Capítulo VII.- La Masa de la Semilla : Una Adaptación a la Sombra?	198-227
Capítulo VIII.- Discusión General	228-239

RESUMEN

En este estudio se exploraron tres preguntas generales: ¿cuál es el papel que juega la masa de las semillas como determinante del éxito de reclutamiento de plántulas y, en última instancia, en la distribución de especies entre hábitats que difieren en disponibilidad de recursos lumínicos? ¿La variación interespecífica en la masa de semillas es resultado de procesos adaptativos a los hábitats donde ocurre el reclutamiento de las plántulas? En particular, ¿las semillas de mayor masa representan una adaptación a los hábitats con baja disponibilidad de luz? En el presente estudio confronté estas preguntas utilizando un sistema experimental de ocho especies arbóreas del género Psychotria, presentes en el sotobosque de la selva de los Tuxtlas, Veracruz. Se realizó un experimento de campo para evaluar, a nivel intra e interespecífico, los efectos de la masa de las semillas sobre la emergencia, sobrevivencia, crecimiento y reclutamiento de las plántulas en hábitats con contrastante disponibilidad de luz: claros de la selva abiertos por la caída natural de árboles y sitios maduros del bosque con el dosel cerrado. Mediante el experimento de campo y experimentos en invernadero, se evaluó el efecto de la masa de las semillas sobre el desempeño demográfico de semillas y plántulas bajo riesgos ambientales que varían entre los claros y el bosque maduro: intensidad lumínica, animales granívoros y hojarasca.

A nivel intraspecífico, tanto en el invernadero como en el campo las semillas de mayor masa confirieron mayores ventajas a las plántulas para sobrevivir y reclutarse bajo condiciones limitadas en luz pero no bajo ambientes sin limitación lumínica. Estas ventajas pueden asociarse con los efectos positivos que producen aumentos en la masa de las semillas, sobre la fisiología de la tolerancia a la sombra. Aunque no se estudiaron los mecanismos implicados, los resultados sugieren que una baja tasa de crecimiento y la presencia de cotiledones que reciben alta asignación de recursos maternos por unidad de área (evidenciada por cotiledones gruesos), son dos atributos asociados a la masa de las semillas que se expresan como parte de un síndrome de tolerancia a la sombra.

Al nivel intra-específico, la masa de las semillas no afectó la germinación de las semillas y tuvo un efecto de baja prevalencia y fuertemente variable sobre la probabilidad de emergencia de plántulas. El riesgo de remoción de las semillas varió con su masa. Sin embargo, la dirección

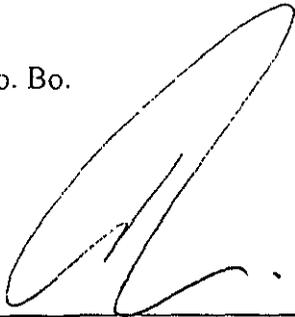
(positiva o negativa) de esta relación varió fuertemente entre especies y entre ambientes. Estos resultados muestran que no existió una relación simple entre la masa de las semillas y la emergencia de las plántulas.

La importancia funcional de la masa de las semillas al interior de las poblaciones es discutida en términos de sus implicaciones sobre procesos actuales e históricos de selección natural. En particular se discute que la masa de las semillas pudo haber evolucionado bajo la disyuntiva de: i) maximizar el número de semillas (incrementando la posibilidad de dispersión a ambientes ricos en luz pero limitando la sobrevivencia de las plántulas en la sombra), ó ii) maximizar la sobrevivencia de las plántulas bajo ambientes limitados en luz (a costa de reducir el número de semillas y, por lo tanto, la habilidad de dispersión). Propongo que es posible que la actual variación interespecífica en la masa de las semillas, así como la distribución que tienen actualmente las especies en los diferentes ambientes lumínicos, pueden ser explicadas, en parte, por diferentes formas de resolver dicha disyuntiva. En *Psychotria*, diferencias interespecíficas de la relación ganancia en adecuación (reclutamiento y/o sobrevivencia de plántulas) vs masa de las semillas pueden determinar diferentes rutas para resolver la disyuntiva entre número y tamaño de las semillas.

Al nivel interespecífico, las especies con semillas más grandes tuvieron mayor éxito de emergencia de plántulas en el hábitat sombreado, pero no así en los claros. En ambos hábitats las semillas más grandes produjeron plántulas más vigorosas y con mayor probabilidad de emerger bajo la cubierta de hojarasca. Sin embargo, las semillas grandes tuvieron mayor riesgo de remoción en los claros, pero no así en la sombra, probablemente debido a que vertebrados granívoros (muy probablemente ratones) tuvieron una actividad de forrajeo diferencial entre los hábitats. La sobrevivencia y el reclutamiento de las plántulas también aumentó con la masa de las semillas bajo condiciones de sombra. Sin embargo, las ventajas fisiológicas conferidas por las semillas de mayor masa, no determinaron de manera importante la sobrevivencia y el reclutamiento en los ambientes naturales del bosque. Otras características que varían entre los linajes (subgéneros) determinaron el desempeño de manera más importante que la masa de las semillas. Al utilizar un enfoque histórico (contrastos filogenéticamente independientes) para inferir el posible significado de la masa de las semillas como adaptación a la sombra, se detectó evidencia de evolución convergente entre semillas grandes asociada a un mayor desempeño de las plántulas en ambientes sombreados. Este resultado

apoya la hipótesis de que las semillas grandes representan una adaptación a las condiciones de sombra. El análisis histórico reveló que aumentos en la sobrevivencia, la emergencia y el reclutamiento de las plántulas están asociados con aumentos en el tamaño de las semillas. Una exploración detallada de los cambios en la función de la masa de las semillas a lo largo de los árboles filogenéticos, sugiere que los efectos de la masa de las semillas sobre la sobrevivencia de las plántulas parecen ser importantes sólo al interior de los linajes mayores o subgéneros. Características propias a cada subgénero, como la efectividad de defensas contra herbívoros parecen ser más importantes que la masa de las semillas como determinantes de la sobrevivencia de plántulas en la sombra. Estas tendencias, sin embargo, deben ser evaluadas con mayor profundidad aumentando el número de contrastes filogenéticos. Como hipótesis de trabajo futuro propongo que las especies de Psychotria con diferente tamaño de semillas puedan reclutarse con igual éxito en la sombra. Sin embargo, en especies de un mismo subgénero la evolución hacia semillas más grandes pudo aumentar el éxito de reclutamiento en la sombra y, en última instancia, conducir a una diferenciación más fina en el hábitat de establecimiento de las diferentes especies.

Vo. Bo.



Dr. Miguel Martínez Ramos

Director de tesis

ABSTRACT

This study explores three principal questions: i) What is the role of seed mass on the recruitment success of seedlings, and on the distribution of plant species among forest micro-habitats with different light availability? ii) Can seed mass variation among species be the result of an adaptive process for recruitment in different natural light habitats? iii) Particularly, do large seeds represent an adaptation to recruitment in low light environments? In the present study, I addressed these questions using, as an experimental system, eight tree species of Psychotria coexisting in the understory of Los Tuxtlas tropical rain forest reserve. I performed a field experiment to evaluate the intra and inter-specific effects of seed mass on emergence, survival, growth and recruitment of seedlings under habitats with contrasting light availability: gaps in the canopy, opened by the natural fall of trees, and shaded sites with closed canopy. Using both the field experiment and greenhouse experiments, I evaluated the effects of seed mass on seed/seedling performance under environmental risks varying between gaps and shaded forest sites: light resource level, animal granivores and leaf litter.

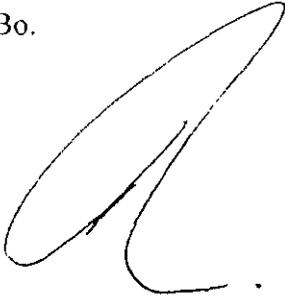
Within species I detected that larger seed mass conferred advantages for survival and recruitment of seedlings under light limited conditions, but not under other conditions, in both greenhouse and field experiments. These advantages seem to be related to positive effects of seed mass on physiological responses that permit shade tolerance. Although the mechanisms involved in this response were not directly evaluated, the results obtained suggest that a low relative growth rate and cotyledons with high allocation of mass per unit area (thick cotyledons probably containing maternal reserves), are two attributes related to seed mass and to seedling shade tolerance. Seed mass did not affect the probability of germination under all light conditions, but it affected the risk of seed removal by animals as well as seedling emergence. Such effects, however, were not frequent and highly variable among species. Risk of seed removal varied in direction (positive or negative) with seed mass, depending on species and habitats. These results of my study shown that there is no a simple relationship between seed mass and seedling emergence.

Ecological effects of seed mass within species are discussed in terms of their implications for the actual process of selection and probable selective scenarios during the past. I discussed that if seed mass has evolved under a major trade-off between increasing seed number or increasing seedling survival in light limited habitats, it is possible that actual variation in mean seed mass among species as well as, in part, its distribution between habitats, could result from different ways of solving such a trade-off. In *Psychotria*, among species variation in the curves defining fitness (seedling survival and recruitment) gain with seed mass could represent different routes to solve the evolutionary trade-off between seed number and seed size.

Considering mean seed mass variation among species, larger seeds had higher emergence in the shaded habitat, but not in gaps. In both habitat types larger seeds produced larger seedlings with higher probability to emerge below the litter. However, larger seeds had higher risk of removal by animals in the gaps but not in the shaded forest, due probably to a differential foraging activity of vertebrates between habitats. At this level of seed mass variation, I found evidence that under light limiting habitats, survival and recruitment of seedlings increased with seed mass, suggesting, as in the within species level, physiological advantages for shade tolerance. However, such physiological advantages did not have an important effect on seedling survival and recruitment in the natural habitats. Other attributes varying between major lineages (subgenera) had higher effects on seedling performance in the shade. Using an historical approach (phylogenetic independent contrasts) to infer the evolutionary significance of seed mass, I detected evidence of convergent evolution between larger seed mass and higher performance of seedlings in shaded habitats. This result supported the hypothesis of large seed size as an adaptation to recruitment in shaded environments. This exploration revealed that all variables of seedling performance; emergence, survival and recruitment were positively associated with seed mass. A detailed exploration of changes in the ecological functions of seed mass along the phylogenetic trees, revealed that effects of seed mass on survival seem to be important only within each major lineage (subgenus). It is inferred that other seedling attributes varying between lineages, such as defenses against herbivores, are more important than seed mass determining seedling survival in shade. However, these trends need to be tested using a larger number of independent contrasts. As hypotheses for future work I propose that species of *Psychotria* with different seed mass can recruit equally well in the shade. However, for species of the same subgenus evolution toward larger seeds could increase recruitment success of seedlings in the

shade, and ultimately contribute to a finer differentiation in the distribution of species among the forest habitats.

Vo. Bo.

A handwritten signature in black ink, consisting of a large, stylized 'M' followed by a smaller 'R' and a period.

Dr. Miguel Martínez Ramos

Director de tesis

PRESENTACIÓN DEL PROBLEMA

El tamaño de las semillas tiene un papel demográfico clave en los primeros estadios del ciclo de vida de las plantas. Este atributo puede afectar la amplitud de dispersión y, por lo tanto, la posibilidad que tienen las plantas de explorar diferentes ambientes de establecimiento y desarrollo (Venable, 1988). Una vez que arriban a un sitio dado, la probabilidad que tienen las semillas de transitar al estadio de plántula puede depender de su tamaño (Jurado y Westoby, 1992; Westoby, Jurado y Leishman, 1992). Finalmente, el tamaño de las semillas puede afectar la sobrevivencia y crecimiento iniciales de las plántulas emergidas (Foster, 1986).

Desde un punto de vista ecológico, entender las consecuencias de la variación del tamaño de las semillas puede ayudar a predecir la capacidad de las especies para dispersarse y sobrevivir en distintos ambientes. En última instancia, este entendimiento puede contribuir a explicar los patrones de distribución y abundancia de las especies (Salisbury, 1974). Desde un punto de vista evolutivo, la gran variación intra e interespecífica de la masa de las semillas, así como su clara importancia para la adecuación, ofrece un sistema interesante para explorar hipótesis adaptativas (Mazer, 1989).

Dentro de una comunidad dada, la variación en el tamaño de las semillas puede ser amplia. Por ejemplo, el peso de las semillas en algunos bosques tropicales tiene una variación interespecífica de seis órdenes de magnitud y un ámbito de variación intraespecífica de hasta siete veces (Foster, 1986; Westoby et al., 1992; Hammond y Brown, 1995). Se ha propuesto que tal variación ha evolucionado como producto de presiones selectivas y restricciones filogenéticas (Westoby et al., 1992; Hammond y Brown, 1995). A continuación se reseñan diferentes hipótesis propuestas para explicar tal variación.

De acuerdo con la teoría de evolución de historias de vida, el tamaño de las semillas ha evolucionado en respuesta a dos fuerzas selectivas en conflicto. Por un lado, la presión de maximizar el número de semillas y, por otro lado, la presión de aumentar la calidad (sobrevivencia) de la progenie, asignando una mayor cantidad de reservas maternas a cada semilla (Harper et al., 1970; Smith y Fretwell, 1974). Estas presiones son conflictivas porque en las plantas maternas el presupuesto energético para la reproducción es finito y un aumento en el número de semillas ocurre a costa de una disminución de la inversión materna por semilla, es decir de su tamaño (Harper et al., 1970). De acuerdo con Smith y Fretwell (1974), para un ambiente homogéneo, este compromiso resulta en un tamaño óptimo de semillas. Otros estudios han expandido esta idea sugiriendo que en ambientes que varían en espacio y tiempo la selección puede conducir al mantenimiento de cierta variación de tamaños de semilla dentro de las poblaciones (Janzen, 1977; Kaplan y Cooper, 1984, pero ver McGingley, Temme y Geber, 1987; Venable, 1988). Así, el grado de variación que exhibe el tamaño de las semillas en cada especie presumiblemente refleja el balance alcanzado entre las presiones que favorecen la sobrevivencia de las plántulas (en cada ambiente) y aquellas que favorecen la capacidad de la semilla para alcanzar hábitats favorables-dispersión-, Foster, (1986). Bajo este esquema, la variación en los tamaños de semillas entre las especies, puede ser el resultado de diferentes soluciones al compromiso entre sobrevivencia y dispersión de la progenie, dependiendo de la importancia y dirección con las que distintas fuerzas selectivas actúan en cada especie. En este mismo tenor, diferentes autores han propuesto escenarios ambientales que permitan explicar la gran variación de tamaños de semillas presente dentro de las comunidades. Por ejemplo, Rees y Westoby (1997), utilizando la teoría de juegos en evolución, han propuesto dinámicas de competencia entre las especies con distintos tamaños de semillas, en ambientes heterogéneos.

En estos escenarios, se asume competencia entre las especies así como la existencia de parches más favorables para cada uno de los competidores. La dinámica resulta en un equilibrio evolutivamente estable que permite el mantenimiento de una gran cantidad de especies con diferentes tamaños de semillas en un ambiente dado.

Existen factores ambientales que pueden actuar como presiones selectivas directas sobre el tamaño de las semillas y, consecuentemente, sobre la sobrevivencia de semillas y plántulas. Por ejemplo, la luz (Salisbury, 1974; Leishman y Westoby 1994b; Saverimuttu y Westoby, 1996b), la disponibilidad de nutrientes y agua del suelo (Stock, Pate y Delfs, 1990; Leishman y Westoby 1994a), vectores de dispersión (Harper, 1970; Howe y Smallwood, 1982; Westoby, Rice y Howell, 1990; Jurado, Westoby y Nelson, 1991), depredadores (Janzen, 1970; Reader, 1993), herbívoros (Careaga, 1989), competidores (Washitani y Nishiyama, 1992), así como agentes físicos que ocasionan daños (Clark y Clark, 1991; Facelli y Pickett, 1991; Vázquez Yanes y Orozco Segovia, 1992).

Otras presiones selectivas pueden operar de manera indirecta sobre el tamaño de las semillas. Por ejemplo, la selección puede afectar el tamaño de la semilla, al operar de manera directa sobre caracteres correlacionados con el tamaño de la semillas, por ejemplo, a través de pleiotropía o alometría. Así, las plantas más grandes, como las arbóreas, tienen estructuras que pueden soportar el peso de semillas tan grandes como los cocos, mientras que plantas pequeñas, como las herbáceas, son incapaces de soportar tales pesos. Posiblemente, presiones selectivas que actuaron directamente sobre el tamaño y forma de crecimiento de las plantas afectaron también indirectamente el tamaño de las semillas (Thomson y Rabinowitz, 1989, Foster y Janson, 1985). También presiones selectivas que actúan sobre el modo de dispersión de las diásporas pueden indirectamente seleccionar el tamaño de las semillas; por ejemplo, las

diásporas anemócoras tienden a presentar semillas más ligeras que las diásporas no anemócoras (Leishman, Westoby y Jurado, 1995, entre otros).

La evolución del tamaño de las semillas puede depender además de otros conflictos selectivos tales como los que ocurren entre madres e hijos y entre hijos (Lovett Doust y Lovett Doust, 1988; Domínguez, 1995). Se ha propuesto que existe un conflicto entre la maximización de la adecuación de la madre vía el aumento en el número de la progenie, y la maximización de la adecuación de los hijos, vía el aumento de la inversión materna en cada semilla, es decir su tamaño. La solución de este conflicto esta mediada por el grado de parentesco genético entre los hijos y la madre. Así, la variación resultante en tamaño de semillas puede depender también de características del sistema reproductivo presente en cada especie.

Parte de la variación en el tamaño de las semillas presente en las comunidades ha sido explicada por la covariación con unidades gruesas del ambiente tales como, hábitats sombreados, o con alta disponibilidad de luz, o bien con otras características de historia de vida, tales como: el agente dispersor, la altura de las plantas maternas y la forma de crecimiento (Foster y Janson, 1985; Mazer, 1989; Leishmann et al. 1995; Metcalfe y Grubbb, 1995; Hammond y Brown, 1995). En general estas variables han explicado no más del 50% de la variación en tamaños de semillas, y se ha detectado que el agente dispersor o la altura son las variables que explican la mayor varianza, en tanto que el hábitat de establecimiento es la variable menos relevante. Esto ha sugerido que la selección por dispersión ha sido la fuerza más importante en generar la variación en tamaños de semillas. Dado el papel clave del tamaño de semillas durante el establecimiento de plántulas, se ha hipotetizado que una buena parte de la variación no explicada por las variables anteriores, puede reflejar soluciones múltiples en ambientes reales más complejos (factores variables tanto en espacio como en tiempo) que los

efectos del tamaño de la semilla en los ambiente reales de establecimiento, donde múltiples factores ecológicos operan simultáneamente, variando en espacio y tiempo.

Otros estudios correlativos han encontrado que una parte importante de la variación interespecífica en el tamaño de la semillas puede ser explicada por el parentesco filogenético o taxonómico de las especies (Mazer, 1990; Kelly, 1995; Lord, et al. 1995). En general, se ha encontrado que la variación es menor en taxa recientes (por ejemplo, en especies congénéricas) que en taxa de orden superior (por ejemplo, en géneros pertenecientes a una misma familias; Kelly, 1995; Grubb y Metcalfe, 1996; Lord et al., 1995). La menor variación dentro de los linajes recientes ha sido explicada de dos formas. Primero, debido a la presencia de restricciones (por ejemplo, genéticas) a la generación de variantes fenotípicas como respuesta al ambiente. Es decir, a la existencia de un arrastre filogenético y no a un proceso adaptativo (Harvey, Read and Nee, 1995a; Kelly y Purvis, 1999). Segundo, debido a procesos de selección activa que conducen adaptativamente a las especies de un mismo linaje a ocupar nichos similares. Esta es la hipótesis llamada "conservatismo del nicho" (Harvey y Pagel, 1991; Westoby et al., 1995a, entre otros).

Si bien la existencia de ambos mecanismos en la evolución de características de historia de vida es aceptada, actualmente existe una fuerte discusión sobre la importancia relativa de tales mecanismos (Stearns, 1992; Kelly y Purvis, 1993, Westoby et al., 1995abc; Harvey 1995ab; Ackerly y Donoghue, 1995). Este debate ha tenido un impacto importante en el desarrollo reciente del campo de la ecología comparativa de plantas. Anteriormente a dicha discusión, era poco común tener una actitud crítica sobre el significado de la variación asociada a la historia filogenética (sin embargo, ver Fenner y Lee, 1983; Hodgson y Mackey, 1986; Mazer, 1989, 1990).

asociada a la historia filogenética (sin embargo, ver Fenner y Lee, 1983; Hodgson y Mackey, 1986; Mazer, 1989, 1990).

Recientemente, se han discutido varias definiciones sobre el término biológico de “adaptación”, así como distintos métodos para probar hipótesis adaptativas (Stearns, 1992; Lord et al., 1995). En términos generales, podemos ubicar dos definiciones extremas. Por un lado, una definición histórica considera como adaptación a un carácter homólogo, derivado en respuesta a un cambio en el ambiente, el cual favorece la adecuación (Coddington, 1988). Entonces, la prueba de hipótesis adaptativas consiste en detectar si tales caracteres derivados ocurren o no al azar con respecto al ambiente que ocupan actualmente las especies, o con respecto a otras características con las que el atributo en cuestión puede estar correlacionado. Para realizar esta prueba, se debe tener un diseño que asegure la independencia estadística de las entidades filogenéticas a comparar (Harvey y Pagel, 1991). De acuerdo con tal definición, el mantenimiento de una baja variación en un linaje es producto de restricciones filogenéticas y la adaptación tuvo su origen en algún momento de la historia, cuando el linaje divergió de otro.

Una definición más ecológica de adaptación considera que una adaptación es un cambio en un fenotipo que ocurre como respuesta a un factor ambiental específico, y el cual aumenta la adecuación de los individuos (Williams, 1996). De acuerdo con esta definición, un carácter (por ejemplo, el tamaño de la semilla) presente en varias especies de un mismo linaje, con un valor positivo de adecuación similar en un ambiente dado, puede ser resultado de un proceso adaptativo (ver Westoby et al, 1992 para una discusión del punto). Esta ha sido la suposición implícita en el uso de comparaciones cruzadas entre especies para explorar hipótesis adaptativas (Kelly y Purvis, 1993).

Asumiendo que las características de historia de vida son el resultado de la interacción entre adaptaciones y restricciones filogenéticas, diferentes autores han explorado hipótesis alternativas que pueden permitir ubicar la importancia relativa de las restricciones filogenéticas y el conservatismo del nicho en la evolución del tamaño de la semilla. Por ejemplo, algunos autores han explorado la existencia de restricciones fisiológicas o morfológicas, que pueden ser infranqueables dentro de los linajes, probando si las relaciones entre caracteres, o bien entre caracteres y el ambiente, se mantienen o no para diferentes hábitats (Harvey Read y Promislow, 1989; Lord, et al., 1995).

Otra vía para entender el significado de la variación de los caracteres entre las especies de linajes recientes puede ser el uso de estudios microevolutivos que exploran los procesos actuales de selección en las poblaciones (Stearns, 1992; Ackerly y Donoghue, 1995). En particular, los linajes recientes, tales como géneros y subgéneros, cuyas especies coexisten en una comunidad dada, pueden ser muy útiles para entender la relación entre adaptación y restricción filogenética. Presumiblemente, las especies cercanamente emparentadas comparten, en mayor medida que las lejanamente emparentadas, restricciones (por ejemplo, fisiológicas y morfológicas) y presiones selectivas similares.

En el presente estudio, a través de un análisis comparativo, se exploraron las consecuencias ecológicas de la variación intra e interespecífica del tamaño de las semillas presente en árboles del género Psychotria en una comunidad de bosque tropical. Con este propósito, se abordó el análisis de diferentes factores que pueden operar selectivamente sobre el destino demográfico de semillas y plántulas en función del tamaño de la semillas. En particular, se estudió el papel selectivo de la luz, depredadores de semillas y la hojarasca, considerando dos hábitats (ambientes) regenerativos del bosque: claros naturales producidos por la caída de

árboles y sitios de bosque maduro. Asimismo, se explora y se discute el posible significado evolutivo de las consecuencias de la variación en el tamaño de la semilla entre las especies, controlando la independencia estadística de las comparaciones y también considerando a todas las especies como puntos independientes.

La presente tesis está organizada en capítulos que pueden ser independientes entre sí, los cuales están ligados por una sección de introducción y una discusión generales.

El primer capítulo comprende la revisión de las hipótesis y evidencias de las consecuencias ecológicas y evolutivas del tamaño de la semilla.

En el segundo capítulo se describen aspectos generales de la historia natural y el conocimiento taxonómico y filogenético del grupo de especies.

En los capítulos tres, cuatro y cinco se exploran los efectos del tamaño de la semilla sobre el establecimiento de plántulas en hábitats contrastantes en luz del bosque tropical; claros y bosque maduro. Se utilizan tanto experimentos en invernadero como en campo.

El capítulo tres aborda los efectos intraespecíficos del tamaño de la semilla desde la fase de semilla hasta la emergencia de plántulas, en tanto que el capítulo cuatro trata dichos efectos al nivel de las especies. En el quinto capítulo se analizan los efectos del tamaño de la semilla sobre la sobrevivencia y crecimiento de plántulas hasta el primer año de vida. El análisis se hace tanto dentro como entre las especies.

En el sexto capítulo se analiza el efecto neto de la masa de la semilla desde que la semilla cae al suelo, hasta que las plántulas alcanzan un año de edad. El objetivo principal es la exploración de los patrones de reclutamiento diferencial de los individuos dependiendo de la masa de la semilla en las poblaciones de siete especies de Psychotria.

En el séptimo capítulo se hace una exploración de hipótesis adaptativas de la variación interespecífica en la masa de la semilla, utilizando contrastes filogenéticamente independientes.

El octavo capítulo es una discusión general que retoma la información presentada en el capítulo de antecedentes, confrontanda con el conocimiento derivado de mi trabajo de investigación. En este capítulo también se expone una agenda de investigación futura para avanzar en el conocimiento de la ecología y evolución de la masa de la semilla.

ANTECEDENTES

Consecuencias ecológicas del tamaño de la semilla

En esta sección se discuten las hipótesis principales que se han propuesto para entender la función ecológica del tamaño de las semillas, considerando tres procesos: la dispersión de semillas, la sobrevivencia y germinación de semillas y la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas. Se presentan evidencias de las hipótesis, haciendo énfasis en dos aspectos: i) el nivel de variación del tamaño de semilla estudiado (tanto a nivel intra como interespecífico), y ii) el efecto de diferentes factores ecológicos en ambientes variables. En particular, la revisión de las evidencias se centra en los bosques tropicales.

Dispersión de las semillas.

En ambientes donde los sitios favorables para el establecimiento son variables en tiempo y espacio, como el caso de los claros en los bosques tropicales, la producción de un mayor número de semillas pequeñas puede ser especialmente importante, ya que aumenta la probabilidad de colonizar dichos sitios (Stebbins, 1974; Harper et al., 1970). En contraste a las semillas grandes, las semillas pequeñas pueden ser transportadas a mayor distancia, o bien por un mayor número de agentes dispersores, generando una lluvia de semillas más extendida (Harper et al. 1970; Jackson, 1981). En bosques tropicales se han encontrado relaciones negativas entre el tamaño de la semilla y la distancia máxima de dispersión, tanto a nivel intraespecífico (Howe, Schupp y Westley, 1985; Augspurger, 1983) como entre especies (Willson, 1993; González-Méndez, 1995).

Tamaño de la semilla y germinación

El tamaño de la semilla puede afectar la germinación de las mismas en tres aspectos; la velocidad de germinación, el porcentaje total de germinación y la duración del período viable.

Se ha propuesto que un tamaño de semilla grande puede imponer mayor limitación para mantener un balance hídrico adecuado para la germinación en ambientes con altas temperaturas, baja humedad atmosférica y bajo potencial hídrico en el suelo (Foster, 1986). Un aumento en el tamaño de las semillas puede provocar una disminución en la superficie de contacto con el suelo y, por tanto, una disminución en la capacidad de imbibición en suelos con bajo potencial hídrico (Harper y Benton, 1966). La menor probabilidad de enterramiento en semillas grandes podría aumentar su riesgo de desecación en ambientes con baja humedad relativa en el aire (Grime, 1979). Ambos factores pueden afectar negativamente el porcentaje y la velocidad de germinación. En bosques tropicales, se ha detectado una menor humedad atmosférica y un menor potencial hídrico del suelo en los claros que bajo el dosel cerrado del bosque (Foster, 1986). Tal diferencia puede ser particularmente importante durante la época de menor precipitación. Se podría esperar que la germinación de semillas relativamente grandes se vea desfavorecida en los claros. Se conoce que algunas especies de semillas grandes sufren mayor mortalidad que especies de semillas pequeñas en los claros (Dalling, Swaine y Garwood, 1997; Vázquez Yanes, 1994). Sin embargo, poco ha sido estudiado de manera experimental las limitaciones impuestas por el tamaño de la semilla sobre su imbibición, en especial, bajo condiciones ambientes naturales (Vázquez-Yanes y Rojas-Aréchiga, 1995).

Foster (1986) propuso que las semillas grandes pueden permanecer viables por mayor tiempo debido al uso de las reservas (nutrientes, energía y agua) para mantener su demanda

metabólica. Este efecto podría ser más importante en ambientes con alta temperatura como los claros, donde la demanda respiratoria es mayor. Los estudios que han explorado esta relación son aún escasos. Para 179 especies de un bosque tropical, Ng (1978) detectó bajo condiciones controladas una relación positiva entre el tiempo máximo de germinación y el tamaño de la semilla. Este resultado concuerda con la idea de Foster (1986). Sin embargo, aún no se cuenta con evidencias directas del mecanismo, ni tampoco se conoce si esta relación cambia entre hábitats del bosque. La elevada frecuencia de especies con semillas pequeñas en los bancos de semillas de bosques tropicales húmedos (Gómez-Pompa, Vázquez-Yanes y Guevara, 1972; Garwood, 1989), sugiere que las semillas más pequeñas tienen mayor periodo de latencia. Sin embargo, no se conoce si tal sobrerrepresentación debe al efecto del tamaño de la semilla, o bien a otras características presentes en las especies de semillas pequeñas, tales como: un rápido recambio del banco de semillas (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990), mayor sobrevivencia de estas semillas después de la deshidratación, o bien a su inhibición para germinar en ausencia de factores claves (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984, 1994)

De las ideas revisadas, no existen predicciones claras sobre que tamaños de semillas pueden tener ventajas para germinar bajo situaciones ambientales contrastantes, tales como los claros y los sitios maduros del bosque tropical húmedo.

Tamaño de la semilla y riesgo de depredación.

Los depredadores de semillas pueden actuar como una presión selectiva que favorece a las semillas pequeñas (Janzen, 1971; Foster, 1986). Las semillas de mayor tamaño pueden representar un paquete de recursos más atractivo para los depredadores y, además, pueden ser atacadas por un grupo más amplio de depredadores que las semillas pequeñas (Harper, 1970;

Janzen, 1971). Por ejemplo, a diferencia de las semillas pequeñas, las semillas grandes pueden ser atacadas tanto por invertebrados como por vertebrados (Janzen, 1971). Alternativamente, las semillas grandes pueden sufrir mayor riesgo de depredación debido a que permanecen expuestas, sin germinar, por un tiempo mayor que las semillas pequeñas (ver sección anterior).

Se ha detectado una relación positiva entre la remoción o depredación de semillas y el tamaño de las mismas en diferentes comunidades vegetales. Por ejemplo, en pastizales (Reader 1993), en bosques templados (Gross 1984), en comunidades áridas (Kelrik et al. 1986) y en bosques tropicales (Howe et al. 1985, Moegenburg 1996 y Martínez-Ramos 1994). Esta relación se ha documentado tanto para depredadores vertebrados (Kelrik, 1986; Martínez-Ramos, 1994) como para invertebrados (Reader, 1993; Howe et al., 1985; Moegenburg, 1996). Estos estudios muestran que los depredadores pueden seleccionar a favor de semillas pequeñas en un ambiente dado (pero ver Kaspari, 1996). Sin embargo, no se conoce el grado con el que la presión de selección varía entre diferentes hábitats. Howe et al. (1985) y Moegenburg (1996) muestran evidencia de que tal selección de tamaños de semillas, por parte de depredadores, puede ocurrir en poblaciones naturales.

Tamaño de la semilla y el tamaño de la plántula.

Semillas de mayor masa, que poseen un embrión de mayor peso y una mayor cantidad de endospermo (reservas), producen plántulas con mayor biomasa (Harper, 1970). Una plántula con tamaño inicial relativamente grande puede tener ventajas para sobrevivir a diferentes riesgos ambientales (Harper, et al., 1970). Este efecto pasivo del tamaño de la semilla sobre el destino de las plántulas ha sido ampliamente documentado en diferentes comunidades, considerando diferentes riesgos de mortalidad. Entre estos riesgos se ha estudiado la

competencia entre plántulas en comunidades de pastizales y bosques templados (Harper et al., 1970; Stanton, 1985; Washitani y Nishiyama, 1992), interferencia por cobertura vegetal en bosques tropicales y templados (Martínez-Ramos, 1991 y Reader, 1993), interferencia por hojarasca en bosques tropicales y templados (Facelli y Pickett, 1991, pero ver Vázquez Yanes y Orozco-Segovia, 1992), interferencia por suelo en un bosque tropical (Dalling, Swaine y Garwood, 1997) o en dunas (Yanful y Maun, 1996), y ocurrencia de daños físicos por objetos que caen del dosel del bosque (Samper, 1992). La mayor parte de estos estudios han sido realizados utilizando la variación interespecífica. Sin embargo, son poco conocidos los efectos de la variación intraespecífica en el tamaño de la semilla sobre el rendimiento de las plántulas (ver Schaal, 1984; Stanton, 1984; Yanful y Maun, 1996).

Se conoce que algunos de los riesgos de muerte para las plántulas varían espacialmente en el bosque tropical, pero aún no se han detectado para estos riesgos patrones de variación consistentes entre los claros y el bosque maduro (ver Facelli y Pickett 1991). Por ejemplo, podría esperarse que las plántulas experimenten mayor intensidad competitiva en los claros, donde la tasa de crecimiento de plántulas es mayor que en el bosque maduro. También puede esperarse que en los bordes de los claros las plántulas estén expuestas a un mayor riesgo de daño físico debido a que en tal zona los árboles que rodean al claro presentan mayores tasas de recambio de hojas y ramas (Facelli y Pickett, 1991). En este sentido, ambos factores podrían operar a favor de semillas grandes en los claros. Hasta el momento, el conocimiento que se tiene sobre la importancia relativa del tamaño de la semilla, en la capacidad de las plántulas para confrontar fenómenos de interferencia o los daños físicos en diferentes hábitats, es casi inexistente.

Uso de reservas maternas y limitación de recursos

Se ha propuesto que las semillas grandes confieren, durante las primeras fases del crecimiento, mayor sobrevivencia a las plántulas en ambientes limitantes en recursos (luz, agua y nutrientes) debido a que cuentan con una alta cantidad de reservas maternas (Foster, 1986 y Westoby, et al., 1992). Tal hipótesis asume implícitamente que: i) las reservas de energía y/o nutrientes con las que dispone una plántula aumentan de manera desproporcionada con el tamaño de la semilla, y que ii) estas reservas son utilizables por las plántulas para mantener un balance positivo de energía en ambientes limitantes en recursos.

La evidencia más consistente en apoyo a esta hipótesis es aquella relacionado con la limitación en luz. Se ha demostrado experimentalmente que la sobrevivencia de las plántulas bajo condiciones de fuerte limitación lumínica, e incluso bajo completa oscuridad, esta relacionada positivamente con el peso de la semilla (i.e. embrión más endospermo) de las especies (Salisbury, 1974; Grime y Jeffrey, 1965; Hutchinson, 1967; Leishman y Westoby, 1994b; Saverimuttu y Westoby, (1996b); pero ver Metcalfe y Grubb, 1996, para algunas excepciones y Augspurger, 1984, para una evidencia negativa).

Las reservas maternas presentes en la semilla también pueden servir para compensar el daño provocado en las plántulas por herbívoros, patógenos o agentes físicos (Denslow, 1980). En plántulas sometidas a defoliación artificial, se ha encontrado que las plántulas provenientes de semillas grandes sobreviven mejor que las que se originan de semillas pequeñas (Armstrong y Westoby, 1993 en especies de zonas secas y Careaga, 1994 en especies tropicales). Asimismo, para un grupo de especies tropicales leñosas, la capacidad de las plántulas para producir rebrotes, después de la remoción del tallo principal, se encontró asociada

positivamente con el tamaño de las semillas (Harms y Dalling, 1997). El único estudio que comparó la tasa de mortalidad de plántulas inducida por patógenos, no detectó una interacción entre el tamaño de la semilla y los patógenos (Augspurger y Kelly, 1984).

Es esperable que la importancia funcional de las reservas bajo la acción de agentes de mortalidad como los enemigos naturales, sea mayor bajo condiciones de luz cercanas al punto de compensación fotosintética de las plántulas, como podría ser el caso en el sotobosque bajo el dosel cerrado de la selva, donde la ganancia de energía se ve limitada. Sin embargo, este aspecto no ha sido aún estudiado de manera directa.

Estudios recientes han sugerido que el papel del tamaño de la semilla en la tolerancia a la sombra puede estar relacionado con un complejo de características que incluyen no sólo el uso de reservas, sino además bajas tasas de crecimiento relativo y bajos costos respiratorios (Marañón y Grubb, 1993; Kitayima, 1994; Saverimuttu y Westoby, 1996b). Sin embargo, se conoce aún poco sobre la relación funcional entre estas características y el tamaño de las semillas. Existe evidencia de una asociación negativa entre el tamaño de la semilla y la tasa relativa de crecimiento para especies pertenecientes a distintos grupos taxonómicos y distintas comunidades, (Grime y Hunt, 1975; Fenner, 1983; Shipley y Peters, 1990; Marañón y Grubb, 1993; Saverimuttu y Westoby, 1996a). La ocurrencia de tal patrón sugiere la hipótesis de una restricción funcional y/o morfológica: semillas grandes producen plántulas con tasas de crecimiento bajas y viceversa. Sin embargo, se ha encontrado evidencias que tal relación no se encuentra completamente canalizada. Por ejemplo, Saverimuttu y Westoby (1996a), al comparar varias parejas de especies de géneros hermanos, encontraron que la relación negativa entre la tasa relativa de crecimiento de las plántulas y el tamaño de las semillas no se cumplió en todos los casos. La investigación de los mecanismos funcionales entre el tamaño de la

semilla y la tasa de crecimiento, así como su expresión a distintos niveles jerárquicos de variación taxonómica (desde poblaciones hasta los linajes mayores) es sin duda parte importante de una futura agenda de trabajo.

La exploración de los efectos del tamaño de la semilla sobre la sobrevivencia de las plántulas, bajo condiciones de limitación de nutrientes, ha sido aún poco abordada. Las evidencias existentes no reflejan un patrón consistente. Por ejemplo, Fenner y Lee (1989) y Mustart y Cowling (1994) detectaron una asociación negativa entre la masa de las semillas de las especies y la fertilidad del suelo. Este resultado sugiere ventajas potenciales de semillas grandes en suelos pobres en nutrientes. Sin embargo, en un estudio experimental, Stock et al (1990) no detectaron una relación entre la sobrevivencia de plántulas y la masa de las semillas en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes.

Por otra parte, se ha propuesto que en ambientes que son pobres en nutrientes las reservas maternas de una semilla pueden ser utilizadas por las plántulas para la adquisición de nutrientes y agua vía micorrizas (Janos, 1980). Las reservas pueden ser utilizadas para ofrecer mayor cantidad de metabolitos a los hongos, o bien para soportar mejor los costos de la infección inicial (Janos, 1980). Estas hipótesis no han sido exploradas de manera directa. En bosques tropicales se ha detectado que las relaciones obligadas con micorrizas son más frecuentes entre las especies arbóreas tolerantes, que generalmente presentan semillas relativamente grandes, que entre las especies pioneras, que generalmente presentan semillas pequeñas (Janos, 1975). Esto sugiere mayor importancia de la asociación micorrízica en el ambiente sombreado que en los claros, aunque no se conoce si en la sombra el tamaño de la semilla afecta la probabilidad de infección por hongos.

Allsop y Stock (1995) encontraron resultados contrarios a la hipótesis propuesta por Janos (1980). En catorce especies de la familia Rosidacea, que coexisten en sitios con suelos pobres en nutrientes, una mayor cantidad de reservas maternas en la semilla pareció disminuir la dependencia de las plántulas a las micorrizas. El aumento en biomasa y en el contenido de fósforo en las plántulas, debido a la presencia de micorrizas, disminuyó con el aumento en el tamaño de las semillas.

Los antecedentes hasta aquí discutidos reflejan una investigación vasta sobre el papel que juega el tamaño de la semilla en el proceso de establecimiento de las plántulas. A continuación se señalan tres aspectos importantes, que a mi consideración, deberían ser incluidos en una agenda de trabajo futuro.

1.- Múltiples factores ecológicos pueden interactuar con el tamaño de la semilla durante el establecimiento de plántulas y los efectos selectivos de estos factores pueden ocurrir en direcciones opuestas, a favor o en contra de un tamaño dado de semillas. Así, para entender la función ecológica del tamaño de la semilla se requiere evaluar el efecto selectivo de cada factor y, de manera importante, el efecto resultante de las interacciones entre dichos factores. Tales evaluaciones deben de llevarse a cabo bajo condiciones naturales, donde estos factores operan en conjunto.

2.- Dentro de una comunidad, la magnitud y dirección con que operan diferentes factores selectivos sobre la variación del tamaño de las semillas puede cambiar entre hábitats, por ejemplo, entre claros y el bosque maduro en bosques tropicales. Los patrones de distribución de las especies entre hábitats pueden resultar, en parte, de tales cambios. Por lo tanto, el estudio de las consecuencias del tamaño de la semilla en diferentes hábitats es importante.

3.- El entendimiento de la evolución del tamaño de la semilla requiere de estudios poblacionales, además de las comparaciones entre especies. Sin embargo, los estudios en poblaciones naturales son relativamente escasos. Por ejemplo, del total de los estudios aquí referidos para bosques tropicales, asumiendo las limitaciones de la muestra, sólo 4 de 15 son intraespecíficos.

El significado evolutivo del tamaño de la semilla.

En general es esperable que la evolución de las características de los organismos sea producto de restricciones funcionales y respuestas selectivas (Stearns, 1992). Un aspecto interesante entonces es conocer como estos dos componentes han actuado durante la evolución.

La variación del tamaño de las semillas dentro de comunidades particulares ha sido relacionada con categorías gruesas del ambiente, así como con características de las especies, tales como el agente dispersor, la altura y la forma de crecimiento (Foster y Janson, 1985; Mazer, 1989; Hammond y Brown, 1995). Estos trabajos han sugerido que el tamaño de la semilla es parte de un conjunto de adaptaciones de las especies a diferentes hábitats. Por ejemplo, en los bosques tropicales las semillas pequeñas son disesadas por una gran cantidad de aves y murciélagos, lo cual permite mayor probabilidad de ocupación de los escasos hábitats ricos en recursos lumínicos, donde ocurre el establecimiento de estas plants (Hammond y Brown, 1995). En contraste, las semillas grandes son dispersadas por mamíferos no voladores, los cuales pueden producir una sombra de semillas menos extensa que las aves. Sin embargo las plántulas provenientes de semillas grandes pueden ser más tolerantes a ambientes sombreados del bosque.

Otros estudios, que han tomando en cuenta el parentesco filogenético entre las especies, han mostrado que una parte importante de la variación en los tamaños de la semilla puede deberse a la historia filogenética. Las especies que pertenecen a un mismo linaje presentan tamaños de semillas más semejantes que aquellas pertenecientes a diferente linaje. Por ejemplo, entre familias de un mismo orden (Kelly y Purvis, 1993), pero principalmente entre géneros de las mismas familias (Mazer, 1990; Lord, et al., 1995; Metcalfe y Grubb, 1999; Grubb y Metcalfe, 1996). La mayor parte de estos estudios han encontrado que otras características de historia de vida, tales como el modo de dispersión, la altura y la forma de crecimiento de las plantas, pueden explicar una mayor varianza en el tamaño de las semillas que el ambiente de establecimiento de las plántulas. Estos resultados sugieren que la importancia ecológica del tamaño de la semilla durante el establecimiento de las plántulas es limitada (ver Kelly, 1995, para una discusión). Otra posibilidad es que los resultados anteriores sean producto del uso de información correlativa y no experimental. En particular, estos estudios pueden fallar en la asignación observacional de las especies a categorías gruesas del ambiente, que pueden no reflejar la heterogeneidad ambiental que realmente afecta a las especies en los bosques.

Existen estudios experimentales que han controlado la influencia del parentesco filogenético (contrastes independientes, sensu Harvey y Pagel, 1991) y que han mostrado un efecto positivo del tamaño de las semillas sobre el desempeño de las plántulas. Por ejemplo, Armstrong y Westoby, (1994), encontraron mayor sobrevivencia en especies con semillas grandes, bajo condiciones de defoliación severa, en tanto que Saverimuttu y Westoby (1996a) detectaron el mismo resultado al someter a las plántulas a una limitación severa de luz. Estos resultados han sido encontrados al comparar géneros dentro de las mismas familias, lo cual acota la función del tamaño de la semilla al menos al nivel de los géneros dentro de familias. A

nivel intragenérico los estudios experimentales son inexistentes. Sin embargo, a nivel correlativo, los casos analizados sugieren que la variación en los tamaños de semillas posee un significado adaptativo (Lee y Fenner, 1989; Mustart y Cowling, 1992).

De acuerdo con algunos autores, como Kelly y Purvis (1993) y Harvey (1995a), el alto porcentaje de la varianza en el tamaño de las semillas explicada por el parentesco filogenético, en comparación con el ambiente de establecimiento de plántulas, sugiere que la mayor parte de la variación reciente en el tamaño de la semilla, por ejemplo congénica, puede no ser producto de la interacción con el ambiente, sino de arrastre filogenético. Es decir no adaptativa, sino producto de factores que restringen la variación fenotípica dentro de ciertos límites en cada grupo de especies.

Una explicación adaptativa de la baja covariación entre los tamaños de semillas y el ambiente u otras características, dentro de linajes, ha sido planteada por otros autores (Westoby, et al., 1994ab; Lord, et al., 1995). Se plantea que las especies hijas tienden a ser más exitosas en nichos similares a los del ancestro y, por lo tanto, estas tienden a mantener una constelación de características comunes con el ancestro. Esta hipótesis ha sido llamada *tendencia a la conservación del nicho* (sensu Harvey y Pagel, 1991, ver Mazer, 1990; Westoby et al., 1992, 1995abc; Harvey, 1995ab, para discusiones de este punto).

Se ha propuesto que la restricción filogenética y el conservatismo del nicho no son explicaciones excluyentes (Stearns, 1992; Westoby, et al. 1995a). En este contexto, resulta interesante explorar a nivel comparativo, la importancia relativa y las interacciones entre ambos procesos a diferentes niveles jerárquicos del linaje. Por ejemplo, la existencia de restricciones infranqueables dentro de los linajes y la existencia, para un mismo linaje, de diferencias en los

patrones de covariación entre los tamaños de semillas y el ambiente en diferentes comunidades (Lord, et al. 1995).

La exploración de los procesos selectivos que actualmente operan en las poblaciones de especies congénéricas puede contribuir al entendimiento del papel evolutivo de la restricción filogenética y la selección estabilizadora (que se esperaría ocurriera dentro de nichos similares). Muy pocos trabajos han probado las consecuencias ecológicas de la variación intraespecífica en el tamaño de la semilla en condiciones naturales (ver Gross, 1983 y Allsop y Stock, 1995, para dos ejemplos con especies templadas). Asimismo, la exploración de la existencia de variación heredable en estos sistemas es también poco común.

El presente estudio es una exploración de los efectos intra e interespecíficos del tamaño de la semilla sobre el desempeño de las plantas durante las primeras fases de vida, para un grupo de ocho especies de árboles del género tropical Psychotria. Este sistema ofrece ventajas para explorar el significado ecológico y evolutivo del tamaño de la semilla entre diferentes hábitats de una comunidad, debido a que las especies: i) coexisten en una misma comunidad de selva alta, ii) difieren fuertemente en el tamaño de la semilla y esta variación no está asociada a algún linaje o grupo taxonómico, iii) comparten el síndrome de dispersión de semillas, y iv) presentan fenología de fructificación, así como morfologías de frutos y semillas muy similares.

Literatura citada

- Ackerly D. D. and M. J. Donoghue. 1995. Phylogeny and ecology reconsidered. *Journal of Ecology* 83: 730-732.
- Alvarez-Buylla, E and M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84: 314-325.
- Allsopp, N and W. D. Stock. 1995. Relationships between seed reserves, seedling growth and mycorrhizal responses in 14 related shrubs (Rosidae) from a low-nutrient environment. *Functional Ecology* 9: 248-254.
- Armstrong, D. P. y M. Westoby. 1993. Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* 74: 1092-1100.
- Augsburger, C. K. 1983. Seed dispersal by the tropical tree Platypodium elegans, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71: 759-771.
- Augsburger, C. K and C. K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- Careaga, S. 1989. Efecto de la variación en el tamaño de las semillas sobre el desempeño de plántulas de especies tropicales. Thesis, UNAM, Mexico
- Clark, D. B. and D. A. Clark. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 79: 447- 457.
- Coddington, J. A. 1988. Cladistic tests of adaptational hypotheses. *Cladistics* 4: 3-22.
- Dalling, J. W., M. D. Swaine and N. C. Garwood. 1997. Soil seed bank community dynamics in a seasonally moist lowland tropical forest, Panama. *Journal of tropical ecology* 13: 659- 680.

- Denslow, J. S. 1980. Notes on the seedling ecology of large seeded species of Bombacaceae. *Biotropica* 12: 220-222.
- Domínguez, C. A. 1995. Genetic conflicts of interest in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 412-416.
- Facelli, J. M. and S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57: 1-32.
- Fenner, M. 1983. relationships between seed weight, ash content and seedling growth in twenty-four species of compositae. *New Phytologist* 95: 697-706.
- Fenner, M. and W. G. Lee. 1989. Growth of seedlings of pasture grasses and legumes deprived of single mineral nutrients. *Journal of Applied Ecology* 26: 223-232.
- Foster, S. A. and C. H. Janson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review* 52: 269-299.
- Garwood, N C. 1989. Tropical Soil Seed Banks A Review. In: *Ecology of soil seed banks*. M. A. Leck,, V. T. Parker and R. L. Simpson (Eds.). Academic Press, USA. p. 149-210.
- Gómez Pompa, A., C. Vázquez Yanes and S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: a non renewable resource. *Science* 177: 762-765.
- González-Méndez, M. 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.
- Grime, J. P. and D. W. Jeffrey. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology* 53: 621-642.

- Grime, J. P. and Hunt, R. 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 63: 393-422.
- Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons, Chichester
- Gross, K. L. 1984. Effect of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72:369-387.
- Grubb, P. J. and D. J. Metcalfe. 1996. Adaptation and inertia in the Australian tropical lowland rain-forest flora: contradictory trends in intergeneric and intrageneric comparisons of seed size in relation to light demand. *Functional Ecology* 10: 5122-520.
- Hammond, D. S. and V. K. Brown. 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology*, 76: 2544- 2561.
- Harms, K E and J. W. Dalling. 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *Journal of Tropical Ecology* 13: 617-621.
- Harper, J. L. and R. A. Benton. 1966. The behaviour of seeds in soil, part 2. The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate. *Journal of Ecology* 54: 151-166.
- Harper, J. L. P. H. Lovell and K. G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review. of Ecology. and Systematics* 1: 327-356.
- Harvey, P. H. and M. D. Pagel. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Harvey, P. H., A. F. Read and D. E. L. Promislow. 1989. Life history variation in placental mammals: unifying the data with theory. *Oxford Surv. Evol. Biol.*, 6: 13- 32.
- Harvey, P. H., A. F. Read and S. Nee. 1995a. Why ecologists need to be phylogenetically challenged. *Journal of Ecology* 83: 535-536.

- Harvey, P. H., A. F. Read and S. Nee. 1995b. Further remarks on the role of phylogeny on comparative ecology. *Journal of Ecology* 83: 735-736.
- Hodgson, J. G. and J. M. L. Mackey. 1986. The ecological specialization of dicotyledonous families within a local flora: some factors constraining optimization of seed size and their possible evolutionary significance. *New Phytologist* 104: 497-515.
- Howe, H. F. and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-228.
- Howe, H. F., E. W., Schupp, and L. C. Wesley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Hutchinson, T. C. 1967. Comparative studies on the ability of species to withstand prolonged periods of darkness. *Journal of Ecology* 55: 291-299.
- Jackson, J. F. 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. *Biotropica* 13: 121-130.
- Janos, D. P. 1975. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on lowland tropical rainforest trees. In: F. E. Sanders, B. Mosse and P. B. Tinker (editors). *Endomycorrhizas*. Academic Press, London. pp 437-466.
- Janos, D. P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 122 (suppl.): 56-64.
- Janzen, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-529.
- Janzen, D. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2: 465-492.
- Janzen, D. H. 1977. Variation in seed size within a crop of a Costa Rican *Micuna andreana* (Leguminosae) *American Journal of Botany* 64: 347-349.

- Jurado, E. and M. Westoby. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology* 80(3): 407-416.
- Jurado, E. M. Westoby and D. Nelson. 1991. Diaspore weight, dispersal, growth form and perenniality of Central Australian Plants. *Journal of Ecology* 79: 811-830.
- Kaplan, R. H. and W. S. Cooper. 1984. The evolution of developmental plasticity in Naturalist reproductive characteristics: an application of the "adaptive coin flipping" principle. *American* 123: 393-410.
- Kaspari, M. 1996. Worker size and seed size selection by harvester ants in a neotropical forest. *Oecologia* 105: 397-404.
- Kelrik, M. L., J. A. MacMahon, P. R. Parmenter and D. V. Sisson. 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: The relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68: 327-337.
- Kelly, C. K. and A. Purvis. 1993. Seed size and establishment conditions in tropical trees. On the use of taxonomic relatedness in determining ecological patterns. *Oecologia*, 94: 356-360.
- Kelly, C. K. 1995. Seed size in tropical trees: a comparative study of factors affecting seed size in Peruvian angiosperms. *Oecologia* 102: 377-388.
- Kitayima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.
- Leishman, M. R. and M. Westoby. 1994a. The role of large seeds in seedling establishment in dry soil conditions: evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology* 82: 249-258.
- Leishman, M. R. and M. Westoby. 1994b. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology*. 8: 205-214.

- Leishman, M., M. Westoby and E. Jurado. 1995. Correlates of seed size variation: A comparison among five temperate floras. *Journal of Ecology* 83(3): 517-529.
- Lord, J., M. Westoby and M. Leishman. 1995. Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche conservatism, and adaptation. *American Naturalist* 146: 349-346.
- Lovett Doust, J. and L. Lovett Doust. 1988. In: J. Lovett Doust and L. Lovett Doust (eds.). *Plant reproductive ecology, patterns and strategies*. Oxford University Press. pp 5-29.
- Marañón, T. and P. J. Grubb. 1993. Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in mediterranean annuals. *Functional Ecology* 7: 591-599.
- Mazer, S. J. 1989. *Ecological, Taxonomic and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms*. *Ecological Monographs* 59: 153-175.
- Mazer, S. J. 1990. Seed mass of Indiana Dune genera and families: taxonomic and ecological correlates. *Evolutionary Ecology* 4: 325-357.
- Martínez-Ramos, M. 1991. *Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda neotropical*. Tesis doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México, 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.
- McGingley, M., D. Temme, and M. Geber. 1987. Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. *American Naturalist* 130: 370-398.
- Metcalf, D. J. and P. J. Gubb. 1995. Seed mass and light requirements for regeneration in Southeast Asian rain forest. *Canadian Journal of Botany* 73: 817-826.

- Moegenburg, S. M. 1996. Sabal palmetto seed size: causes of variation, choices of predators, and consequences for seedlings. *Oecologia* 106: 539-543.
- Mustart, P. J. and R. M. Cowling. 1992. Seed size, phylogeny and adaptation in two closely related Proteaceae species-pairs. *Oecologia* 91: 292-295.
- Ng, F. S. P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees. In: P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman (eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K. pp 129-162.
- Orozco Segovia, A., M. E. Sanchez Coronado and C. Vazquez Yanes. 1993. Light environment and phytochrome-controlled germination in Piper auritum. *Functional Ecology* 7: 585-590.
- Reader, R. J. 1993. Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *Journal of Ecology* 81: 169-175.
- Rees, M and M. Westoby. 1997. Game theoretical evolution of seed mass in multi-species ecological models. *Oikos* 78: 116-126.
- Salisbury, S. E. 1974. Seed size and mass in relation to environment. *Proceedings of the Royal Society of London*. B186: 83:88.
- Samper, C. 1992. Natural disturbance and plant establishment in an andean cloud forest. Ph.D. thesis. Harvard University. Massachusetts, USA.
- Saverimuttu, T. and M. Westoby. 1996a. Components of variation in seedling potential relative growth rate: phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* 105: 281-285.
- Saverimuttu, T. and M. Westoby. 1996b. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *Journal of Ecology* 84: 681-689.

- Schaal, B. 1984. Life-history variation, natural selection, and maternal effects in plant populations. In: R. Dirzo and J. Sarukhán (eds). Perspectives on plant population ecology. Sinauer Associates., Inc. Sunderland, MA., USA.
- Shiple, B. and R. H. Peters. 1990. The allometry of seed weight and seedling relative growth rate. *Functional Ecology* 4: 523-529.
- Smith, C. C. and S. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108: 499-506.
- Stanton, M. L. 1984. Seed variation in wild radish: effects of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* 65: 1105-1112.
- Stanton, M. L. 1985. Seed size and emergence time within a stand of wild radish (Raphanus raphanistrum L.): the establishment of a fitness hierarchy. *Oecologia* 67: 524-531.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press. New York.
- Stebbins, G. L. 1974. Flowering plants: Evolution above the species level. Arnold, London.
- Stock, W. D., J. S. Pate and J. Delfs. 1990. Influence of seed size and quality on seedling development under low nutrient conditions in five Australian and South African members of the Proteaceae. *Journal of Ecology* 78: 1005-1020.
- Thompson, K., S. R. Band and J. G. Hodgson. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* 7: 236 - 241.
- Thomson, K. and D. Rabinowitz. 1989. Do big plants have big seeds? *American Naturalist* 133: 722-728.
- Vázquez Yanes, C. and A. Orozco Segovia. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: a review. In: E. Medina, H. A. Mooney and C.

- Vázquez Yanes (eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Dr. Junk bv Publishers. The Hague, The Netherlands. pp. 37-50.
- Vázquez-Yanes, C. and A. Orozco-Segovia. 1992. Effects of litter from a tropical rain forest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. *Tree Physiology* 11: 391-400.
- Vázquez Yanes, C. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. In: M. N., Caldwell and R. W. Pearcy (eds). *Physiological ecology: Exploitation of environmental heterogeneity by plants: Ecophysiological processes above and below ground*. Academic Press, USA. p 209-236.
- Vázquez-Yanes, C. y C. Rojas-Aréchiga. 1995. Ex situ conservation of tropical rain forest seeds: Problems and perspectives. *Interciencia*, 21: 293-298, 316, 318-319.
- Venable, D. L. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments
- Washitani, I. and S. Nishiyama. 1992. Effects of seed size and seedling emergence time on the fitness components of Ambrosia trifida Ambrosia artemisiaefolia-var elatior in competition with grass perennials. *Plant Species Biology* 7: 11-19.
- Westoby, M., B. Rice and J. Howell. 1990. Seed size and plant and plant growth form as factors in dispersal spectra. *Ecology*, 71: 1307- 1315.
- Westoby, M., E. Jurado and M. Leishman. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology and Evolution*. 7: 368-372.
- Westoby, M. M. R. Leishman and J. M. Lord. 1995a. 'On missinterpreting the phylogenetic correction'. *Journal of Ecology* 83: 531-534.

- Westoby, M., M. R. Leishman and J. M. Lord. 1995b. Further remarks on 'phylogenetic correction'. *Journal of Ecology* 83: 727-730.
- Westoby, M. M. R. Leishman and J. M. Lord. 1995c. Issues of interpretation after relating comparative datasets to phylogeny. *Journal of Ecology* 83: 892-893.
- Williams, G. C. 1996. *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, USA.
- Willson, M. F. 1993. Dispersal mode seed shadows and colonization patterns. *Vegetatio* 107-108: 261-280.
- Yanful, M. and M. A. Maun 1996. Effects of burial of seeds and seedlings from different seed sizes on the emergence and growth of *Strophostyles helvola*. *Canadian Journal of Botany* 74: 1322-1330.

FALTA PAGINA

No.

34

CAPÍTULO II.

**HISTORIA NATURAL, TAXONOMÍA Y RELACIONES FILOGENÉTICAS DEL GRUPO DE
ESPECIES DE PSYCHOTRIA ESTUDIADO.**

INTRODUCCIÓN.

Psychotria es uno de los géneros de plantas vasculares más diversificados en los trópicos (Hamilton, 1989). De acuerdo con Lorence (1993), existen aproximadamente 1,650 especies de Psychotria entre árboles pequeños, arbustos, hierbas y epífitas, las cuales se distribuyen en las regiones tropicales del mundo. Se calculan 700 especies en el neotrópico (Hamilton, 1989). Al parecer, después de Costa Rica y Panamá, el sureste de México es uno de los centros de mayor diversidad del género (Hamilton, 1989).

En algunas regiones de México con selva alta perennifolia se han reportado un alto número de especies de Psychotria: 50 especies en la selva lacandona (Martínez, Ramos y Chiang, 1994), 27 en la región de los Tuxtlas, Veracruz (Lorence e Ibarra-Manríquez, 1993), y 12 especies en tan sólo un área de 700 ha, en la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (Ibarra-Manríquez, 1984).

Al nivel de una localidad particular, como en los Tuxtlas, las especies de Psychotria son componentes estructurales importantes de la comunidad del sotobosque (Bongers et al., 1988). Sin embargo, se conoce poco de aspectos básicos de la morfología y la ecología, así como de las relaciones de parentesco filogenético entre las especies. Tal información puede ser útil en el entendimiento del significado evolutivo de los atributos de especies filogenéticamente emparentadas.

El presente capítulo incluye dos secciones. La primera expone aspectos morfológicos y ecológicos de las especies de Psychotria presentes en los Tuxtlas, principalmente de aquellas estudiadas en esta tesis. Esta información proviene de fuentes bibliográficas, de mediciones directas, así como de observaciones personales y de otros colaboradores.

En una segunda sección se presenta información bibliográfica del conocimiento taxonómico de las especies y se hace una exploración de las relaciones filogenéticas entre las especies de Psychotria más conspicuas de los Tuxtlas. Se construyen cladogramas para proponer hipótesis de patrones de relación filogenética entre las especies, utilizando información morfológica publicada, así como obtenida de manera directa en ejemplares de herbario.

HISTORIA NATURAL DE LAS ESPECIES DE PSYCHOTRIA EN LA ESTACIÓN DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ.

En este trabajo se estudiaron ocho especies del género Psychotria, presentes en los terrenos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, México. Estas especies son: P. limonensis K. Krause, P. graciliflora Benth., P. chagrensis Standley, P. papantlensis (Oersted) Hemsley, P. flava Oersted ex Standley, P. faxlucens Lorence y Dwyer, P. simiarum Standley, y P. veracruzensis Lorence y Dwyer, de acuerdo a Steyermark (1974) y Lorence y Dwyer, (1987). Las primeras cinco especies se encuentran ubicadas en el subgénero Psychotria, P. faxlucens se encuentra en el subgénero Heteropsychotria, en tanto que las especies restantes parecen ser ubicadas en otro grupo aún no nombrado (Lorence, com. pers).

Morfología y ecología de adultos.

Todas las especies son árboles pequeños, que alcanzan alturas entre 2 m y 10 m. Usualmente las especies de menor talla, como P. limonensis y P. veracruzensis, pueden exhibir una forma arbustiva en respuesta a daños físicos en su estructura. En todas las especies las flores son blancas-amarillas, con corola tubular y son típicamente heterostilicas. Existe una

fuerte variación interespecífica en el tamaño de las flores (longitud del tubo de la corola), así como en el grado de heterostilia morfológica (Ibarra-Manríquez, com. pers; Paz, obs. pers.). La mayor parte de las especies presentan flores con aroma dulce cuya anthesis ocurre durante el crepúsculo (Sinaca, com pers.).

Los frutos son drupas carnosas de color rojo a azul-negro, de forma esférica a ovoide cuyas dimensiones varían entre 4 mm x 5 mm en P. limonensis, hasta 18 mm x 25 mm, en P. faxlucens, conteniendo una o dos semillas. Los frutos de todas las especies parecen ser dispersados principalmente por aves y en menor medida por mamíferos pequeños (Sinaca y Paz, obs. pers.). Los picos de dispersión ocurren en los meses de noviembre y diciembre, durante la época de nortes, lluvias monzónicas en la región (Ibarra-Manríquez; Sinaca y Paz, obs. pers.).

Las especies de Psychotria son componentes estructurales importantes del sotobosque de la selva en los Tuxtlas (Bongers et al., 1988). Las especies más abundantes son P. faxlucens y P. simiarum, en tanto que una de las menos abundantes es P. chagrensis. Observaciones de campo indican que los adultos de estas especies habitan en una variedad de hábitats del bosque, los cuales difieren con respecto a la topografía, la cercanía a cuerpos de agua o lugares inundables y con el grado de apertura del dosel del bosque. Por ejemplo, P. veracruzensis y P. graciliflora son abundante en laderas pronunciadas entre altitudes de 300 a 700 msnm y P. chagrensis y P. papantlensis son abundante en sitios inundables de tierras bajas (100 msnm a 300 msnm) o con alto contenido de agua en el suelo, como el lecho de riachuelos. Clasificando la apertura de dosel y por tanto la cantidad de luz en el sotobosque, en categorías discretas, es posible reconocer especies que son comunes en sitios sombreado del sotobosque tales como: P. faxlucens y P. simiarum y especies que están restringidas a sitios con claros mayores a 300 m²

como P. limonensis. Algunas especies como P. graciliflora, P. papantlensis, P. chagrensis y P. veracruzensis se encuentran en hábitats intermedios, principalmente bajo el dosel relativamente poco denso de los sitios en el proceso de cierre de dosel, después de la apertura de un claro, (sitios en reconstrucción, sensu Martínez-Ramos, 1985), mientras que P. flava ocupa sitios con un ámbito de aperturas desde intermedias hasta dosel cerrado con alta sombra (Tabla 1).

Morfología y ecología de las semillas.

Las semillas de todas las especies presentan una morfología similar. Son semillas ovadas y planas por la cara ventral, muy similares a un grano de café. La mayor parte de las especies presentan testa poco engrosada o lignificada con surcos ventrales, con excepción de P. veracruzensis, la cual presenta una testa gruesa y lignificada, que puede constituir hasta el 30 % del peso seco de la semilla (obs. personal). Se han observado algunas fuentes de mortalidad en estas semillas. Por ejemplo, antes de ser dispersadas, las semillas son atacadas por dípteros, cuyas larvas se desarrollan dentro de la semilla y la consumen totalmente, una vez que las semillas caen al suelo. Esto es especialmente común en P. veracruzensis, la especie con testa más gruesa y dura (este mismo fenómeno se observó en otra especie con testa dura no incluida en nuestro estudio, P. chiapensis). En el suelo de la selva se han observado al menos dos grupos de removedores o depredadores de semillas, hormigas y ratones. Las primeras sólo se han observado removiendo las especies con semillas pequeñas, como P. limonensis y P. graciliflora, en tanto que se han encontrado rastros de semillas grandes (por ejemplo, P. flava y P. faxlucens) comidas por roedores. Al parecer, todas estas especies pueden germinar tanto en condiciones de sombra como en condiciones con dosel abierto como los claros mayores a 300 m².

El grupo de especies presente en los Tuxtlas, exhibe una fuerte variación en masa fresca de semilla (con testa), tanto dentro como entre las especies (Tabla 1). Al interior de las especies, la masa de la semilla varía en un factor de 4 a 10 veces, y exhibe un coeficiente de variación entre el 20% y el 33% (Tabla 1). Después de una colecta de entre 20 y 40 individuos por especie, se encontraron árboles adultos con semillas notoriamente pequeñas o bien con semillas notoriamente grandes, para todas las especies, exceptuando P. graciliflora. En la figura 1 se presentan datos para 3 especies con masas promedio de semilla contrastantes: P. limonensis, P. chagrensis y P. flava. Las observaciones de campo no sugieren que esta variación entre individuos este relacionada con la altura de los mismos, o con categorías gruesas del ambiente, tales como claros o sitios con dosel cerrado, o bien con la altitud. Sin embargo, se desconoce por completo las posibles fuentes genéticas o ambientales de tal variación. Entre las especies, la masa fresca promedio de las semillas varía en dos órdenes de magnitud (Tabla 1). Si bien existe solapamiento en la masa de las semillas entre pares de especies, la masa de la semilla promedio no difirió significativamente sólo en dos pares de especies (Fig. 2).

Morfología y ecología de las plántulas.

Las plántulas tienen germinación de tipo epígea, con hypocótilo visible sobre el suelo y cotiledones típicamente foliáceos. El primer órgano fotosintético son los cotiledones. Su apariencia foliácea sugiere una función principalmente fotosintética y no de reserva; sin embargo, no se descarta la presencia de tejidos de reserva como ha sido reportado para otras especies tropicales con cotiledones foliáceos (ver Kitayima, 1992). Se ha encontrado que la

proporción de tejido no fotosintético (posiblemente de reserva), en los cotiledones esta correlacionado de manera positiva con el grosor de los mismos y con la masa de la semilla, sugiriendo que las reservas maternas útiles para la planta durante las primeras etapas, aumentan desproporcionadamente con la masa de la semilla (Kitayima, 1992). En las especies de *Psychotria* estudiadas, existe un aumento de la relación grosor/ superficie de las láminas cotiledonarias con la masa de la semilla lo cual sugiere la hipótesis anterior. Cabe destacar que esta relación entre masa de semilla y grosor específico de área cotiledonaria fué detectado tanto entre las especies, como al interior de las mismas (Paz, datos no publicados). Las plántulas recién emergidas tienen biomasa y alturas fuertemente correlacionadas con la masa de las semillas, dentro y entre las especies, variando entre 0.004 g a 0.101 g, en biomasa seca y 15 mm a 70 mm en altura, para las especies con masas de semilla extremas, como en el caso de *P. limonensis* y *P. faxlucens* (ver Tabla, 2, para datos de biomasa inicial).

El momento del pico de emergencia de las plántulas varía entre especies, desde 1.5 meses después de la dispersión (*P. simiarum*), hasta 5 meses después de la dispersión (*P. limonensis*). Esto genera riesgos de mortalidad para plántulas muy distintos entre especies, tales como la caída de objetos del dosel y arrastre por corrientes de agua, durante el período de nortes para las más rápidas, hasta el sepultamiento por hojarasca, y la desecación, durante la época de secas en marzo, abril y mayo, así como un mayor riesgo de depredación, para las más lentas. Al parecer las especies no forman un banco de semillas persistente, ya que después de un año, todas las semillas germinan o mueren en este lapso. Durante el pico de emergencia de plántulas los tapetes de plántulas son especialmente conspicuos bajo los árboles de ciertas especies, como *P. simiarum* y *P. faxlucens*, sin embargo estos desaparecen en un lapso de 4 a 8 meses.

**RELACIONES TAXONÓMICAS Y FILOGENÉTICAS DE LAS ESPECIES DE PSYCHOTRIA
ESTUDIADAS.**

De acuerdo con Hamilton (1989), los dos subgéneros presentes en América (Psychotria y Heteropsychotria) se encuentran bien definidos por dos apomorfias: i) el color de los frutos, rojos en Psychotria y negros o azules en Heteropsychotria, y ii) la presencia de estípulas caducas en Psychotria y permanentes en Heteropsychotria. Muchas de las especies reportadas se incluyen en alguno de estos grupos, sin embargo, existe un conjunto grande de especies que parecen pertenecer a otros grupos aún no nombrados (Lorence, 1993).

De las ocho especies estudiadas en esta tesis, cinco se encuentran ubicadas en el subgénero Psychotria, las cuales son: P. limonensis, P. graciliflora, P. chagensis, P. papantlensis y P. flava; dos se encuentran en el subgénero Heteropsychotria: P. veracruzensis y P. faxlucens y, una se encuentra en un grupo aún no nombrado, P. simiarum (Lorence, com. pers.).

Para las especies americanas, actualmente se tiene un conocimiento más profundo de aquellas pertenecientes al subgénero Psychotria. Hamilton (1989) realizó una monografía de dicho grupo, el cual incluyó 61 especies, entre las que se incluyen todas las especies del subgénero Psychotria tratadas en esta tesis. El autor reconoce ocho grupos equivalentes a secciones, los cuales se muestran en la figura 3.

De acuerdo con Hamilton (1989), tres de las cinco especies en este estudio se encuentran en secciones diferentes, en tanto que dos especies comparten la misma sección. Tal ubicación de los taxa, sugiere que las especies estudiadas no se encuentran cercanamente emparentadas o que pueden pertenecer a linajes con ancestros comunes no recientes. Sin

embargo, actualmente no existe un estudio filogenético del grupo, ni mucho menos para el género.

Con el fin de elaborar hipótesis sobre las posibles relaciones de parentesco entre las especies, las cual puedan ser de utilidad en la exploración de hipótesis adaptativas sobre la función de la masa de la semilla, se llevó a cabo un análisis filogenético para las especies en estudio. Seguramente la definición de estas relaciones cambiará al incluir un mayor número de especies, sin embargo, las relaciones obtenidas servirán como hipótesis preliminares de trabajo.

En colaboración con el Dr. Jose Luis Villaseñor y el Dr. Guillermo Ibarra, se construyeron cladogramas utilizando caracteres morfológicos no relacionados con el tamaño de la semilla. Para este fin, se utilizó a una parte de los caracteres definidos por Hamilton (1989) y Lorence y Dwyer (1987), para el tratamiento sistemático del subgénero Psychotria y de algunas especies del subgénero Heteropsychotria, respectivamente. Los cladogramas fueron calculados con un método de parsimonia (Swofford, 1991) usando como grupo externo a una taxa ancestral hipotético, así como a una especie del subgénero Psychotria, y una especie del subgénero Heteropsychotria, no estudiadas (ver apéndice 1, para detalles de la metodología).

Tres árboles de máxima parsimonia fueron obtenidos los cuales no variaron con el procedimiento de enraizamiento utilizado (Fig. A). Estos árboles sugieren consistentemente la existencia de dos líneas principales que parecen corresponder a los subgéneros Psychotria y Heteropsychotria, propuestos por Hamilton, (1989). Todas las especies están ubicadas en los mismos subgéneros definidos por Hamilton (1989) y Lorence y Dwyer (1987), con excepción de P. simiarum. Esta última si bien no ha sido asignada por Lorence y Dwyer en algún subgénero, en los árboles obtenidos en este estudio, parece estar más cercanamente relacionada al grupo Heteropsychotria. De hecho, P. faxlucens y P. simiarum parecen estar más

relacionadas que P. faxlucens y P. vereacruzensis, los dos miembros del mismo subgénero según el tratamiento taxonómico de Lorence y Dwyer (1987). Los cladogramas obtenidos sugieren que P. simiarum, una especie no ubicada aún en algún grupo, puede ser parte del subgénero Heterpsychotria. Sin embargo, tal hipótesis es poco robusta y requiere el tratamiento de un mucho mayor número de especies.

Dentro del grupo Psychotria, P. flava parece ser el elemento menos relacionado al resto de las especies. Sin embargo, las relaciones de parentesco entre las cuatro especies restantes, no parecen estar claramente definidas. Por ejemplo, dos de los tres árboles indican que, P. papantlensis y P. graciliflora y, P. limonensis y P. chagrensis son especies hermanas, en tanto que otro árbol, indica que éstas no lo son.

Un aspecto que puede ser relevante en la interpretación y el análisis de las respuestas de las especies a diferentes ambientes, es que al mapear caracteres ecológicamente importantes como la masa de la semilla, en los árboles obtenidos (Fig. 3), su variación no parece ser aleatoria con respecto a los linajes. Por ejemplo, para todos los árboles, en el linaje correspondiente al subgénero Heteropsychotria, la especie con semilla más pequeña (P. vereacruzensis), se encuentra más alejada de las especies con semillas medianas a grandes (P. faxlucens y P. simiarum). Por otro lado, en el linaje correspondiente al subgénero Psychotria (sensu Hamilton, 1989), un clado separa a la especie con la máxima masa de semilla (P. flava) del resto de las especies con masas de semilla mucho menores (Fig. 3). No obstante entre estas últimas, las especies hermanas no tienden a presentar masas de semillas más similares entre sí que con especies no hermanas. Es posible establecer la hipótesis de que cambios tan grandes como dos órdenes de magnitud en la masa de las semillas de las especies parecen estar

asociados a clados menos recientes y cambios menores a un orden de magnitud parecen estar asociados a clados más recientes.

Apéndice I.

Procedimientos para obtener árboles filogenéticos.

La formulación de hipótesis de trabajo sobre las relaciones de parentesco filogenético entre las especies de Psychotria estudiadas, se realizó en colaboración con los investigadores: Dr. Jose Luis Villaseñor y Dr. Guillermo Ibarra, quienes trabajan en el área de sistemática de plantas vasculares y ecología de plantas tropicales, respectivamente. Para este fin, los siguientes procedimientos fueron realizados.

La información utilizada para construir los cladogramas fué de tipo morfológica. Se utilizaron los mismos caracteres definidos por Hamilton (1989) y Lorence y Dwyer (1987), para el tratamiento sistemático del subgénero Psychotria y de algunas especies del subgénero Heteropsychotria, respectivamente. Estos datos se obtuvieron de la información publicada por Hamilton (1989) y Lorence y Dwyer (1987), y fueron complementados mediante la medición directa de los caracteres en ejemplares de herbario, disponibles en el Herbario Nacional (MEXU). Se eliminaron aquellos caracteres directamente asociados con el tamaño de la semilla, como las dimensiones de la flor y de las inflorescencias, así como los caracteres no informativos, es decir caracteres que no presentaron estados diferentes en más de dos taxa. Los caracteres utilizados se presentan en la tabla 3.

Los cladogramas fueron calculados con un método de parsimonia (Swofford, 1991) implementado en el programa Paup, ver 3.0, asumiendo el mismo peso para cada caracter.

Hasta la fecha no contamos con la información morfológica de un grupo hermano a ambos subgéneros que nos permita construir el árbol para todas las especies tratadas. Por tanto,

se decidió explorar tentativamente las relaciones de distancias entre los taxa, usando cuatro tipos de enraizamiento.

- 1) Se tomó como raíz a un ancestro hipotético definido en la parte media del árbol de distancias.
- 2) Se tomó como raíz a una especie del subgénero Psychotria (no incluida en nuestro estudio).
- 3) Se tomó como raíz a una especie del subgénero Heteropsychotria (no incluida en nuestro estudio).

Tabla 3. Caracteres morfológicos empleados para la elaboración de cladogramas para Psychotria.

INDIVIDUO	ESTIPULAS
1 Forma de crecimiento	6 Tipo de estipulas
2 Altura	7 Forma de estipulas
3 Pubescencia de tallo joven	8 Long. de estipulas
4 Color de corteza de tallo joven	9 Permanencia de estipulas
5 Tipo de corteza de tallo joven	10 Pubescencia de estipulas
	11 Color de estipulas
HOJA	Venacion secundaria
12 Forma de lamina	24 Tipo de venacion
13 Consistencia de lamina	25 Curvatura de venas
14 Pubescencia de lamina (haz y envés)	26 Pares de venas
15 Forma del apice	27 Angulo de divergencia con respecto a vena primaria
16 Forma de la base	28 Prominencia de venas
17 Ancho maximo de lamina	29 Pubescencia de vena
18 Tipo de hoja	Venacion terciaria
19 Long. del peciolo	30 Tipo de venacion
20 Forma de peciolo en la base	31 Apariencia de venas
21 Pubescencia del peciolo	
22 Color de hoja al secar (haz)	
23 Color de hoja al secar (envés)	
INFLORESCENCIA	Bractees de la inflorescencia
32 Tipo de inflorescencia	41 Forma de bractees
33 Posicion de inflorescencia	42 Pubescencia de bractees
34 Grado de ramificacion de panicula	FLOR
35 Long. de eje principal de panicula	43 Long. del pedicelo
36 Long. del pedunculo	44 Num de lobulos del caliz
37 Num. de rangos en que se disponen los ejes ecudarios	45 Pubescencia de caliz
38 Pares de ejes secundarios diferenciados en tamaño	46 Forma de corola
39 Presencia de ejes secundarios no opuestos	47 Forma de lobulos
40 Num. de pares de ejes sec. por rango	48 Pubescencia en garganta de corola
Grado de ramificacion en cimas	FRUTO
	49 Forma
	50 Persistencia del caliz
	51 Forma del caliz
	52 Color del fruto fresco
SEMILLA	
53 Num. de surcos dorsales	56 Num. de surcos ventrales
54 Profundidad del surco	57 Profundidad de surco

dorsal
55 Tipo de superficie
del surco ventral

ventral
58 Perfil de surco ventral



Tabla 1. Valores promedio de masa de semillas, coeficientes de variación y ámbito de variación, para ocho especies de *Psychotria* presentes en Los Tuxtlas, México. El tamaño de muestra (N) se refiere al número total de semillas pesado. También se presentan las abundancias relativas de individuos adultos de cada especie en cada uno de cuatro hábitats del bosque. *** especie muy común; ** común; * rara; celdas vacías indican ausencia en un hábitat particular. Los datos fueron obtenidos de un muestreo de individuos adultos en 5 ha de bosque (M. Martínez-Ramos y H. Paz datos no publicados).

Especie	Masa fresca de semilla con testa (g)	N	Coef. de variación	Ambito de variación (g)	Abundancias relativas observadas para adultos en diferentes hábitats.			
					Bosque sombreado con dosel denso	Bosque con dosel poco denso	Borde de claro	Centro claro bosque
<u><i>P. faxlucens</i></u>	0.380	943	0.26	0.078-0.634	***	**	**	*
<u><i>P. flava</i></u>	0.230	661	0.33	0.040-0.412	***	**	**	*
<u><i>P. simiarum</i></u>	0.042	880	0.23	0.015-0.068	***	**	**	*
<u><i>P. papantlensis</i></u>	0.037	792	0.29	0.010-0.100	*	***	**	*
<u><i>P. chagrensis</i></u>	0.023	800	0.20	0.012-0.038	*	***	**	*
<u><i>P. veracruzensis</i></u>	0.020	600	0.31	0.090-0.040		**	***	*
<u><i>P. graciliflora</i></u>	0.011	600	0.25	0.004-0.019	**	***	**	*
<u><i>P. limonensis</i></u>	0.007	799	0.26	0.003-0.015			**	*

Tabla 2. Masa seca de la semilla y masa seca de las plántulas a los 5 días de la emergencia. Se presentan los valores promedio de masa para las categorías mayor y menor de tamaño de semilla dentro de cada especie, así como los intervalos de confianza al 95% de la biomasa de plántulas. El número de plántulas por categoría de tamaño de semilla fue 12.

Especie	Categoría de masa de la semilla (g)	Intervalo de confianza (95%) de la masa de la plántula (g)
P. limonensis	1 (0.003)	0.0041 - 0.0048
	4 (0.007)	0.0062 - 0.0070
P. veracruzensis	1 (0.011)	0.0057 - 0.0067
	4 (0.022)	0.0069 - 0.0080
P. papantlensis	1 (0.017)	0.0085 - 0.0099
	4 (0.029)	0.0116 - 0.0126
P. flava	1 (0.090)	0.0243 - 0.0333
	4 (0.164)	0.0432 - 0.0528
P. faxlucens	1 (0.168)	0.0416 - 0.0526
	4 (0.351)	0.0863 - 0.1012

Fig. 2

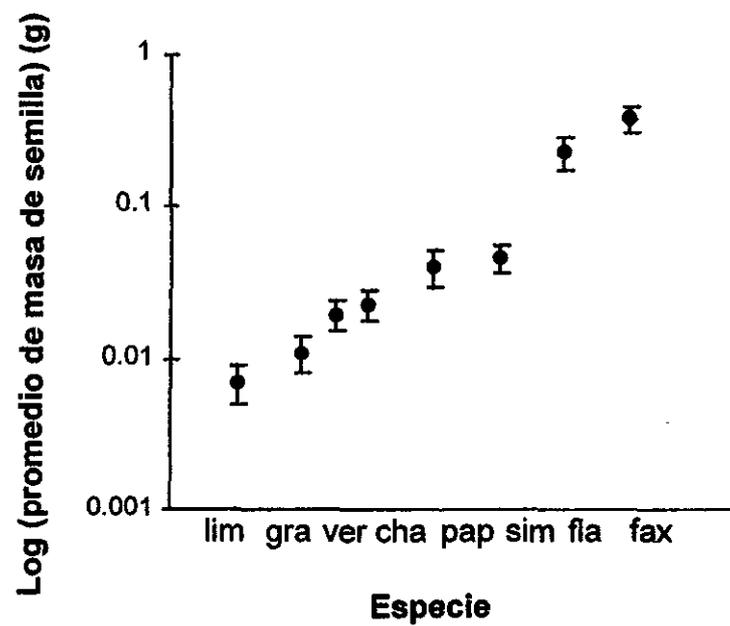


Fig.2. Valores promedio de masa fresca de semilla por especie. Las barras representan intervalos de confianza del 95 %.

Fig. 1

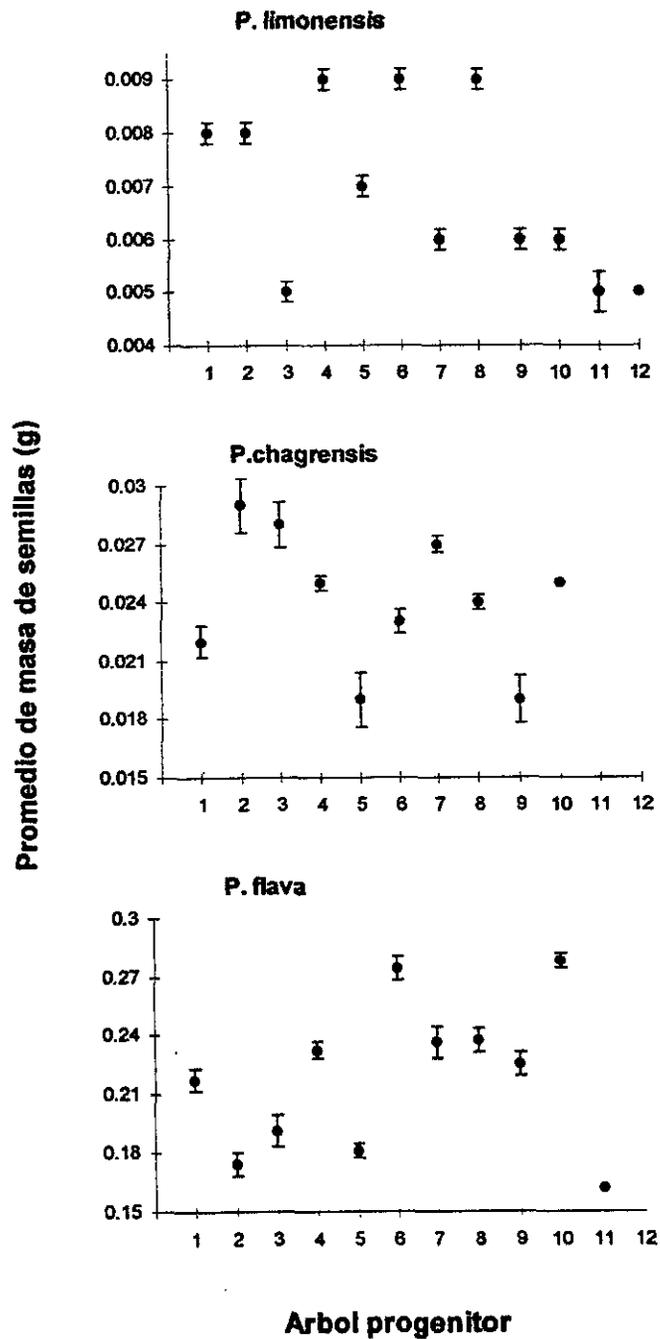


Fig. 1 Valores promedio (± 2 es) de masa fresca de semillas con testa para diferentes árboles progenitores, en tres especies. Se presentan de 10 a 12 progenitores, con muestras aleatorias entre 80 y 250 semillas por progenitor.

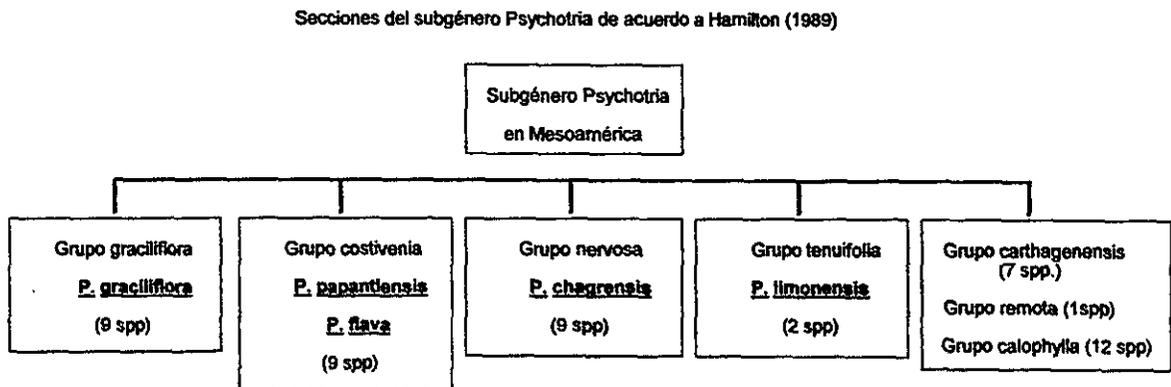


Fig. 3. Secciones taxonómicas en que se divide el subgénero *Psychotria* en Mesoamérica, de acuerdo con Hamilton (1989). Se indican los nombres de los grupos, el número de especies que los componen, así como subrayadas, las especies tratadas en este estudio.

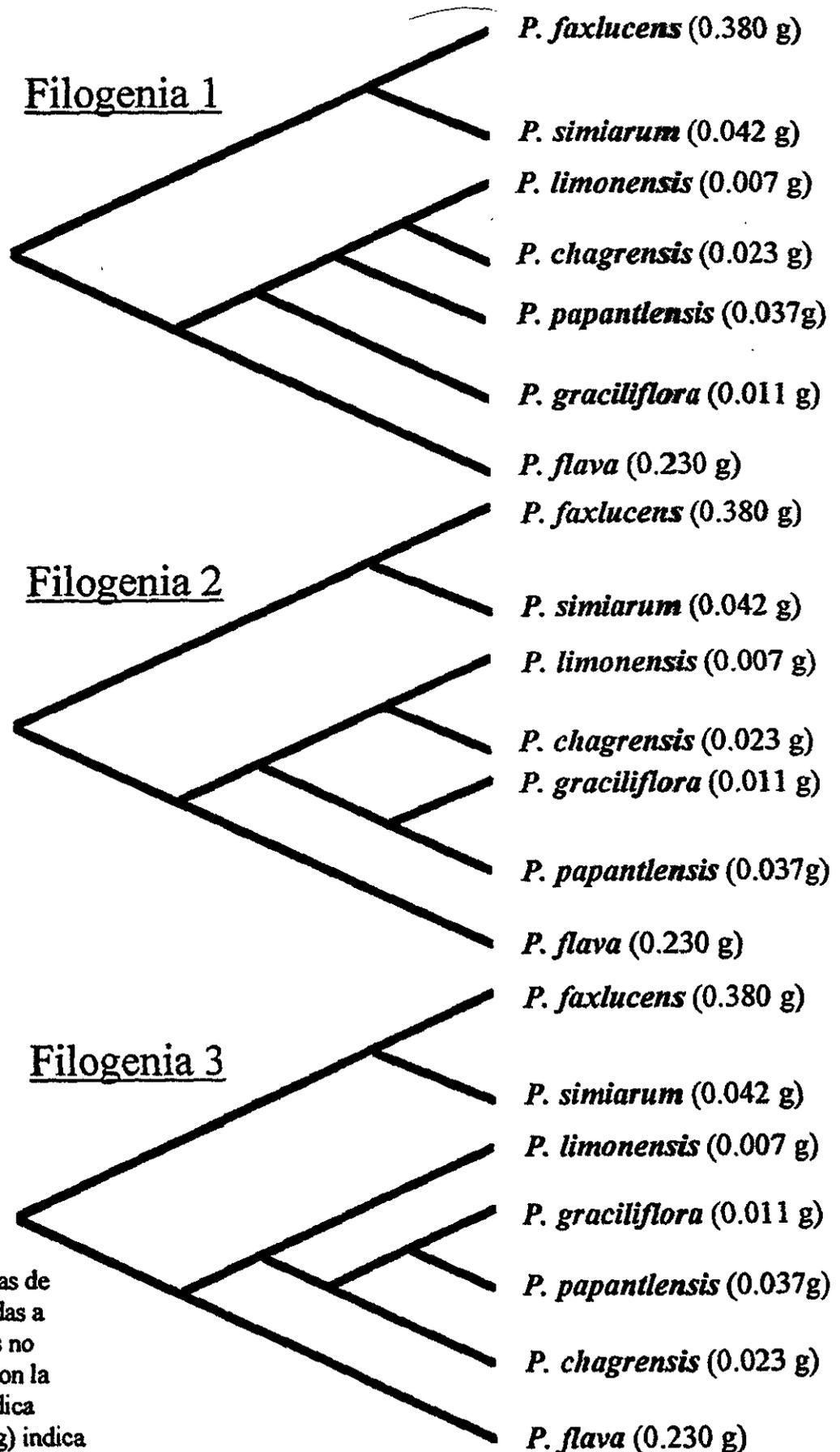


Fig. 4 Hipótesis filogenéticas de máxima parsimonia, obtenidas a partir de datos morfológicos no relacionados directamente con la masa de la semilla. \leftrightarrow indica contraste entre dos nodos. (g) indica masa de semilla promedio en gramos.

CAPÍTULO III

EFFECTOS DE LA MASA DE LA SEMILLA Y FACTORES AMBIENTALES SOBRE LA EMERGENCIA DE PLÁNTULAS DENTRO DE SIETE ESPECIES DE PSYCHOTRIA (RUBIACEAE).

Ecological Society of America
Editorial Board

Diane De Steven
Dept. of Biological Sciences
Univ. of Wisconsin-Milwaukee
Milwaukee WI 53201
Phone: 414-229-4309/-4214
FAX: 414-229-3926
e-mail: desteven@bcf.si.edu
(until May 1998)

18 June 1998

Dr. Horacio Paz
Instituto de Ecología, Departamento de Ecología de los Recursos Naturales
Universidad Nacional Autónoma de México
Apto. Postal 27-3
Xangari, 58089, Morelia, Michoacán, México

Dear Dr. Paz:

I received the copy of your revised manuscript, "Effect of seed mass and environmental factors on seedling emergence within seven species of *Psychotria*" (#97-674). You and your co-authors have done an excellent job of responding to the comments and suggestions, and the paper is in fine shape. Thus I am pleased to say that it is officially accepted for publication in *Ecology*.

Here is the next step. Enclosed is a "Checklist for Authors", which you should follow as you prepare the necessary materials to send to the Publications Office in Ithaca. It may be that it would be easier for Dr. Mazer to do the final preparations, but that is up to you. I do not require any more changes, so I am sending my copy of the manuscript to Ithaca for their reference. They may request some additional minor changes as the paper receives its final copy editing.

It has been a pleasure to work with you on this paper, and I hope you agree that the extra effort has greatly improved the final product. Best of luck to you in your future research.

Sincerely,



Diane De Steven, Ph.D.
Associate Professor and
Subject Editor

cc: Robert K. Peet
J. David Baldwin
S. J. Mazer

Abstract. We examined the ecological significance of seed mass variation during the phase from dispersed seed to emerged seedling, within seven sympatric rainforest woody species of Psychotria in two contrasting natural habitats (gaps and shaded forest), using field and greenhouse approaches. We determined the effects of seed mass on emergence (the total proportion of emerged seedlings) and on the speed of emergence (the time necessary to reach 50% total emerged seedlings) in both greenhouse and field conditions, and we observed the effects of seed mass on the risk of removal by animals in the field. Seeds of each species were placed on the soil surface in animal exclosures and in locations accessible to animals in each of three paired gap and shaded forest sites, and were monitored for ~1 yr. Between the time of seed deposition through seedling emergence, the effects of seed mass on seed and seedling behavior were species- and habitat-specific. In four species, seed mass had a significant effect on emergence, but in three species this effect was significant in only one of the habitats (shaded forest or gap). In the small-seeded species (P. limonensis and P. papantlensis), larger seeds tended to have higher total seedling emergence than smaller ones. In contrast, in the relatively large-seeded species (P. flava), smaller seeds tended to have higher emergence. In one species of intermediate seed mass (P. simiarum), emergence was a convex function of seed mass. Seed mass influenced speed of emergence in two species, but only in gaps. Larger seeds emerged faster than smaller seeds in the small-seeded P. papantlensis, whereas smaller seeds emerged faster than larger seeds in the relatively large-seeded P. flava. We found seed mass effects on the risk of removal in three species. In P. papantlensis, larger seeds had a lower risk than smaller seeds, while in P. simiarum and P. flava the opposite trend was seen. These trends were significant in only one of the habitats (gaps or shaded forest) for each species. In the

greenhouse, seed mass did not affect either emergence or the speed of emergence under high or low light conditions. Overall, our results suggest that: (i) seed mass did not have a general effect on emergence success that was shared by all Psychotria species investigated, and (ii) the effects of seed mass on seedling emergence are driven by external ecological factors more than by intrinsic effects of seed mass. Among these external factors, seed-removing animals appear to be an important ecological agent operating on intraspecific seed mass variation.

KEY WORDS: germination, neotropical rainforest, Psychotria, Rubiaceae, seed mass, seed size, seed mass variation, seed size variation, seedling emergence, seed mass variation

INTRODUCTION

Offspring size plays a key role in the establishment of the juvenile phase of an organism's life cycle. In plants, seed mass can influence the probability of seedling establishment by affecting the distance to which seeds disperse, the likelihood that they will reach suitable habitats for germination, and the probability of early survival (Westoby et al., 1992). Several studies have observed that within populations large seed mass confers an advantage during at least one stage of the life cycle, principally under conditions where resources are scarce (Harper, 1977; Silvertown, 1984). Seedlings emerging from larger seeds often survive longer than those from smaller seeds under adverse conditions such as high defoliation (Careaga, 1989), low light (Howe et al., 1985), low soil moisture (Manga and Yadav, 1995; but see Hendrix and Nielsen, 1991), and nutrient limitation (Allsopp and Stock, 1995). In addition, in comparison to seedlings emerging from relatively smaller seeds, seedlings from larger seeds have been observed to have a higher probability of survival and emergence from beneath the forest litter layer (Gross, 1984; Tripathi and Khan, 1990), and to emerge from greater depths in the soil (Wulff, 1986; Yanful and Maun, 1996).

In contrast to these advantages of relatively large seed mass, several studies have detected ecological factors that can lead to the opposite trend, particularly during the phase when seeds remain in the soil. Vertebrate predation has been observed to generate a disadvantage to large seeds, presumably because large seeds represent a richer energy resource or are more apparent to vertebrates than small seeds (Hulme, 1993; Van der Wall, 1994). Invertebrates such as bruchid beetles may also select against larger seeds, which are preferred over smaller seeds as oviposition sites (Howe et al., 1985; Moegenburg, 1994).

The direct and indirect effects of seed mass on seed coat thickness, seed coat permeability, and the surface:volume ratio may also influence processes occurring at the soil-seed interface, which may in turn determine the speed and probability of successful germination or the persistence of a dormant seed bank (Thompson, et al., 1977; Leck, 1989; Thompson, et al., 1993; Chambers, 1995). For example, seed coat permeability may influence the rate of rehydration necessary for germination, and consequently the proportion of seeds that germinate and the speed with which they do so (Harper, 1977).

Ultimately, for any given species, the effect of seed mass on plant performance may depend both on the intrinsic effects of seed mass on seed-seedling behavior and on its interactions with other ecological factors. In natural habitats, the selective pressures influencing the evolution of seed mass are likely to differ among species and habitats (Foster, 1986). Few studies, however, have explored the function of seed mass under field conditions in a variety of habitats (see Stanton 1984, 1985; Howe, et al. 1985; Wulff, 1986, 1986b; Schupp, 1995).

One approach toward a general understanding of the ecology and evolution of seed mass is to combine intra-specific studies of the ecological effects of seed mass variation with a comparative study of closely related species which vary widely in their seed masses. This allows the investigation of the function of seed mass across a very wide phenotypic range, as expressed by taxa that share similar life histories, ecological roles, and phylogenetic history. In this study, we focus on the effect of seed mass on seed behavior very early in the life cycle, a phase that has not been examined in detail for many species. While many studies have evaluated the effects of seed mass on performance through the period of seedling establishment, few focus on the

influence of seed mass on the probability of successful emergence itself (e.g., Gross, 1984; Tripathi and Khan, 1990).

We conducted a two-year study of the effects of seed mass on seedling emergence, speed of emergence, and the probability of seed removal by animals in seven closely related, ecologically similar, and sympatric lowland rain forest woody species in the genus Psychotria (Rubiaceae). In this paper, we address some questions that aim to detect general, as well as species- and habitat-specific influences of seed mass on seedling emergence.

- (1) Does seed mass affect the probability of seedling emergence, the speed of emergence, or the probability of removal by animals within species? If so, are these effects similar in rain forest gaps and under shaded forest?
- (2) Does the intra-specific relationship between seed mass and seed/seedling behavior differ among species? If so, does the qualitative relationship between seed mass and seed/seedling behavior depend on the habitat or on the mean seed mass of a taxon?

METHODS

Species and study site

Experimental work was conducted from December 1992 through August 1993 in the tropical rain forest located at Los Tuxtlas Tropical Biology Field Station, Veracruz, Mexico. The study system included seven tree species of the genus Psychotria (Rubiaceae): P. limonensis K. Krause, P. graciliflora Benth., P. chagensis Standley, P. papantlensis (Oersted) Hemsley, P. flava Oersted ex Standley, P. faxlucens Lorence and Dwyer, and P. simiarum Standley. According to Steyermark (1974), at least two subgenera can be recognized within Psychotria,

including the subgenera Psychotria and Heteropsychotria. The first five species listed above are found in the subgenus Psychotria; P. faxlucens is in the subgenus Heteropsychotria, and P. simiarum belongs to a group of taxa that has yet to be named (Lorence, pers. comm.; Taylor and Lorence, 1992). In all species, flowers have whitish tubular corollas, and are typically heterostylous. The fruits are fleshy two-seeded drupes, whose shape varies among species between ovoid and spherical. All species are primarily bird-dispersed, and produce fruit primarily between November and December, with considerable overlap between species (Ibarra, Manríquez and Sinaca, pers. comm.).

All seven species are shrubs or small trees (1.5 m to 12 m in height) and are important structural components of the forest understory (Bongers et al., 1988). Our field observations indicate that the adults of these species inhabit a variety of forest habitats which differ with respect to the size of openings, or light gaps, in the forest canopy. Classifying this variety into relatively discrete categories, it is possible to recognize species that are common in shaded sites (P. faxlucens and P. simiarum) and species that are restricted to gaps larger than 300 m² (P. limonensis). Some species (P. graciliflora, P. papantlensis, and P. chagrensis) are found in intermediate habitats, while P. flava occupies habitats ranging from intermediate habitats to shaded sites (Table 1).

This group of species exhibits high variation in fresh seed mass, both within and among species. Within species, seeds range in mass by a factor of two to four, and exhibit coefficients of variation between 20% - 33% (see Table 1). Among species, mean seed mass varies by two orders of magnitude, although there is a high degree of overlap between the seed mass

distributions of different species. These species do not form persistent seed banks as seeds germinate in less than five months.

Field experiment

Seed Collection. During the peak fruiting period of each species, fruits from at least 20 individuals were collected. The fruits were stored fresh for five to seven days until the number of fruits collected was sufficient for the planned experiment. The seeds were removed from the fruit and exposed to air until their surface was dry. Seeds were individually weighed to the nearest milligram using a digital balance. From the range of seed masses exhibited by each species, four seed mass classes were then identified for each species, with each class including one-fourth of the absolute range of seed masses. The seed mass ranges identified for each of the seven species were estimated from a total of 600 - 943 seeds.

Seeds for the field experiment were obtained from 20 individuals per species (the same individuals from which seed mass was determined) and were treated as above. Seeds were collected by random sampling among individuals to achieve a sample size of 420 seeds per seed mass class per species (total $N = 13,440$ seeds). When dry, seeds were stored individually in plastic bags for one or two days before introducing them to experimental treatments, as follows.

Experimental Design. At Los Tuxtlas reserve, we selected three forest sites where a pair of plots representing a treefall gap and a shaded forest were present. Gaps were required to be one year old and to include an area of $\sim 290 - 320 \text{ m}^2$ of projected open canopy (sensu Brokaw 1982). Shaded forest patches were required to include an area of 320 m^2 , to be located below a uniformly closed canopy, and to be a distance of 40 m to 80 m from the gap with which it was

paired. Each of the three pairs of plots were on a slope of less than 10 degrees and were located in a 500 m x 300 m area with the same north-facing orientation.

Within each plot, eight treatments were established per species: four seed mass classes x two levels of exclusion of potential seed predators. In the "animal-exclusion" treatment, seeds were protected from vertebrates and invertebrates by enclosing each one within a small mesh cylinder with a lid (described in detail below); in the "open" treatment, seeds were placed in a mesh cylinder without a lid. Using a random sampling procedure, groups of 70 seeds of each seed mass class were selected from each species and assigned at random to each exclusion treatment. Consequently, within each of the six plots, each species was represented by a total of 280 seeds (35 seeds x 4 seed mass classes x 2 exclusion treatments).

With the aim of reducing possible effects due to environmental heterogeneity within plots, each plot was divided into a grid of 35 (1.8 m x 1.0 m) quadrats, and a single seed representing each of the species and eight treatments was assigned at random to each quadrat. Thus, each quadrat included a seed from each size class, exclusion treatment, and species. In total, we sowed 56 seeds per quadrant, 1,960 seeds per plot, and 11,760 seeds in the entire experiment. Within each quadrat, seeds were separated by 15 - 20 cm. To ensure that seeds remained in the same position on the soil, and in order to follow the fate of each seed, each seed was put on the soil surface within the margins of an aluminum mesh cylinder fixed to the soil. These cylinders were made of mesh with 4 mm² apertures (facilitating the free movement of water and soil particles), and were 3 cm in diameter and 4 cm in height. The cylinders were buried in the soil to a depth of 2 cm, leaving 2 cm walls exposed above the soil surface. To create the "animal-exclusion" treatment, cylinders were capped with nylon mesh with 4 mm²

apertures. The "open" treatment cylinders were not capped, and the seeds within them were accessible to animals. Preliminary trials showed that cylinders were effective in retaining the seeds in their original position, in spite of strong storm rains, and the open cylinders allowed animals to remove Psychotria seeds from the soil surface (H. Paz, unpublished data).

To avoid any contamination of the treatments with Psychotria seeds that might be held in the seed bank, the 5 cm column of soil originally contained in each cylinder was replaced with soil free of Psychotria seeds. During the germination period of each species, experimental seeds were monitored every four days and the number of emerging seedlings was recorded as those seedlings with hypocotyl visible above soil surface. The census was continued until seedling emergence ceased for four 4-day census periods. After that time, censuses were conducted at increasing time intervals. Plants were censused after each of four 16-day periods, followed by four 56- to 64-day periods, unless a seedling was observed to emerge, in which case the censuses were conducted again at 4-day intervals until four intervals passed without emergence. After one year, we recorded the total proportion of emerged seedlings (hereafter referred as "emergence") for each species, exclusion treatment (open vs. animal-exclusion), and habitat.

In this study, the animal exclusion treatments were only used to derive a response variable: the "risk of seed removal". This variable estimates the reduction in the probability of emergence due to seed removal by animals as the difference in emergence between the animal-exclusion and the open treatments. Animal exclusion treatment per se was not used as a factor in our statistical analyses. To ensure that there were no abiotic treatment effects causing this difference, we conducted a greenhouse experiment (described below).

Finally, to estimate the amount of time that seeds of each species, size class, and habitat remained dormant on the soil surface in the absence of animal disturbance, we determined the number of days that passed until 50% of seeds in the animal-exclusion treatment had successfully germinated (hereafter referred as “speed of emergence”). This variable is of interest because a delay in emergence could provide an increased opportunity for pre-emergence seed predation.

In sum, seeds from seven species of *Psychotria* were sown within three pairs of gap-shaded forest plots. For each species, four seed mass classes and two animal exclusion treatments were represented within each plot. Seeds were monitored until no newly emerging seedlings were observed. For each species, we considered emergence, time to emergence, and risk of seed removal as response variables, and habitat and mean seed mass as explanatory variables.

Greenhouse experiment

An experiment was conducted in a greenhouse (a metallic frame covered with transparent nylon mesh 4 mm² apertures) located outside the forest, with three objectives: i) to explore the potential abiotic effects of the animal-exclusion treatment on seedling emergence (e.g., due to the lower light level and higher humidity created by the nylon mesh cap), ii) to explore the effects of seed mass on seedling emergence in contrasting light conditions, and iii) to determine whether there is an intrinsic effect of seed mass on seed behavior in the absence of ecological factors (e.g., animal interference, pathogens, and litter accumulation) that are restricted to the field habitats.

Seeds of each of three species (*P. limonensis*, *P. papantlensis*, and *P. flava*), representing the smallest and the largest of the four size classes identified for the field experiment, were processed following the same protocol used in the field experiment. Seeds were sown under two light treatments: “low” and “high”. Within the greenhouse, these treatments were created within rectangular metallic frames (height x width x length = 1.5 m x 1.5 m x 2 m) covered with mesh that permitted the flow of air and the entry of rain (these frames are referred to below as “main plot” units). For the high light treatment, one single layer of green mesh (with 9 mm² apertures) was used; for the low light treatment, 3 layers of mesh were used: one layer of black mesh (with 4 mm² apertures) and two layers of green mesh (with 9 mm² apertures). To control for spatial variation in light exposure observed in the greenhouse, three pairs of frames (each pair including one low-light and one high-light treatment) were established, blocking the light treatments. The three pairs (blocks) were oriented along the main axis of light variation within the greenhouse.

During four cloudless days, the following physical variables was recorded hourly within each frame: active photosynthetic light (photon flux; PPFD, measured in $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), using quantum sensors and a LICOR data logger (Model LI-1000); the ratio of red/far red light (R/FR), using a radiometer (SKYE Model SKR-100); and minimum (MINT) and maximum (MAXT) air temperatures, using a bulb thermometer. The light variables were estimated by integrating the instantaneous measures taken every five minutes to derive a mean value per hour, while the R/FR ratio was measured hourly at each of three fixed points inside each frame. Pooling all frames, the mean daily values were: PPFD = $12.0 \pm 2.54 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; R/RF = 0.32 ± 0.02 ; MINT = $22.9 \pm 1.0 \text{ }^\circ\text{C}$; MAXT = $26.7 \pm 0.3 \text{ }^\circ\text{C}$, for the low light treatment, and PPFD =

$108.8 \pm 7.17 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; $R/R_F = 1.23 \pm 0.05$; $\text{MINT} = 22.9 \pm 1.8 \text{ }^\circ\text{C}$; $\text{MAXT} = 33.0 \pm 0.8 \text{ }^\circ\text{C}$ for the high light treatment. These values coincided with the range of values reported in the understory of shaded and natural gaps forest sites at Los Tuxtlas (Vázquez-Yanes et al., 1990).

For each species, four treatments (two seed mass classes [small vs. large seeds] and two enclosure treatments [the same treatments as used in the field experiment]) were represented within each frame (main plot). Enclosure treatments were established using the same procedures described for the field experiment. The experimental unit corresponding to each of the four combinations of seed mass class and enclosure treatments was a plastic 40 cm x 20 cm tray containing a 7-cm layer of forest soil free of Psychotria. Within each tray, 20 seeds representing one of the four treatments were placed on the soil surface. Each frame contained 12 trays: one replicate of each of the four treatments per tree species. The positions of the trays within each frame were assigned at random.

During the germination period of each species, the number of emerging seedlings was recorded every four days.

Statistical analyses

Greenhouse experiment. To detect the effects of seed mass, animal-exlosures, and light environment on emergence and on speed of emergence, we performed a split plot ANOVA for each species. To avoid pseudo-replication in these analyses, we used the proportion of emergence per tray and the mean speed of emergence per tray as the response variables. The main plot factor was the light environment which was spatially arranged in three pairs of high light and low light treatments, hereafter called blocks. Seed mass class and the enclosure

treatment were fixed factors split within each light environment (commonly called subplot factors). The block x light environment interaction term was used as the error term to evaluate the statistical significance of the light environment effect (plot factor), while the residual error of the model was used to test the remaining terms (subplot factors), as indicated in Milliken and Johnson (1984). For *P. papantlensis*, due to a failure to record the time to emergence in the low light treatment, data were analyzed only for the high light treatment, using a randomized block model. In this case, we tested only for significant effects of seed mass class, exclusion treatment and their interactions. To compare means we used an HSD-T test, following proper use of standard errors for a split plot design, according to Milliken and Johnson (1984).

Field experiment. We performed ANCOVA to detect effects of seed mass within species on emergence, risk of seed removal, and speed of emergence. In addition, we aimed to detect the potential sensitivity of such effects to habitat. In this model, the mean seed mass of each seed mass class was considered as a continuous and linear variable, and the habitat as a discrete factor. Because seed mass was a fixed factor split within each plot representing each habitat, and because habitats were paired in three sites, to test for a habitat effect we used the site*habitat interaction term, while to test the rest of the model we used the residual error, as indicated by Milliken and Johnson (1984). For most of species the relationships between seed mass and the response variables were clearly linear. Only for emergence in *P. simiarum* did we include seed mass as a quadratic term in the model. For those cases where the ANCOVA detected any significant seed mass effect, we performed for each habitat an a posteriori linear regression to examine the relationship between the response variable and mean seed mass. To control for the site effect, we considered site as a block in these regression analyses. As a

conservative approach, we considered only those relationships that were statistically significant in the regression analyses to be truly biologically significant.

For some species and response variables a high heterogeneity of variances between habitats prevented the use of ANCOVA. This was the case for *P. papantlensis* for emergence, for *P. simiarum* and *P. flava* for the risk of seed removal and for *P. flava* for the speed of emergence. Heterogeneity of variances persisted even after several transformations of the response variables. In all such cases, we performed separate linear regressions between the response variables and seed mass for each habitat, as indicated above. Among all these regressions, within each species, we detected a significant seed mass effect in only one of the two habitats. Therefore, it was not necessary to test for slope differences between habitats.

To approach normality and to reduce the heterogeneity of variances, emergence values were transformed to $\arcsin(\text{square root } [x])$. All statistical analyses were conducted using the GLM procedure in SAS version 6.08 (1994).

RESULTS

Greenhouse Experiment

Under controlled greenhouse conditions, total seedling emergence varied between 73% (*P. flava*) and 93% (*P. papantlensis*). Seedling emergence occurred three to five months after seeds were sown. After seven months, at which time the experiment was terminated, none of the seeds that remained ungerminated were viable according to a tetrazolium test.

Our animal-exclosure units did not impose any abiotic factors that influenced seed behavior. In the greenhouse, in both light treatments, there was no statistically significant effect of the animal-exclusion treatment on either emergence or on the speed of emergence (Fig. 1).

We detected only a minor effect of light environment on seed behavior, and this effect was trait- and species-specific. ANOVAs detected no significant effect of the light environment on emergence in any species (Figs. 1 and 2). There was, however, a significant effect of the light treatment on the speed of emergence in *P. limonensis* ($F_{1,2} = 454.4, P < 0.01$). In this species, seeds in the low light treatment emerged faster than those in high light (Figs. 1 and 2). Finally, there was no effect of seed mass class on either emergence or the speed of emergence in any species, nor was there a significant light environment x seed mass interaction affecting either of these variables (Fig. 2).

Field Experiment

Seedling emergence. Seed mass influenced seed behavior in the field, at least in some species. The amount of variance in emergence explained by seed mass varied from 0% to 64% among species in the gaps, and from 0% to 68% among species in the shaded forest. ANCOVA detected a significant seed mass effect on emergence in three species: *P. limonensis*, *P. simiarum*, and *P. flava* (Table 2a), while linear regressions detected seed mass effects in *P. papantlensis* (Fig. 3). The direction of the relationship between seed mass and the total proportion of seedling emergence differed among these species (Fig. 3). In two species (*P. limonensis* and *P. papantlensis*), the proportion of seedling emergence increased linearly with seed mass (Fig. 3). In contrast, in *P. flava*, seedling emergence diminished linearly with seed

mass. In *P. simiarum*, both trends occurred, generating a maximum of emergence for seeds of intermediate sizes.

Within species, we found no evidence that the direction of the seed mass effects on emergence differed consistently between habitats. In *P. limonensis* and *P. simiarum* the behavior of smaller and larger seeds was similar in both habitats, according to ANCOVAs and a posteriori linear regressions (Table 2a; Fig. 3). For the other two species, we detected significant mass effects only in one habitat. In *P. papantlensis* we found a positive relationship between emergence and seed mass, but only in shaded forest. In *P. flava*, although ANCOVA did not detect a significant interaction between seed mass and habitat, a posteriori regressions indicated a significant negative relationship that was restricted to gaps (Table 2a; Fig 3).

The amount of variance in emergence explained by seed mass depended on both the mean seed mass of a species and on the habitat in which it was observed. In species with relatively small seeds, seed mass explained a higher proportion of variance in shaded forest than in gaps (*P. limonensis* and *P. papantlensis*, Fig. 3). In contrast, in relatively large-seeded species, seed mass explained a similar or even higher proportion of variance in the gaps than in the shaded forest (*P. simiarum* and *P. flava*, respectively, Fig.3).

Effects of animal-exclusion on seedling emergence. In most species and habitats, emergence was higher when animals did not have access to seeds; *P. chagrensis* and *P. simiarum* were the only species in which the mean risk of seed removal (in gaps only) did not differ from zero. This indicates that, in most of these species, seeds deposited on the soil surface were frequently either removed, eaten, or otherwise destroyed by animals.

In P. papantlensis, P. simiarum and P. flava, seed mass had a significant effect on the risk of seed removal in one of the habitats (Table 2b; Fig. 4). The direction of the seed mass effect on the risk of removal varied among species, even exhibiting opposite trends among taxa. In P. papantlensis, larger seeds had a lower risk of removal than smaller ones. In contrast, for P. simiarum and P. flava, larger seeds had a higher risk of removal than smaller ones (Fig. 4). These seed mass effects were not associated with habitat type. For example, P. flava exhibited significant seed mass effects only in gaps, while P. papantlensis and P. simiarum exhibited seed mass effects only in shaded forest (Table 2b; Fig. 4).

Speed of seedling emergence - The effect of seed mass on the speed of emergence was species-specific. Seed mass affected this trait only in P. papantlensis and P. flava (Table 2c; Fig. 5). In P. papantlensis larger seeds emerged faster than smaller seeds while in P. flava larger seeds took longer to emerge. These effects were restricted to gaps (Fig. 5).

DISCUSSION

Effects of seed mass on emergence

The absence of seed mass effects on emergence in the greenhouse suggests that the effects of seed mass on seedling emergence observed in the field experiment were due to interactions between seed mass and external ecological factors, and not the result of intrinsic effects of seed mass on viability or germination behavior.

In the field, we did not detect a general effect of seed mass on the probability of seedling emergence in all seven species studied. Only in four species did seed mass have a strong effect

on this trait (Fig. 3). The absence of seed mass effects in the other species is not the statistical result of a lack of seed mass variation. We found that each of these species exhibits as much variation in seed mass as at least one species with significant seed mass effects (Table 1).

In this study, we did not find support for the frequent observation that large seeds have an advantage over small ones during the seed to seedling transition (e.g., Gross, 1984; Tripathi and Khan, 1990). This was so even for those species in which seed mass appeared to have an important effect on emergence. For example, in two species, in the shaded forest, larger seeds had a higher probability of emergence than small ones. In another species, however, small seeds had a relatively high probability of emergence (in gaps), and in yet another species, seeds of intermediate mass had the highest emergence probability. It is possible that differences among species in the relationship between seed mass and emergence are associated with inter-specific differences in the interaction between mean seed mass and habitat. Positive associations between seed mass and emergence were restricted to small-seeded species, while negative or convex associations were restricted to medium and large-seeded species. Furthermore, where there were positive associations, seed mass tended to explain a higher proportion of variance in emergence in the shaded habitat than in gaps, while where there were negative associations the opposite trend was observed. This suggests that ecological factors in the shaded forest provide a disadvantage to relatively small seeds, particularly within small-seeded species, and that ecological factors in gaps provide a disadvantage to relatively large seeds, particularly within large-seeded species. These trends may help to explain why small-seeded species of *Psychotria* tend to be more abundant in gaps. A firm conclusion, however, would require the study of more species and the observation of the effects of seed mass on the demographic fate of

individuals throughout the life cycle. From an evolutionary perspective, the direction of selection on seed mass depends on the combined effects of seed mass on all fitness components. Large-seeded species must have experienced direct (or correlated) selection favoring large seeds relative to their close relatives in the past, but our data suggest that large seeds are not necessarily advantageous during all phases of the life cycle.

Ecological factors operating on seed mass

Light environment. Results of the greenhouse experiment did not indicate that the effect of seed mass on emergence depends on light conditions alone. This suggests that the habitat-specific effects of seed mass emergence observed in the field were the result of interactions between seed mass and other ecological factors that differ between the habitats.

Animal seed removers. Within some species and habitats, seed mass affected the risk of removal by animals, which in turn influenced the relative success of seeds of different mass in making the transition from seed to seedling. Our results do not support the idea that larger seeds, as a rule, have a higher risk of removal (e.g., Harper, Lovell and Moore, 1970; Fenner, 1983; Facelli and Pickett, 1991). We found one case in which the risk of seed removal within species was actually higher for smaller than for larger seeds while in other cases larger seeds were at greater risk (Fig. 4). Such risks of removal, however, were restricted either to the shaded forest or to the gaps. The frequency of these habitats change across space and time due to forest patch dynamics (Martínez-Ramos and Alvarez-Buylla, 1988). Therefore, the net effect of seed removers as a potential selective factor operating on intra-specific seed mass variation

may depend on the frequencies of each habitat type (Martínez-Ramos and Alvarez-Buylla, 1995).

The observed differences among species, regarding the direction with which seed removal risk changed with seed mass, might be due to distinct groups of animals removing Psychotria seeds in different seed mass ranges. Three observations provide support for this idea. First, our field observations indicate that different groups of animals attack different Psychotria species: vertebrates are attracted to the species with relatively large seeds (P. simiarum, P. flava and P. faxlucens), while ants attack the relatively small-seeded species (P. limonensis and P. graciliflora). Second, the significant effects of seed mass on the risk of removal are not random with respect to the mean seed mass of a species. We found no effects of seed mass on the risk of removal within the small-seeded species P. limonensis and P. graciliflora, whereas seed mass explained a high degree of variance in the risk of removal in the medium- to large-seeded species. Third, the direction of seed mass effects on the risk of removal was positive in the relatively large-seeded species, while negative in the medium-seeded species. These observations suggest that vertebrates preferentially remove larger seeds, but only in those species with large seeds, and that ants do not discriminate among seed sizes within the small-seeded species. In contrast, the relatively high levels of removal of smaller seeds in the medium-seeded species does not appear to be easily explained by the activity of any particular group of animals, such as ants or rodents. Selective removal by vertebrates on the basis of intra-specific seed size variation has been observed before (Hulber, 1993), but there is little information about seed size preferences in ants (but see Kaspari, 1996).

The time that seeds were exposed to animals did not explain the association between seed mass and the risk of removal, except in one species. In *P. flava* we observed significant effects of seed mass on both the number of days to 50% emergence (Fig. 5) and on the risk of removal (Fig. 4); larger seeds exhibited higher values for both variables. In this species the higher risk of removal for larger seeds could have been due to a higher attractiveness to animals or to the longer time that larger seeds remained exposed to animals.

Effects of seed mass on speed of emergence. Our results in both the greenhouse and the field indicated that seed mass did not have a consistent effect on the speed of seedling emergence. Only under field conditions did we find significant relationships between these variables and those cases were restricted to two species in gaps. Moreover, the relationship was opposite in the two species (Fig. 5). These observations suggest that there is no common mechanism that accounts for the relationship between seed mass and speed of emergence in the studied species, such as changes in surface:volume ratio or in seed coat permeability with seed size. Contradictory evidence for the effects of seed size on speed of emergence has been found in other studies (Stanton, 1985; Marshall, 1986; Stamp, 1990; Tripathi and Khan, 1990; Hendrix and Trapp, 1992; Zhang and Maun, 1996).

CONCLUSIONS

Our results indicate that, within species, seed mass does not have a general effect on seed or seedling behavior that was shared by all seven *Psychotria* species investigated. Seed mass did not affect the risk of seed removal, the speed of emergence or the probability of seedling emergence for all species, and the significant relationships found varied depending on

the habitat and species. The probability of seedling emergence was more sensitive to seed mass than the risk of seed removal or the speed of seedling emergence.

The variation that we observed among species in the relationship between seed mass and emergence was related to the species mean seed mass in a manner that suggests two hypothesis. First, ecological factors acting on seed mass may operate in opposite directions in different taxa, depending on their mean seed mass. Second, the nature and magnitude of such factors may be habitat-specific. However, since significant seed mass effects were found only in four of the seven species studied, the potential contribution of such habitat-specific factors to the evolutionary and phenotypic seed mass differentiation in our *Psychotria* system seems to be globally weak. It is possible that the seed mass variation we observed may have evolved due to selection operating more strongly on post-emergence life stages than on the seed to seedling transition itself. Additional studies on a wide variety of taxa that differ in seed mass would be necessary to corroborate these possibilities.

The effects of seed mass on seedling emergence detected in the field appear to be the result of external ecological factors, and not due simply to intrinsic effects of seed mass. Seed-removing animals appear to be an important factor acting on seed mass. The activities of seed-removers or seed predators, however, could not fully explain the seed-mass-dependent trends of seedling emergence that we observed, suggesting that additional ecological factors not examined here also contribute to these trends.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was conducted in partial fulfillment of the requirements for the Ph.D. of Horacio Paz, a Ph. D. candidate at the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). The field work was financed by (PADEP-UACPyP-CCH, UNAM). Data were analyzed and the text written during HP's 18-month stay at the University of California, Santa Barbara, with economic support provided by the DGIA-UNAM. HP is especially grateful to Santiago Sinaca Colín, Braulio Gómez Chagala and Lorenzo Chagala, for their invaluable collaboration in the planning and development of this field work, as well as to the people working at Los Tuxtlas Tropical Biological Station for the support provided. We thank Allen Stewart-Oaten for statistical advice.

LITERATURE CITED

- Allsopp, N and W. D. Stock. 1995. Relationships between seed reserves, seedling growth and mycorrhizal responses in 14 related shrubs (Rosidae) from a low-nutrient environment. *Functional Ecology* 9: 248-254.
- Bongers, F. J., J. Popma, J. Meave del Castillo and J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55-80.
- Brokaw, N. V. L. 1982. The definition of treefall gap and its effects on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14: 158-160.
- Careaga, S. 1989. Efecto de la variación en el tamaño de las semillas sobre el desempeño de plántulas de especies tropicales. Thesis, UNAM, Mexico
- Chambers, J. C. 1995. Relationships between seed fates and seedling establishment in an alpine ecosystem. *Ecology* 76: 2124-2133.
- Facelli, J. M. and S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical review* 57: 1-32.
- Fenner, M. 1983. Relationships between seed weight, ash content and seedling growth in twenty-four species of Compositae. *New Phytologist* 57: 697-706.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review* 52: 269-299.
- Gross, K. L. 1984. Effect of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72:369-387.
- Harper, J. L., P. H. Lovell and K. G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 327-356.

- Harper, J. L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, New York.
- Hendrix, S D, E. Nielsen, T. Nielsen and M. Schutt. 1991. Are seedlings from small seeds always inferior to seedlings from large seeds? Effects of seed biomass on seedling growth in Pastinaca sativa L. New Phytologist 119: 299-306.
- Hendrix, S. D. and E. J. Trapp. 1992. Population Demography of Pastinaca sativa (Apiaceae): effects of seed mass on emergence, survival, and recruitment. American Journal of Botany 79: 365-375.
- Howe, H. F., E. W., Schupp, and L. C. Nesley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (Virola surinamensis) Ecology 66: 781-789.
- Hulme, E. 1993. Post dispersal seed predation by small mammals. Symp. Zool. Soc. Lond. 65: 269-287.
- Kaspari, M. 1996. Worker size and seed size selection by harvester ants in a neotropical forest. Oecologia 105: 397-404.
- Leck, M. A. 1989. Wetland seed banks. Pages 283 - 305 in M. A. Leck, V.T. Parker & R. L. Simpson editors. Ecology of Soil Seed Banks. Academic Press, London.
- Manga, V. K. and O. P. Yadav. 1995. Effect of seed size on developmental traits and ability to tolerate drought in pearl millet. Journal of Arid Environments 29: 169-172.
- Marshall, D. L. 1986. Effect of seed size on seedling success in three species of Sesbania (Fabaceae). American Journal of Botany. 73: 457- 464.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla, J. Sarukhán and D. Piñero. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. Journal of Ecology. 76: 700-716.

- Martínez-Ramos, M. and E. Alvarez-Buylla. 1995. Seed dispersal and patch dynamics: a demographic approach. *Ecoscience* 2: 223-229.
- Milliken, G. A. and D. E. Johnson. 1984. *Analysis of messy data. Vol. I: Designed experiments.* Van Nostrand Reinhold, New York.
- Moegenburg, S. M. 1996. Sabal palmetto seed size: causes of variation, choices of predators, and consequences for seedlings. *Oecologia* 106: 539-543.
- SAS. 1994. *SAS/STAT User's Guide, V. 6.08.* SAS Institute, Inc., Cary, North Carolina.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Silvertown, J. 1989. The paradox of seed size and adaptation. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 24-26.
- Stamp, N. E. 1990. Production and effect of seed size in a grassland annual (*Erodium brachycarpum*, Geraniaceae). *American Journal of Botany* 77: 874-882.
- Stanton, M. L. 1984. Seed variation in wild radish: effects of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* 65: 1105-1112.
- Stanton, M. L. 1985. Seed size and emergence time within a stand of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.): the establishment of a fitness hierarchy. *Oecologia* 67: 524-531.
- Steyermark, J. A. Flora of the Venezuelan Guyana: IV. *Annals of Missouri Botanical Garden* 75: 311-351.
- Taylor, C. M. and D. H. Lorence. 1992. Notes on *Psychotria* subgenus *Heteropsychotria* Rubiaceae (Psychotrieae) in México and Central America. *Novon* 2: 259-266.

- Thompson, K., J.P. Grime and G. Mason, 1977. Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature* 267: 147-14.
- Thompson, K., S. R. Band and J. G. Hodgson. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* 7: 236 - 241.
- Tripathi, R. S. and M. C. Khan. 1990. Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of Quercus in a subtropical wet hill forest. *Oikos* 57: 289-296
- Van der Wall, S. 1994. Removal of wind dispersed pine seeds by ground-foraging vertebrates. *Oikos* 69: 125-132.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincon, M. E. Sanchez-Coronado, P. Huante, J. R. Toledo and V. L. Barradas. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: Effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.
- Westoby, M., E. Jurado and M. Leishman. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 368-372.
- Wulff, R D. 1986. Seed size variation in Desmodium paniculatum: II. Effects on seedling growth and physiological performance. *Journal of Ecology* 74: 99-114.
- Yanful, M and M. A. Maun 1996. Effects of burial of seeds and seedlings from different seed sizes on the emergence and growth of Strophostyles helvola. *Canadian Journal of Botany* 74: 1322-1330.
- Zhang, J. and M. A. Maun 1996. Seed size variation and its effects on seedling growth in Agropyron psammophilum. *Botanical Gazette* 151: 106-113.

Table 1. Seed mass means, coefficients of variation, and absolute ranges for seven *Psychotria* species present at Los Tuxtlas, Mexico. Sample sizes (N) refer to the total number of seeds weighed. Based on a 5-ha survey of mature plants, the relative abundances of each species in each of three rainforest habitats are also reported: *** very common species; ** common; * rare; empty cells indicate absence from a particular habitat (M. Martínez-Ramos unpub. data, and H. Paz unpub. data)

Species	Fresh mean seed mass (g)	N	Coefficient of variation	Range of variation (g)	Observed relative abundances of matures in different light habitats		
					Shaded forest	Border of gap	Center of gap and forest border
<i>P. faxlucens</i>	0.380	943	0.26	0.078-0.634	***	**	
<i>P. flava</i>	0.230	661	0.33	0.040-0.412	***	**	**
<i>P. simiarum</i>	0.042	880	0.23	0.015-0.068	***	**	*
<i>P. papantlensis</i>	0.037	792	0.29	0.010-0.100	*	***	*
<i>P. chagrensis</i>	0.023	800	0.20	0.012-0.038	*	***	**
<i>P. graciliflora</i>	0.011	600	0.25	0.004-0.019	**	***	*
<i>P. limonensis</i>	0.007	799	0.26	0.003-0.015		**	***

Table 2. Summary of ANCOVAs evaluating the effects of habitat, seed mass, and their interaction on seedling emergence, risk of seed removal by animals, and speed of emergence for *Psychotria* species in the field. For emergence in *P. simiarum*, we used a quadratic model resulting in two coefficients associated with seed mass and the seed mass x habitat interactions. ANCOVAs were not performed for some species and variables (see Methods and Figures 3-5 for alternative analysis).

a) Proportion of seedlings emerging

Species	Habitat			Seed Mass			Seed Mass*habitat		
	MS	F _(1,2)	P <	MS	F _(1,16)	P <	MS	F _(1,16)	P <
<i>P. limonensis</i>	0.016	0.481	0.558	0.094	21.33	0.001	0.007	1.600	0.225
<i>P. graciliflora</i>	0.013	0.186	0.708	0.004	0.349	0.563	0.001	0.081	0.782
<i>P. chagrensis</i>	0.028	2.037	0.289	0.004	0.366	0.554	0.016	1.394	0.255
<i>P. simiarum</i>	0.014	2.333	0.267	0.024	1.991	0.181	0.013	1.028	0.328
				0.152	12.39	0.004 [†]	0.008	0.688	0.420 ^{††}
<i>P. flava</i>	0.003	0.086	0.797	0.083	13.16	0.003	0.007	1.116	0.307
<i>P. faxlucens</i>	0.019	0.427	0.581	0.000	0.081	0.780	0.001	0.102	0.754

Table 2 (continued)

b) Risk of seed removal

Species	Habitat			Seed Mass			Seed Mass*Habitat		
	MS	F _(1,2)	P <	MS	F _(1,16)	P <	MS	F _(1,16)	P <
<u>P. limonensis</u>	0.002	0.209	0.689	0.010	1.072	0.316	0.000	0.033	0.859
<u>P. graciliflora</u>	0.022	0.319	0.628	0.014	0.835	0.375	0.021	1.305	0.271
<u>P. chagrensis</u>	0.042	840	0.001	0.001	0.054	0.819	0.060	4.056	0.060
<u>P. papantlensis</u>	0.014	35.00	0.024	0.030	4.545	0.047	0.012	1.812	0.198
<u>P. faxlucens</u>	0.005	0.666	0.501	0.008	0.701	0.415	0.001	0.119	0.735

c) Time to seedling emergence

Species	Habitat			Seed Mass			Seed Mass*Habitat		
	MS	F _(1,2)	P <	MS	F _(1,16)	P <	MS	F _(1,16)	P <
<u>P. limonensis</u>	3.429	0.006	0.950	299.2	2.354	0.145	0.002	0.000	0.997
<u>P. graciliflora</u>	45.67	0.615	0.516	3.333	0.023	0.881	37.41	0.261	0.617
<u>P. chagrensis</u>	54.62	0.906	0.442	0.149	0.003	0.954	83.21	1.910	0.186
<u>P. papantlensis</u>	0.004	0.000	0.993	105.8	5.516	0.032	1.715	0.089	0.769
<u>P. simiarum</u>	17.48	4.197	0.177	22.53	3.502	0.080	0.533	0.083	0.778
<u>P. faxlucens</u>	98.59	0.510	0.550	5.574	0.138	0.715	48.14	1.192	0.291

† seed mass*seed mass.

†† seed mass*seed mass*habitat.

Terms in the model were tested using proper errors (see methods).

FIGURE LEGENDS

Figure 1. Effect of animal exclosure units on seed behavior of three Psychotria species under greenhouse conditions at Los Tuxtlas, Mexico. Mean values and two standard errors (vertical bars) are shown for seedling emergence and speed of emergence. Values are indicated for each caging treatment (open = no exclusion; closed = animals excluded), represented in each light environment (high light vs low light) treatment. Dots not sharing the same letter are significantly different ($P < 0.05$, Tukey HSD test).

Figure 2. Effect of seed mass and light environment on seedling emergence and speed of emergence in three Psychotria species under greenhouse conditions at Los Tuxtlas, Mexico. Mean and two standard errors are shown (vertical bars). Small and large seed mass classes are, respectively: 0.005g and 0.011g for *P. limonensis*, 0.029g and 0.047g for *P. papantlensis*, and 0.163 g and 0.298 g for *P. flava*. Dots not sharing the same letter are significantly different ($P < 0.05$, Tukey HSD test).

Figure 3. Relationship between seed mass and seedling emergence in seven species of Psychotria under experimental field conditions at Los Tuxtlas, Mexico. Species appear in order of increasing mean seed mass from the left at the top to the right at the bottom. Each dot represents the emergence among all seeds of a given seed mass class monitored in a particular gap or shaded forest site. The r^2 values of regressions are given for each habitat; significant ones are indicated as: * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.001$. In non significant regressions,

horizontal lines indicate the mean value of seedling emergence across the entire seed mass range.

Figure 4. Effect of seed mass on the risk of seed removal for seven species of Psychotria under experimental field conditions at Los Tuxtlas, Mexico. Each dot represents the risk of seedling removal among all seeds of a given seed mass class monitored in a particular gap or shaded forest site. Horizontal lines indicate the mean value of the risk of seed removal across the entire seed mass range. Other specifications as in Figure 3.

Figure 5. Effect of seed mass on speed of seedling emergence, for seven species of Psychotria under experimental field conditions at Los Tuxtlas, Mexico. Each dot represents the number of days to achieve 50% seedling emergence among all seeds of a given seed mass class monitored in a particular gap or shaded forest site. Horizontal lines indicate the mean time to 50% emergence across the entire seed mass range. Other specifications as in Figure 3

Fig. 1

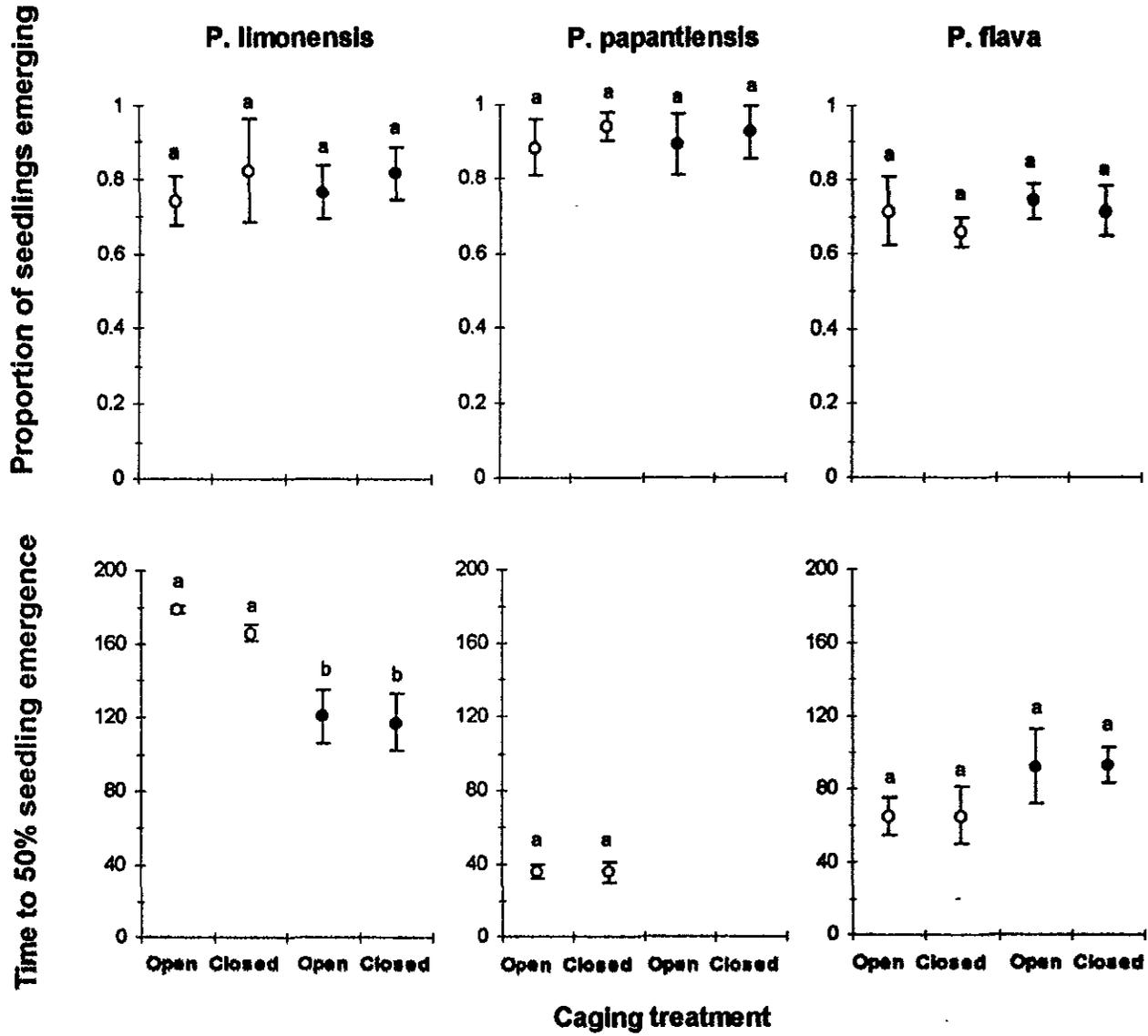


Fig. 2

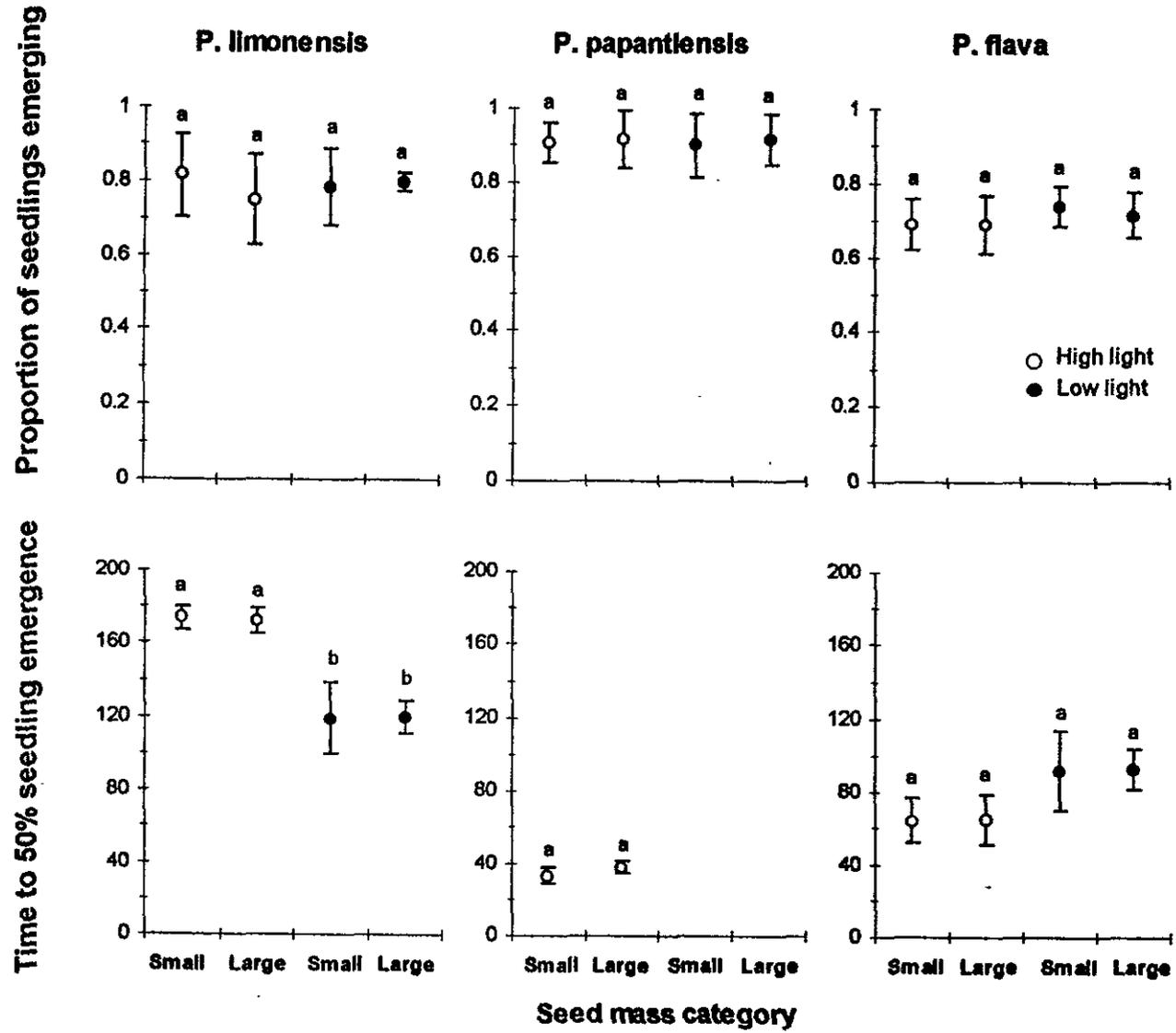


Fig. 3

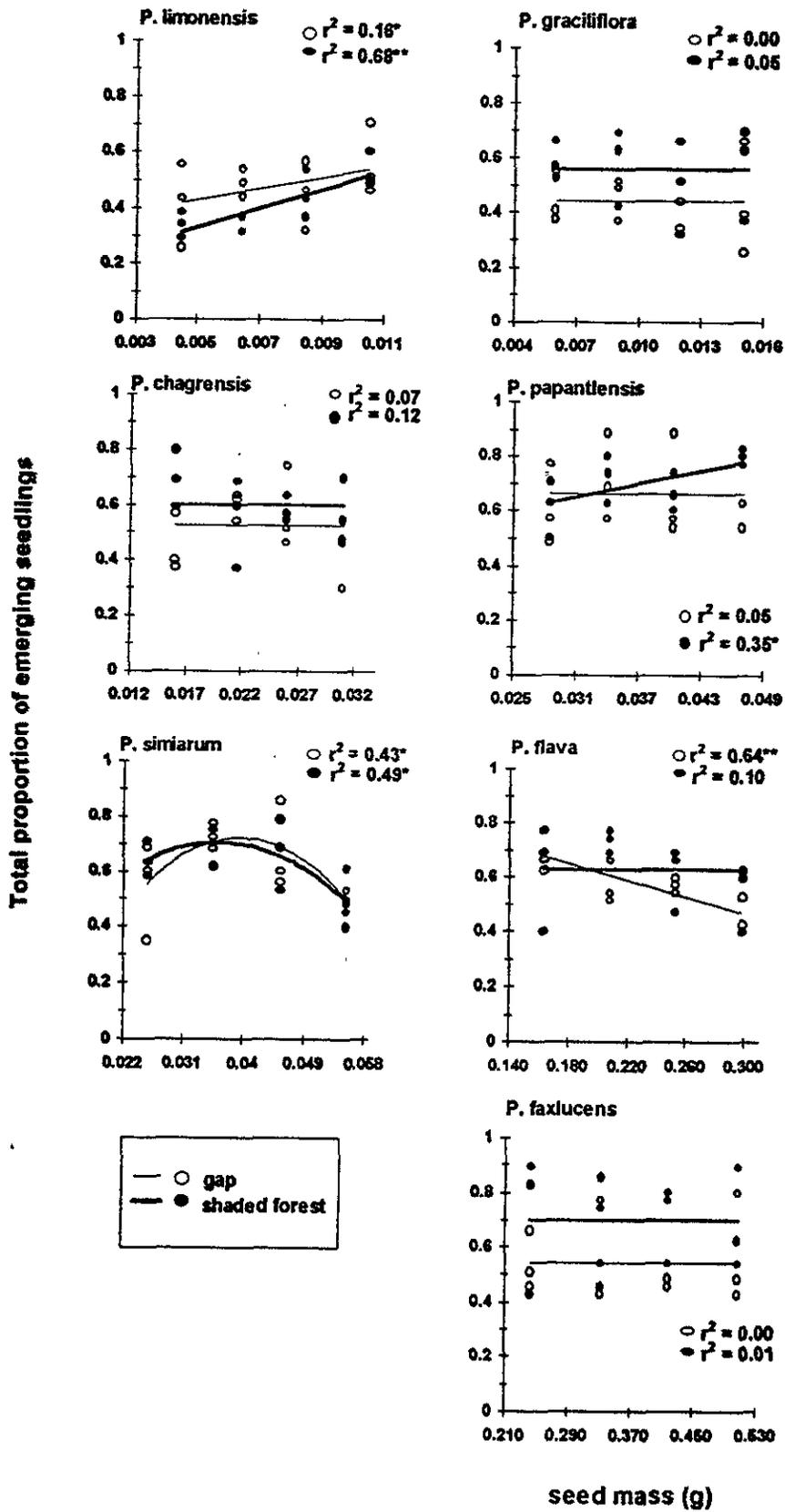


Fig. 5

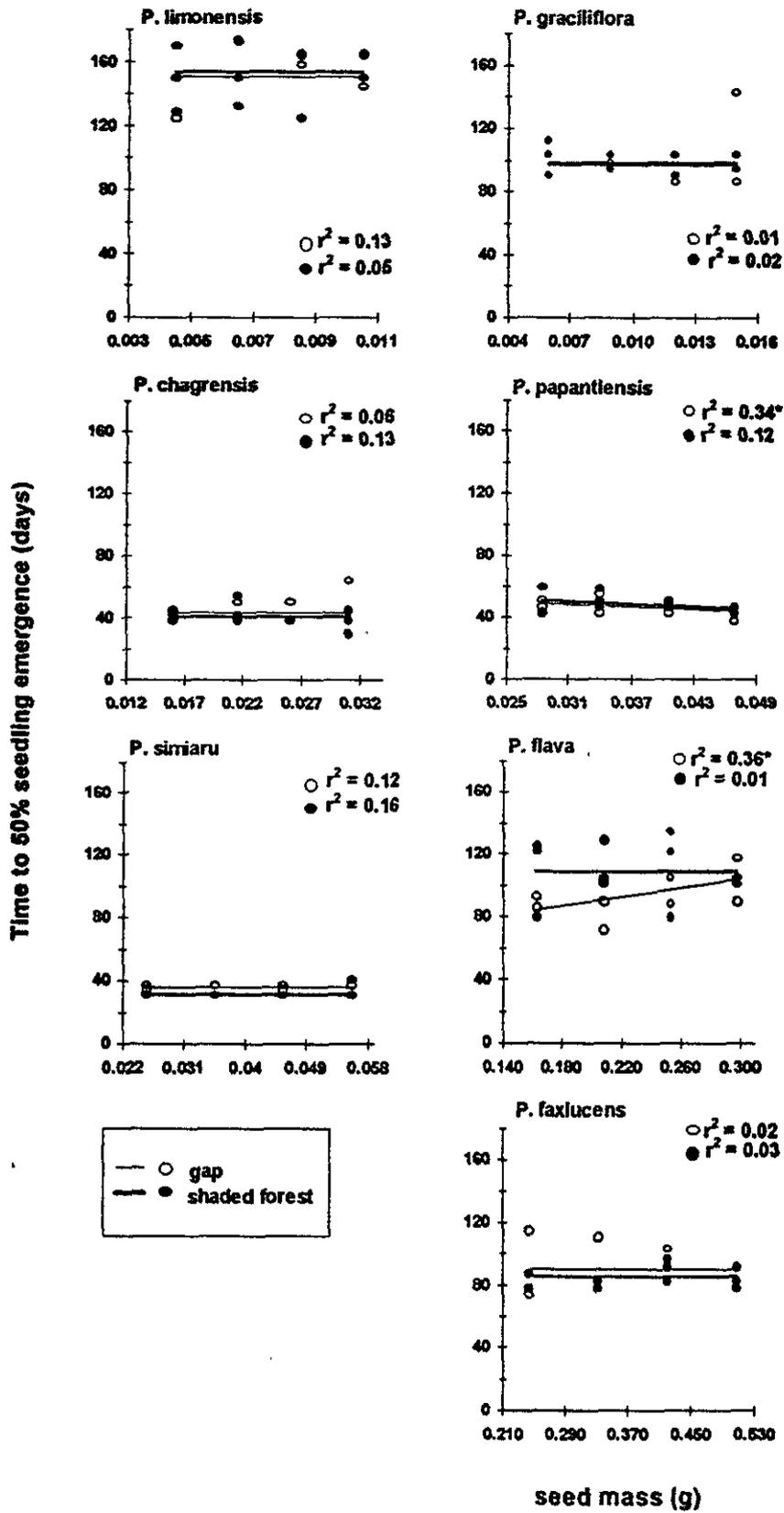
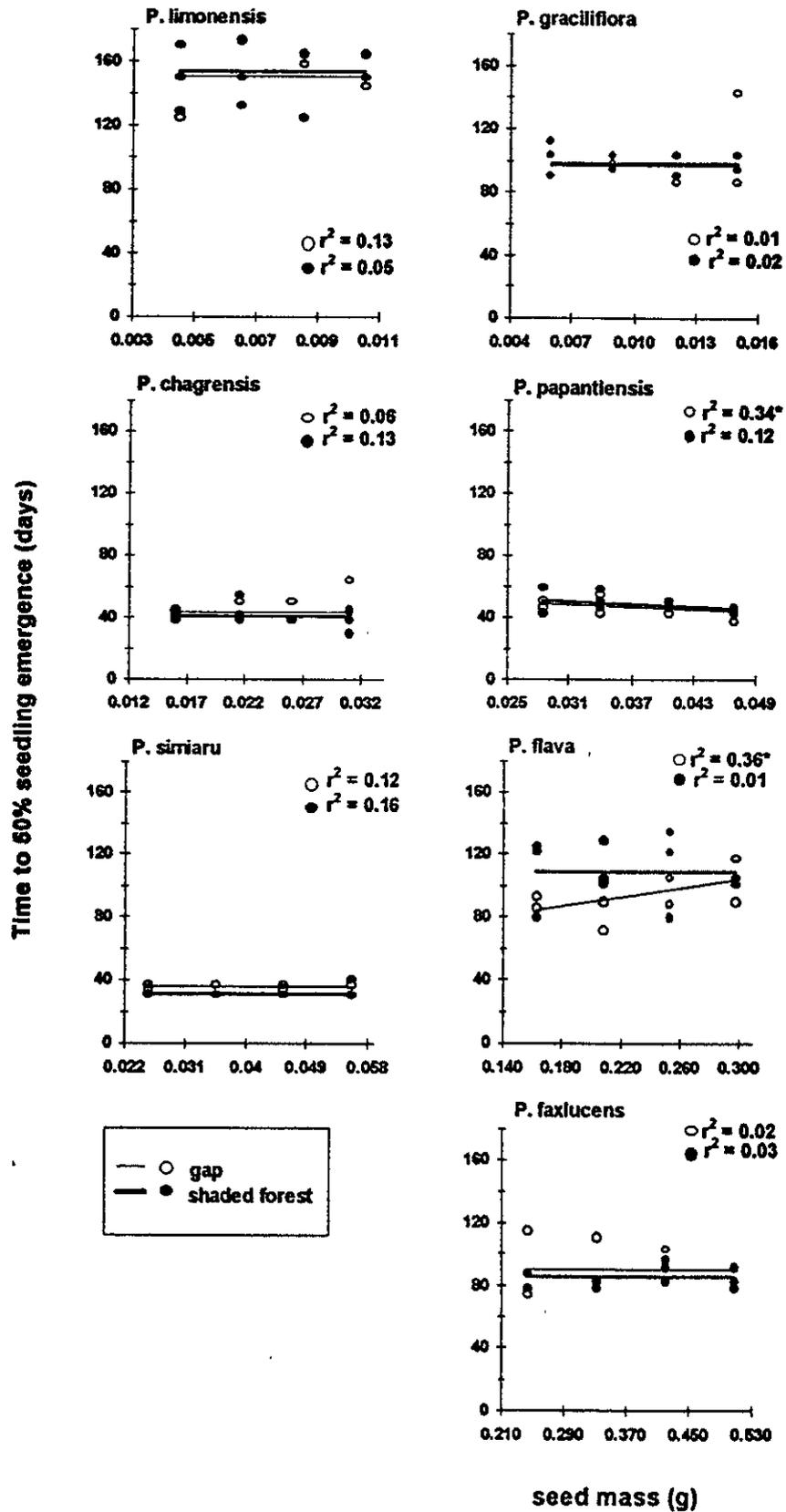


Fig. 5



CAPÍTULO IV
EMERGENCIA DE PLÁNTULAS, TAMAÑO DE SEMILLA, GRANÍVOROS, Y LITTER EN
HÁBITATS CONTRASTANTES EN LUZ : UN ANÁLISIS INTER-ESPECÍFICO EN
PSYCHOTRIA (RUBIACEAE).

RESUMEN

Exploramos la relación interespecífica entre la probabilidad de emergencia de plántulas y el tamaño (masa seca sin testa) promedio de las semillas para un grupo de siete especies leñosas del género Psychotria, en Los Tuxtlas, México. En esta relación, se exploró el efecto del hábitat lumínico, los granívoros y el litter, considerando dos hábitats regenerativos de la selva (claros y bosque maduro). Además, en condiciones de invernadero, se evaluó el efecto del hábitat lumínico, aislado de otros factores ecológicos, sobre la emergencia de plántulas de tres especies con tamaños de semillas contrastantes. En el campo, se evaluó el destino de las semillas para las siete especies durante un lapso de dos años, exponiéndolas a las siguientes condiciones: i) exclusión de granívoros y ausencia de litter, ii) exclusión de granívoros y presencia de litter, iii) presencia de granívoros y ausencia de litter y iv) presencia de granívoros y presencia de litter. La probabilidad de emergencia de plántulas aumentó hiperbólicamente con la masa de las semillas. Entre las especies con semillas mayores que 0.037 g, la probabilidad de emergencia se mantuvo relativamente constante. El litter disminuyó la emergencia de plántulas principalmente en las especies con semillas pequeñas, independientemente del hábitat. En el bosque maduro, los granívoros disminuyeron la emergencia de plántulas, principalmente en las especies con semillas pequeñas. En contraste, en los claros los granívoros removieron con una intensidad similar especies con semillas pequeñas y grandes. En general, el efecto conjunto del litter y granívoros resultó en una fuerte desventaja para la emergencia de las especies con semillas pequeñas en los dos hábitats estudiados. Por lo tanto, el presente estudio sugiere que las especies con semillas grandes tienen ventaja sobre las especies de semillas pequeñas para emerger en cualquier hábitat de la selva.

INTRODUCCIÓN

En la naturaleza existe un ámbito enorme de variación interespecífica en la masa de las semillas. Por ejemplo, en la comunidad de árboles de selvas húmedas y bosques templados se ha reportado un ámbito de variación entre especies de siete órdenes de magnitud en el peso promedio de las semillas (Foster, 1986; Leishman et al., 1995). Se ha propuesto que tal variación es producto de respuestas evolutivas al compromiso que enfrentan las plantas entre: i) dispersarse y colonizar hábitats ricos en recursos, pero espacialmente infrecuentes, o bien ii) no dispersarse y aumentar la sobrevivencia de las plántulas bajo el hábitat que domina el entorno de las plantas maternas, que generalmente es desfavorable al desarrollo de la progenie (Janzen, 1970; Connell 1971). El resultado de tal proceso puede concebirse como un gradiente de especies con diferentes atributos de historia de vida (Stearns, 1992). En un extremo del gradiente ocurren especies que producen semillas muy ligeras, de elevada dispersabilidad y que dan lugar a plántulas con nula sobrevivencia bajo hábitats que son limitantes en recursos. En el otro extremo, ocurren especies que producen semillas de gran peso, de pobre dispersabilidad y que dan lugar a plántulas con elevada sobrevivencia en ambientes desfavorables (Foster, 1986; Venable, 1988; Westoby et al., 1992).

La masa de las semillas también puede ser el resultado de presiones selectivas que han operando de manera independiente al compromiso dispersabilidad de la semilla/sobrevivencia de la plántula. Por ejemplo, se ha propuesto que los granívoros vertebrados con frecuencia depredan selectivamente semillas grandes, presumiblemente porque estas ofrecen un mayor paquete de recursos, o bien porque son más aparentes que las pequeñas (Janzen, 1971). Asimismo, existen razones biosfísicas para proponer que niveles elevados de radiación lumínica pueden eliminar selectivamente semillas grandes. Por ejemplo, una disminución de la relación

superficie/volumen con el aumento en el tamaño de las semillas, disminuye el intercambio dinámico de agua con el hábitat y, por tanto, la capacidad de germinación de semillas grandes en hábitats con alta radiación solar (Harper et al., 1970). Por el contrario, se ha observado que la capa de litter y/o suelo puede eliminar selectivamente semillas pequeñas ya que las plántulas que emergen de estas semillas no son capaces de vencer esta barrera física (Gross, 1984; Facelli y Pickett, 1991; Peterson y Facelli, 1992; Vázquez Yanes y Orozco-Segovia, 1992; Jurado y Westoby, 1992).

La intensidad con que operan estos factores sobre la probabilidad de emergencia de las plántulas puede, sin embargo, variar entre distintos hábitats (Foster, 1986). Por ejemplo, la probabilidad de obstrucción por litter puede variar entre sitios con dosel abierto y cerrado de los bosques tropicales (Facelli y Pickett, 1991) y la actividad de algunos granívoros difiere entre los claros y la fase madura del bosque (Schupp, 1988a; Martínez-Ramos, 1994; Willson y Whelan, 1990). A un nivel interespecífico, el enfoque experimental raramente se ha empleado para estudiar el papel que juega el peso de las semillas sobre la emergencia de las plántulas, considerando el complejo de factores que operan en condiciones naturales (Gross, 1984; Reader, 1993; Seiwa y Kikuzawa, 1996). El estudio experimental de la función ecológica del peso de las semillas, considerando diferentes hábitats, es virtualmente inexistente.

El presente estudio es el segundo de una serie de artículos dirigidos a analizar el significado ecológico del tamaño de la semilla en siete especies arbóreas simpátricas del género Psychotria. En este trabajo, se exploran los efectos de la variación interespecífica del peso de las semillas sobre la probabilidad y la velocidad de emergencia de plántulas en diferentes hábitats regenerativos de un bosque tropical. Asimismo, se explora la interacción de estos efectos con aquellos producidos por granívoros, litter y el hábitat lumínico. El estudio toma ventaja de la

existencia de una variación interespecífica de dos órdenes de magnitud en el peso promedio de las semillas. Tal variación no se encuentra restringida a alguna categoría taxonómica dentro del género, lo cual disminuye posibles efectos debidos a la filogenia. Además, las especies tienden a diferenciarse en los hábitats lumínicos que ocupan dentro del bosque. Dicha situación, hace de este grupo de especies un sistema útil para explorar la función ecológica del tamaño de la semilla. En particular, a través de experimentos de campo e invernadero, se abordan las siguientes preguntas: ¿Existe una relación general entre la probabilidad de emergencia de las plántulas y el peso de la semillas? ¿Esta relación es dependiente del hábitat, es decir, varía entre los claros y el bosque maduro? ¿En qué medida el éxito de emergencia de las plántulas depende de otros factores intrínsecos de las semillas (viabilidad y velocidad de germinación) y en qué medida depende de factores ecológicos extrínsecos (granívoros, litter y radiación solar)? ¿La dirección e intensidad con la operan estos factores ecológicos sobre el peso de las semillas es independiente del hábitat?

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", sureste de México (coordenadas), de diciembre de 1992 a agosto de 1993. La reserva de 700 ha conserva selva alta perennifolia con elementos arbóreos de hasta 35 m de altura. El clima es cálido-húmedo con una precipitación anual ca. 4,500 mm y una temperatura media anual de 23° C.

Detalles sobre el hábitat físico y biótico de la localidad se pueden encontrar en otras fuentes (Gómez-Pompa y Del Amo, 1985; Bongers et al, 1988).

Especies de estudio

Se seleccionaron siete especies arbóreas del género *Psychotria*: *P. limonensis* K. Krause, *P. graciliflora* Benth, *P. chagrensis* Standley, *P. papantlensis* (Oersted) Hemsley, *P. flava* Oersted ex Standley, *P. faxlucens* Lorence and Dwyer, y *P. simiarum* Standley. Las primeras cinco especies se encuentran en el subgénero *Psychotria*, *P. faxlucens* en el subgénero *Heteropsychotria*, y *P. simiarum* en un conjunto aún no nombrado (Lorence, 1992 pers. com.). Estas especies son árboles de talla pequeña (1.5 m. a 12 m. de altura) que coexisten en el sotobosque, aunque tienden a ocupar diferentes habitats regenerativos del bosque. *P. faxlucens* and *P. simiarum* son comunes bajo la sombra del bosque maduro, *P. limonensis* es abundante en los claros grandes, *P. graciliflora*, *P. papantlensis* y *P. chagrensis* son frecuentes en sitios en sucesión activa y *P. flava* es común en los diferentes habitats regenerativos. Las especies difieren significativamente en el peso fresco promedio de las semillas abarcando un ámbito de variación entre 0.007 g (*P. limonensis*) y 0.38 g (*P. faxlucens*) en peso fresco con testa. Más detalles de las especies se pueden encontrar en Paz et al. (1998).

Experimento en campo

Se colectaron frutos de al menos 20 individuos de cada especie. Las semillas fueron almacenadas en el laboratorio en bolsas de plástico negro para conservar la humedad, por uno a dos días y posteriormente se introdujeron a los sitios experimentales. Para cada especie se

utilizó una muestra de 1,680 semillas representando el ámbito de variación natural presente en las poblaciones.

Se eligieron tres sitios representativos de dos hábitats: i) claros, sitios con dosel abierto debido a la caída de uno o más árboles y ii) bosque maduro, sitios con el dosel cerrado dominados por árboles tolerantes a la sombra. Se eligieron claros con un año de edad y apertura de dosel entre 290 m^2 a 320 m^2 . Como bosque maduro se eligieron áreas de 320 m^2 , localizadas entre 40 m y 80 m de los claros, estableciendo un arreglo pareado entre hábitats. Todos los sitios presentaron una pendiente promedio menor a 15 grados. Nos referiremos como bloques experimentales a los tres pares de sitios claro-bosque maduro.

Las semillas de las siete especies fueron introducidas a los sitios experimentales de acuerdo con su fenología. Dentro de cada sitio y para cada especie, se establecieron dos tratamientos: i) exclusión de las semillas a granívoros vertebrados e invertebrados y ii) no exclusión. Las semillas de cada especie se asignaron aleatoriamente a los distintos bloques, sitios y tratamientos. El tamaño de muestra por especie por tratamiento y hábitat fué de 840 semillas. Cada sitio fué dividido en una retícula de 35 cuadros de $1.8 \text{ m} \times 1.0 \text{ m}$, sembrándose en cada cuadro cuatro semillas por tratamiento por especie, de manera aleatoria. La separación mínima entre cualquier par de semillas fue de 20 cm. Para asegurar la posición de las semillas, cada una fué colocada dentro de un cilindro (3 cm diámetro) de malla metálica de 9 mm^2 de apertura, fijo al suelo. Los cilindros fueron enterrados a una profundidad de 2 cm, quedando el borde superior expuesto 2 cm sobre la superficie del suelo. El tratamiento de exclusión a granívoros, se estableció tapando la parte superior de cada cilindro con malla de mosquitero de nylon de 4 mm^2 de apertura. Ensayos previos mostraron que los cilindros tienen las siguientes

propiedades: i) una eficiencia del 100% en retener las semillas en su posición original aun bajo lluvias intensas, ii) no impiden la remoción de semillas por los granívoros y iii) no afectan la probabilidad ni la velocidad de emergencia de las plántulas (Paz, et al., 1998). Durante el período de emergencia de plántulas de cada especie, se censó cada cuatro días el número de plántulas emergidas con hipocótilo visible sobre el sustrato.

Efecto de litter, granívoros y hábitat.

Posterior a la siembra de las semillas, cada 16 días se registró el número de cilindros cubiertos con litter (hojarasca y suelo). Los cilindros cubiertos fueron aquellos con una capa de litter sobre la semilla de un espesor mayor de 1.5 cm, detectada antes de la emergencia de la plántula. Las plántulas de P. simiarum emergieron antes de los primeros 30 días, por lo que no se logró cuantificar con confianza el número de cilindros cubiertos por litter. Por esta razón se decidió excluir a esta especie de la exploración de los efectos del litter.

En el experimento, se consideraron los siguientes tratamientos: i) exclusión de granívoros y ausencia de litter, ii) exclusión de granívoros y presencia de litter, iii) presencia de granívoros y ausencia de litter y iv) presencia de granívoros y presencia de litter. El tratamiento 1 evaluó el efecto del hábitat lumínico (claros y bosque maduro) sobre la emergencia. El efecto del litter se evaluó comparando la probabilidad de emergencia de plántulas entre los tratamientos 2 y 1. El efecto de los granívoros se evaluó comparando los resultados de los tratamientos 3 y 1. Finalmente, el efecto combinado de litter y granívoros lo evaluamos comparando los tratamientos 4 y 1.

Experimento en invernadero.

Este experimento evaluó el efecto del ambiente lumínico, aislado de otros factores ecológicos, sobre la probabilidad de emergencia de plántulas de tres especies con diferente peso promedio de semillas: Psychotria limonensis (0.007 g), P. papantlensis (0.026 g) y P. flava (0.26 g). Se utilizó un invernadero construido con un armazón metálico cubierto con malla de nylon de 4 mm² de apertura, localizado en un sitio abierto fuera de la selva. Las semillas de cada especie fueron introducidas a dos tratamientos de luz: i) baja [PAR ($x \pm e.e$) = $12.0 \pm 2.54 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; temperatura máxima del aire (TM) = $26.7 \pm 0.3 \text{ }^\circ\text{C}$; cociente R/RL = 0.32 ± 0.02] y alta [PAR = $108.8 \pm 7.17 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; TM = $33.0 \pm 0.8 \text{ }^\circ\text{C}$; R/RL = 1.23 ± 0.05]. Estos valores se obtuvieron de cuatro marchas diurnas, durante días no nublados al comienzo del experimento (ver detalles en Paz et al., 1998), y coinciden con los reportados para el sotobosque de sitios maduros y claros naturales, respectivamente, en Los Tuxtlas (Vázquez-Yanes et al., 1990). Para el tratamiento de luz alta se utilizó un encierro cubierto con una capa de malla (apertura de 9 mm²) verde de sombra y para el de luz baja un encierro cubierto con una capa de malla negra (apertura de 4 mm²) y una malla verde (apertura de 9 mm²; ver detalles en Paz et al., 1998). El agua disponible para las semillas fue aquella proveniente de la lluvia natural, la cual se filtró libremente a través de las mallas de nylon. Los tratamientos de luz se establecieron a manera de bloques: un encierro de luz alta -un encierro de luz baja. Dentro de cada encierro se introdujeron las semillas de todas las especies. Las unidades experimentales fueron macetas de 50 cm x 20 cm, cada una conteniendo una capa de 7 cm de espesor de suelo de la selva libre de semillas de Psychotria. Sobre la superficie de esta capa se colocaron de manera regular 20 semillas de una sola especie. En total se tuvieron 6 macetas (120 semillas) por especie por tratamiento de luz.

Una vez sembradas las semillas, cada cuatro días se contó el número de plántulas emergidas. Después de un año de observación, se evaluó la viabilidad de las semillas que no germinaron utilizando la técnica de cloruro de tetrazolio. Se registró el tiempo a la emergencia de las plántulas en cada unidad experimental, siguiendo el mismo procedimiento descrito para el experimento de campo.

Análisis estadístico.

Emergencia de plántulas como función del peso de las semillas y de factores ecológicos.

Se calculó la probabilidad de emergencia como la proporción total, acumulada hasta el final del experimento, de plántulas emergidas (en adelante referida como “emergencia”) respecto al total de semillas sembradas. Para cada especie, el tiempo promedio que las semillas permanecieron en el suelo antes de la emergencia (en adelante referida como “velocidad de emergencia”), se calculó como el número de días que transcurrieron hasta que se alcanzó el 50% de la emergencia. Este tiempo se calculó considerando únicamente a las semillas excluidas de los granívoros.

Para explorar los patrones de emergencia de especies con distinto tamaño de semillas en los claros y el bosque maduro, bajo la presencia de los factores ecológicos, litter y animales removedores, se realizó el siguiente análisis.

Para cada uno de los tratamientos generados por la combinación de presencia de litter y presencia de animales removedores de semillas, se utilizó un modelo log-lineal construido con una función de ligamiento tipo logit y un error binomial (McCullagh y Nelder, 1989). En todos los casos, la variable dependiente fué la emergencia y las variables explicativas de la devianza

fueron la especie (masa de semilla), el hábitat y el bloque. La significancia de cada variable en el modelo se evaluó utilizando los cambios en la devianza (aproximación a X^2) siguiendo el protocolo descrito por Aitkin (1989) y Crawley (1993). Cuando fue necesario, la presencia de sobredispersión en el modelo se corrigió reescalando el modelo como lo indica Crawley (1993). Estos análisis se llevaron a cabo utilizando el paquete estadístico GLIM, 3.77 (Royal Statistical Society, 1986).

Velocidad de emergencia.

En los experimentos de campo e invernadero, se empleó un ANOVA con diseño split-plot para evaluar el efecto de la masa de las semillas y el hábitat sobre el tiempo de emergencia de plántulas. En este modelo, el factor más general ("plot factor"), fue el hábitat lumínico y la masa de la semilla fue considerado como un factor fijo, expandido dentro del hábitat ("split factor"). El bloque, que representó la variación de hábitat lumínico dentro de la selva o en el invernadero, fue considerado como un factor aleatorio. De acuerdo con Steel y Torrie (1986), para evaluar el efecto del hábitat se consideró como error al término hábitat*bloque, en tanto que para evaluar los efectos de la masa de las semillas y de la interacción masa de semillas*hábitat, se utilizó el error residual.

Intensidad del efecto de litter y granívoros sobre la probabilidad de emergencia de plántulas.

Para calcular la intensidad con la que los granívoros y el litter disminuyeron la emergencia de plántulas se utilizó un índice relativo, (modificado de Reader, 1993): $I_i = (EC_i - ET_i)/EC_i$, donde EC_i = la emergencia en tratamiento control (ausencia del factor i; granívoros,

litter o ambos) y ET_i = emergencia en presencia del factor i . Si el factor reduce la probabilidad de emergencia en un 100% respecto a EC_i el valor de I_i es igual a 1, si su efecto es nulo el valor de I_i es 0. Este índice fue calculado para cada especie en cada uno de los seis sitios experimentales de campo.

El valor de I_i de granívoros se estimó de dos formas. La primera fue utilizando la proporción final de semillas removidas. La segunda fue considerando una estimación de la tasa de remoción mensual de semillas. Esta segunda opción se realizó para corregir posibles diferencias en la remoción total, que pudieron surgir por el hecho de que las especies difirieron en el tiempo que las semillas permanecieron en el suelo expuestas a los granívoros. Para estimar la tasa de remoción mensual (TRM), se asumió que las semillas fueron removidas a una tasa constante, siguiendo un decaimiento exponencial de manera que $TRM = 1 - (PNRF)^{(1/m)}$, donde $PNRF$ = proporción final de semillas no removidas y m es el número de meses que las semillas permanecieron en el suelo.

Empleamos modelos de ANCOVA para evaluar la variación del I_i (para el litter y los granívoros) debida a cambios en la masa de las semillas y al hábitat. En estos modelos tomamos como factores al hábitat y al bloque y consideramos como variable continua la masa promedio de semillas por especie. La masa de las semillas fue un factor fijo expandido dentro de los hábitats, los que a su vez se organizaron en bloques. Por lo tanto, el efecto del hábitat sobre I_i se evaluó considerando como error a la suma de cuadrados de la interacción entre el hábitat y el bloque, en tanto que los efectos de la masa de semillas y de la interacción entre la masa de semillas y el hábitat se evaluaron utilizando el error residual, de acuerdo con Steel y Torrie (1986). Para todos los factores ambientales, los valores de I_i cumplieron con las suposiciones del ANCOVA.

RESULTADOS

Emergencia de plántulas en el invernadero y en el campo

En el invernadero la emergencia varió significativamente con la masa de las semillas. La especie con la masa intermedia de semillas (Psychotria papantlensis), presentó una emergencia significativamente mayor que las dos especies de masas extremas, las cuales no difirieron entre sí (Tabla 1a; fig. 2a).

En las condiciones naturales del suelo de la selva, i.e. semillas expuestas a la variación de todos los factores naturales de mortalidad, se detectó un efecto significativo de la masa de las semillas sobre la emergencia (Tabla 1a). La emergencia de plántulas varió hiperbólicamente con el peso de semillas (Fig. 1). Por debajo de masas menores que 0.037 g, la probabilidad de emergencia aumentó de manera casi lineal con el peso de las semillas hasta alcanzar un valor máximo de 0.60 que se mantuvo posteriormente con variación errática.

En seis de las siete especies la emergencia no difirió significativamente entre los hábitats (Fig. 2b). Sólo en Psychotria faxlucens, la especie con la mayor masa de semillas, la emergencia de plántulas fue significativamente menor en los claros (0.55) que en el bosque maduro (0.74). En los claros, esta especie presentó un valor de emergencia similar al de las especies con las semillas de masas más pequeñas.

Velocidad de emergencia de plántulas en invernadero y en campo.

En condiciones de invernadero, en el nivel de luz alta las plántulas de la especie con semillas más pequeñas emergieron más lentamente, en tanto que las plántulas de la especie con semillas intermedias emergieron más rápidamente ($F_{2,10} = 419.7$, $P < 0.001$) En el nivel de

luz baja, donde sólo se experimentó con las dos especies con tamaños extremos, la especie con semillas más pequeñas emergió más lentamente que la especie con semillas más grandes (Tabla 2a, fig. 3a). Se detectó un efecto significativo de la interacción entre la masa de semillas y el hábitat. Las plántulas de la especie con la menor masa de semilla (Psychotria limonensis) emergieron significativamente más rápido (120 días) en el tratamiento de luz baja que en el de luz alta (170 días).

En condiciones de campo se detectó un efecto significativo de la masa de las semillas sobre la velocidad de emergencia el cual fue independiente del hábitat (Tabla 2b, Fig. 3b). Las plántulas de las especies con semillas más ligeras (Psychotria limonensis y P. graciliflora) mostraron las velocidades más bajas (100-150 días). Las plántulas de especies con masas intermedias (P. chagrensis, P. papantlensis y P. simiarum) mostraron las velocidades más altas (35-50 días), en tanto que las especies con mayor masa tuvieron velocidades intermedias (85-110 días).

En el invernadero, en general todas las especies emergieron más más lentamente que en el campo (Figura 3a,b). No obstante, en términos relativos, las diferencias entre especies se mantuvieron igual en invernadero y en el campo: P. limonensis, 140 días y 170 días; P. papantlensis, 38 días y 50 días; P. flava, 78 días y 100 días, entre invernadero y campo, respectivamente

Emergencia de plántulas, tamaño de la semilla de las especies y factores ecológicos.

Efecto del hábitat lumínico aislado de otros factores.

En el invernadero el nivel de luz no afectó la emergencia de las plántulas. Todas las especies presentaron valores de emergencia similares en ambos niveles de luz (Tabla 1a; fig. 2a).

En condiciones de campo y en ausencia de granívoros y litter, la emergencia de plántulas no varió significativamente con la masa de las semillas ni con el hábitat, pero sí con el efecto interactivo de estos factores (Tabla 3, Fig. 4a). Sólo Psychotria limonensis, la especie con la menor masa promedio de semillas, mostró una emergencia significativamente mayor en los claros que en el bosque maduro.

Efecto del litter.

Se detectó una fuerte variación entre habitats en la frecuencia de semillas cubiertas por litter (40% en claros, 18% en sitios maduros, $X^2 = 478.3$, 1 gl, $P < 0.0001$). La proporción de semillas cubiertas también varió entre las especies ($X^2 = 266.7$, 6 gl, $p < 0.00001$). Sin embargo, dicha variación no estuvo relacionada con la velocidad de emergencia, ni con la masa de las semillas.

En ausencia de granívoros y presencia de litter, la emergencia de plántulas aumentó significativamente con el peso de las semillas independientemente del hábitat (Tabla 3, Fig 4b). Una especie con masa intermedia de semillas, Psychotria chagrensis, no siguió este patrón. Esta especie presentó el valor más bajo de emergencia (Fig. 4b).

Efecto de granívoros.

En presencia de granívoros y ausencia de litter, se detectó un efecto significativo de la masa de las semillas, del hábitat y de la interacción entre ambos factores sobre la emergencia de plántulas (Tabla 3, Fig. 4c). En el bosque maduro, la emergencia aumentó hacia las especies con mayor masa de semilla. En contraste, en los claros la máxima emergencia ocurrió en las especies con masas intermedias de semillas. Las semillas más ligeras (*P. limonensis*) tuvieron una emergencia significativamente mayor en los claros que en el bosque maduro. En contraste, las semillas más pesadas (*P. faxlucens*) tuvieron una emergencia menor en los claros que en el bosque maduro (Fig. 4c).

Efecto combinado de litter y granívoros.

En presencia de granívoros y litter, la emergencia de plántulas varió con el peso de las semillas, pero no con el hábitat (Tabla 3, Fig. 4d). Se observó un aumento de la emergencia con el aumento en la masa de las semillas. Sin embargo, *Psychotria chagrensis*, una especie con masa intermedia de semillas, no siguió esta tendencia dado que su emergencia no difirió de las especies con masas más pequeñas.

Presión relativa de granívoros y litter y su relación con la masa de las semillas.

La intensidad del efecto inhibitorio del litter sobre la emergencia de plántulas (valor de I_i para litter) tendió a disminuir al aumentar la masa de las semillas. Inclusive, para las especies con las semillas más grandes el litter tuvo un efecto positivo sobre la emergencia (i.e., valores de I_i negativos; Fig. 5a). Estas tendencias no difirieron entre los hábitats (Tabla 4, Fig. 5a).

La intensidad del efecto de los granívoros sobre la emergencia de plántulas (valor de I_i para los granívoros sin corregir por el tiempo que las semillas estuvieron expuestas en el suelo), disminuyó al aumentar la masa de las semillas en el bosque maduro. En los claros, en cambio, las especies de masas extremas sufrieron la mayor intensidad de remoción mientras que las de masas intermedias presentaron valores de I_i cercanos a cero. No se detectó una relación lineal significativa entre el valor de I_i y la masa de la semilla (Tabla 4, Fig. 5b). En las especies con semillas pequeñas, la intensidad de remoción fue significativamente menor en los claros que en bosque maduro. Lo contrario ocurrió para las especies con las semillas de mayor masa (Fig. 5b)

El valor de I_i de granívoros, corregido por el tiempo de permanencia de las semillas en el suelo (Tabla 4, Fig. 5d), mostró los mismos comportamientos anteriores. Sin embargo, en este caso la varianza de I_i explicada por la masa de las semillas fue notablemente menor. En el bosque maduro, la intensidad de remoción fue mayor en las especies con semillas de masas pequeñas e intermedias que en las especies con semillas grandes. En los claros no se detectó una relación significativa entre el I_i y la masa de las semillas (Fig. 5d).

Tanto en los claros como en el bosque maduro, la intensidad del efecto conjunto de litter y granívoros (valor de I_i de granívoros y litter operando en conjunto), disminuyó significativamente al aumentar el peso de las semillas (Tabla 4, Fig 5c). Estos valores fueron equivalentes a la suma de los valores correspondientes de I_i de granívoros y litter actuando por separado.

DISCUSIÓN

Emergencia de plántulas, tamaño de la semilla y factores ecológicos.

Nuestros resultados indican que en el suelo del bosque existen presiones ambientales que disminuyen selectivamente la probabilidad de emergencia de plántulas de Psychotria dependiendo de la masa de las semillas. Para especies con semillas menores que 0.037 g, la emergencia aumentó con la masa de las semillas. Por arriba de este valor, la emergencia varió de manera errática. Este resultado sugiere la existencia de un tamaño umbral de semillas a partir del cuál se modifica la naturaleza e intensidad de los factores que determinan la emergencia de plántulas.

En general, no encontramos evidencias que indiquen que cambios biofísicos de las semillas asociados a su masa, tales como forma, grosor de la testa o la relación superficie/volumen, afecten la probabilidad de emergencia de plántulas, particularmente bajo condiciones de elevada radiación lumínica. Solo la especie con las semillas de mayor masa exhibió menor emergencia en los claros. Se ha discutido que la probabilidad de germinación de semillas grandes disminuye en hábitats de elevada radiación lumínica (Foster, 1986). Sin embargo, la falta de un número mayor de especies con semillas grandes, no nos permite descartar la posibilidad de que nuestro resultado sea una respuesta particular de la especie en cuestión.

El hecho de que la emergencia de plántulas varió entre especies en el invernadero sugiere que factores intrínsecos a las semillas (p.ej., viabilidad) influyen en la emergencia de plántulas bajo condiciones naturales. Tal influencia, sin embargo, fue relativamente menor a la ejercida por factores extrínsecos a las semillas (factores ecológicos, presentes en el suelo de la

selva), como lo indican las siguientes evidencias. Primero, en el suelo de la selva todas las especies presentaron emergencia menores que en el invernadero. La magnitud de tal reducción no fue aleatoria con respecto al tamaño de la semilla. Esta reducción fue mayor en la especie con menor masa de semillas (40% en *Psychotria limonensis*) y menor en las especies de masa intermedia (20% en *P. papantlensis*) y grande (10% en *P. flava*). Segundo, en ausencia de granívoros y de litter la emergencia de plántulas varió en un grado mucho menor entre las especies que bajo el efecto de granívoros, litter o ambos factores. Tercero, el valor de emergencia de las especies estudiadas en el invernadero fue muy similar al encontrado en el campo en ausencia de granívoros y litter. Estas evidencias sugieren además, que el litter y los granívoros son factores ecológicos relevantes como determinantes de la transición semilla-plántula en nuestro sistema de estudio.

Efecto de granívoros

Nuestros resultados no apoyan la idea generalizada de que el riesgo de remoción aumenta con el tamaño de las semillas (Janzen, 1970). Un resultado particularmente inesperado en nuestro estudio fue que las especies con semillas de menor masa sufrieran un riesgo de remoción igual (como ocurrió en los claros) o mayor (como ocurrió en el bosque maduro) al de las especies con semillas más grandes. Este resultado no parece ser producto de artefactos metodológicos, ya que los cilindros metálicos que empleamos para retener a las semillas bajo lluvias fuertes funcionaron al 100% en todas las especies. Tampoco fue consecuencia de los tiempos que las semillas de las diferentes especies permanecieron expuestas a los granívoros ya que la tendencia se mantuvo aún considerando las tasas mensuales de remoción.

Una explicación a la menor remoción de semillas grandes es que éstas posean defensas más efectivas en contra de granívoros que las especies de semillas pequeñas. Sin embargo, no contamos con información para explorar esta idea. Otra explicación razonable es que las semillas de Psychotria fueron atacadas por granívoros que tienen limitaciones para remover semillas grandes. Nuestras observaciones de campo permiten ubicar a dos grupos importantes de granívoros en Psychotria: i) roedores y aves, vertebrados que removieron preferencialmente las semillas grandes de P. simiarum, P. flava y P. faxlucens y ii) hormigas, invertebrados que removieron sólo las semillas pequeñas de P. limonensis y P. graciliflora (H. Paz, obs. pers.). Otros estudios han mostrado que las hormigas son depredadores de semillas relativamente pequeñas (< 0.01 g) y que tienen limitaciones para remover semillas mucho mayores a su peso (Reader, 1993; Gross, 1984; Kaspari, 1996). Nuestros resultados sugieren que las hormigas fueron un factor más limitante para la emergencia de plántulas que los vertebrados, sobre todo en las especies con semillas pequeñas, donde registramos los mayores niveles de remoción de semillas.

Otro factor que afectó la selectividad de tamaños de semillas por parte del gremio de animales granívoros fué el hábitat. Comparativamente, en los claros las especies con semillas pequeñas fueron menos preferidas que en el bosque maduro, en tanto que lo contrario ocurrió con las semillas grandes. No sabemos sin embargo, si tales diferencias reflejan un cambio en los niveles de actividad de los grupos de animales, o bien de su abundancia relativa entre los claros y el bosque maduro. En otros estudios se ha discutido que la selectividad de los granívoros para remover semillas de diferentes tamaños puede cambiar con diversos factores, tales como el tipo de granívoro y el micro-hábitat (Abramsky 1983; Gross, 1984; Kelrik, 1986; Willson y Whelan, 1990), sin embargo, las evidencias son casi inexistentes.

Efecto del litter

Las plántulas provenientes de semillas grandes tuvieron mayor probabilidad de emerger bajo la cobertura del litter que las provenientes de semillas pequeñas, independientemente del hábitat. Otros estudios han encontrado tendencias similares, sin bien respuestas particulares de cada especie parecen también ser comunes (Facelli y Pickett, 1991; Eriksson, 1995). En nuestro estudio, la estrecha relación entre el peso fresco de la semilla y el peso seco de las plántulas ($r = 0.956, 6 \text{ gl}, p < 0.00001$) sugiere que las plántulas con mayor vigor, provenientes de semillas grandes, fueron capaces de vencer la barrera física que impone el sustrato. Una situación similar fue encontrada por Molofsky y Augspurger (1992) en Barro Colorado, Panamá. También se ha mostrado que el litter puede fotoinhibir (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1992) o termoinhibir (Burton y Bazzaz, 1991) la germinación de las semillas. Este no parece ocurrir en el presente caso ya que en el invernadero la probabilidad de emergencia de Psychotria no varió entre los fuertes contrastes de luz y temperatura a las que expusimos a las semillas.

Efecto combinado de granívoros y litter

Se ha encontrado que el efecto aislado del litter y los granívoros sobre la emergencia de plántulas puede modificarse cuando estos factores operan simultáneamente (Myster, 1994). Por ejemplo, Reader (1993) encontró que el efecto negativo que produjeron los granívoros fue anulado por el efecto positivo producido por el litter, en tanto que Myster,(1994) encontró que el efecto de insectos depredadores sobre la emergencia de las plántulas aumentó cuando las semillas fueron cubiertas por litter. En el presente estudio, sin embargo, no encontramos ninguna indicio de que estos factores hubiesen potenciado o anulado sus efectos al actuar en conjunto.

Estos factores operaron sumando sus efectos en una misma dirección en contra de las especies con semillas de menor masa. Al parecer las semillas que son cubiertas por litter experimentan un cambio en su probabilidad de emergencia debido a una barrera física, más sin embargo escapan a la probabilidad de ser removidas por animales.

Los cambios en la probabilidad de emergencia de las plántulas en relación con el tamaño de las semillas detectados en condiciones naturales, donde las semillas fueron expuestas a todos los factores de mortalidad, parece ser explicados por el efecto conjunto de el litter y los granívoros. El efecto positivo del tamaño de las semillas sobre la emergencia en el ámbito de semillas pequeñas detectado en general en el suelo de la selva, parece estar relacionado con una mayor intensidad de ambos factores en contra de las especies con semillas pequeñas, en ambos hábitats. Por otro lado, la ausencia de un efecto marcado en la emergencia dado un aumento en el tamaño de la semilla, encontrado en general en el ámbito de semillas grandes en el bosque maduro, puede ser explicado por un efecto reducido, tanto de granívoros como del litter sobre las especies con semillas grandes. Estos resultados sugieren que principalmente en el bosque maduro, un cierto tamaño de semillas permite a los individuos escapar al riesgo de mortalidad impuesto por diferentes factores ecológicos. Nuestros resultados no permiten sugerir, sin embargo, si dicho fenómeno ocurre también en los claros. En este hábitat una disminución importante en la probabilidad de emergencia en *P. faxlucens*, la especie con semilla más grande, estuvo relacionada a un aumento en el riesgo de remoción de las semillas.

En el presente estudio documentamos la existencia de factores de mortalidad como los granívoros que pueden operar sobre el tamaño de la semilla de manera diferencial entre los hábitats. Sin embargo, no detectamos evidencia de que los factores de mortalidad de semillas operando en conjunto, en condiciones naturales, favorezcan un proceso de selección de hábitat

entre las especies de acuerdo con el tamaño de sus semillas, como ha sido planteado para los factores de mortalidad que operan al nivel de las plántulas (ver Foster, 1986).

De manera interesante, la contribución relativa de cada factor como limitantes de la emergencia de plántulas, parece cambiar entre los hábitats. En el bosque maduro aunque ambos factores operaron en contra de semillas pequeñas, los granívoros tuvieron una mayor contribución neta que el litter, ya que la frecuencia de semillas enterradas por litter fue relativamente baja (18%). En cambio en los claros sólo el litter operó diferencialmente sobre los tamaños de semilla, y su efecto fué relativamente más importante que en los sitios maduros, debido a que en este hábitat ocurrió una alta prevalencia de semillas enterradas (39%).

Se ha propuesto que el tiempo a la germinación puede ser un elemento central mediando los efectos de diferentes factores de mortalidad sobre la emergencia de plántulas (Venable y Lawlor, 1980). En nuestro estudio detectamos una importante variación de la velocidad de emergencia de plántulas entre las especies, cuya reducida variación tanto en invernadero como en campo, sugieren respuestas particulares a cada especie tales como diferencias en la latencia endógena, y no una consecuencia del tamaño de la semilla. Esto puede sugerir que el tamaño de la semilla es una característica poco relevante determinando la emergencia de las plántulas en nuestras especies, en comparación con la velocidad de emergencia. Sin embargo, dos resultados previenen dicha conclusión. Por un lado, la tendencia obtenida para la intensidad del efecto de los animales removedores de semillas con respecto al tamaño de las mismas, no cambió al estandarizar la remoción total por el tiempo de emergencia. Por otro lado, la dirección del efecto neto debido al litter, sobre la emergencia de plántulas, no fue afectado por las diferencias en el tiempo de permanencia de semillas en el suelo. No se detectaron correlaciones

significativas entre la probabilidad de cobertura por litter y el tiempo a la emergencia de las plántulas.

CONCLUSIONES.

El tamaño de la semilla es una característica asociada a la probabilidad de emergencia de plántulas de Psychotria en condiciones naturales. Tanto en los claros como en el bosque maduro, las especies con semillas más pequeñas tuvieron menor oportunidad de emerger como plántula. Sin embargo, la probabilidad de emergencia de las especies no aumentó después de un cierto tamaño intermedio de semillas. Los animales granívoros, así como el litter son dos factores ecológicos que pueden explicar la variación interespecífica en el éxito de emergencia de plántulas. Ambos factores parecen limitar fuertemente la emergencia de las especies con semillas más pequeñas, en tanto que los removedores de semillas limitaron también la emergencia de las especies con semillas grandes principalmente en los claros. La importancia relativa de cada uno de estos factores como fuerza selectiva sobre el tamaño de semilla, varió entre los hábitats. Los animales fueron más importantes en el bosque maduro, en tanto que el litter fue más importante en los claros. El efecto conjunto de ambos factores, sin embargo, no se tradujo en diferencias importantes en los efectos del tamaño de la semilla entre los hábitats del bosque.

LITERATURA CITADA

- Abramsky, Z. 1983. Experiments on seed predation by rodents and ants in the Israeli Desert. *Oecologia*. 57: 328-332.
- Aitkin, M., D. Anderson, D. Francis y J. Hinde. 1989. *Statistical modelling in glim*. Clarendon Press, Oxford.
- Bongers, F. J., J. Popma, J. Meave del Castillo and J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio*. 74: 55-80.
- Burton, P. J. and F. A. Bazzaz. 1991. Tree seedling emergence on interactive temperature and moisture gradients and in patches of old-field vegetation. *American Journal of Botany* 78: 131-149.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Den Boer, P. J. and Gradwell, G. (editors). *Dynamics of populations*. Wageningen: PUDOC, pages: 290-312.
- Crawley, M. J. 1993. *Glim for ecologists*. Blackwell Scientific Publications. Cambridge, MA, USA.
- De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology* 72(3): 1066-1075.
- Eriksson, O. 1995. Seedling recruitment in deciduous forest herbs: the effects of litter, soil chemistry and seed bank. *Flora* 190: 65-70.
- Facelli, J. M. and S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57: 1-32.

- Foster, S. A., 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review* 52: 269-299.
- Gómez Pompa, A., C. Vázquez Yanes and S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: a non renewable resource. *Science* 177: 762-765.
- Gross, K. L. 1984. Effect of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72:369-387.
- Harper, J. L. P. H. Lovell and K. G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 327-356.
- Howe, H. F., E. W., Schupp, and L. C. Wesley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Janzen, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-529.
- Janzen, D. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2: 465-492.
- Jurado, E. and M. Westoby. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology* 80(3): 407-416.
- Kaspari, M. 1996. Worker size and seed size selection by harvester ants in a neotropical forest. *Oecologia* 105: 397-404.
- Kelrik, M. L., J. A. MacMahon, P. R. Parmenter and D. V. Sisson. 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: The relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68: 327-337.
- Leishman, M., M. Westoby and E. Jurado. 1995. Correlates of seed size variation: A comparison among five temperate floras. *Journal of Ecology* 83(3): 517-529.

- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224.
- Molofsky, J. and C. K. Augspurger. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest ecology. *Ecology* 73: 68-77.
- Peterson, C. and J. M. Facelli. 1992. Contrasting germination and seedling growth of Betula alleghaniensis and Rhus typhina subjected to various amounts and types of plant litter. *American Journal of Botany* 79: 1209-1216.
- Myster, W. R. 1994. Contrasting litter effects on old field tree germination and emergence. *Vegetatio* 114: 169-174.
- Reader, R. J. 1993. Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *Journal of Ecology* 81: 169-175.
- Rodríguez Velazquez, J. (1994). Efecto del mosaico de regeneración y la densidad sobre la remoción post-dispersión de las diásporas de la palma tropical Astrocaryum mexicanum Liebm. Thesis. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Samper, C. 1992. Natural disturbance and plant establishment in an andean cloud forest. Ph.D. thesis. Harvard University. Massachusetts, USA.
- SAS. 1994. SAS/STAT User's Guide, V. 6.08. SAS Institute, Inc., Cary, North Carolina, USA.
- Schupp, E. W. 1988a. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 525-530.
- Schupp, E. W. 1988b. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76:525-530
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University. Press, Oxford.

- Steel, R. G. D. and Torrie, J. H. 1980. Principles and procedures of statistics: a biometrical approach. McGraw-Hill, New York, USA.
- Steyermark, J. A. Flora of the Venezuelan Guyana: IV. Annals of Missouri Botanical Garden. 75: 311-351.
- Taylor, C. M. and D. H. Lorence. 1992. Notes on Psychotria subgenus Heteropsychotria Rubiaceae Psychotrieae in Mexico and Central America. Novon. 2: 259-266.
- Thompson, K., J. P. Grime and G. Mason. 1977. Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. Nature 267: 147-14.
- Vázquez Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincón, M. Sánchez-Coronado, P. Huante, J. R. Toledo, and V. L. Barradas. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: Effect on seed germination. Ecology 71: 1952-1958.
- Vázquez-Yanes, C. and A. Orozco-Segovia. 1992. Effects of litter from a tropical rain forest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. Tree Physiology 11: 391-400.
- Venable, D. L. and L. R. Lawlor. 1980. Delayed germination in desert annuals: escape in space and time. Oecologia 46: 272-282.
- Venable, D. L. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments
- Washitani, I. and S. Nishiyama. 1992. Effects of seed size and seedling emergence time on the fitness components of Ambrosia trifida Ambrosia artemisiaefolia-var elatior in competition with grass perennials. Plant Species Biology 7: 11-19.
- Westoby, M., E. Jurado and M. Leishman. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed

size. *Trends in Ecology and Evolution*. 7: 368-372.

Willson, M. F. and C. J. Whelan. 1990. Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos* 57: 191-198.

Fig. 1

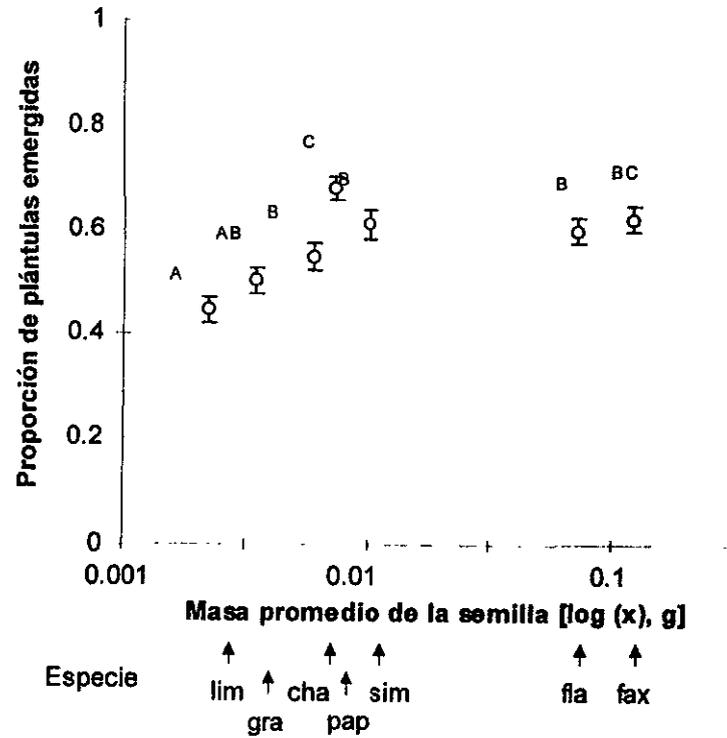


Fig. 1. Valores promedio (\pm error estándar) de la emergencia de plántulas en relación a la masa promedio de semilla por especie de *Psychotria*, en el experimento de campo, en Los Tuxtlas, México. Se presentan los valores promediando claros y bosque maduro. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (HSD Tukey, $P < 0.05$).

Fig. 2

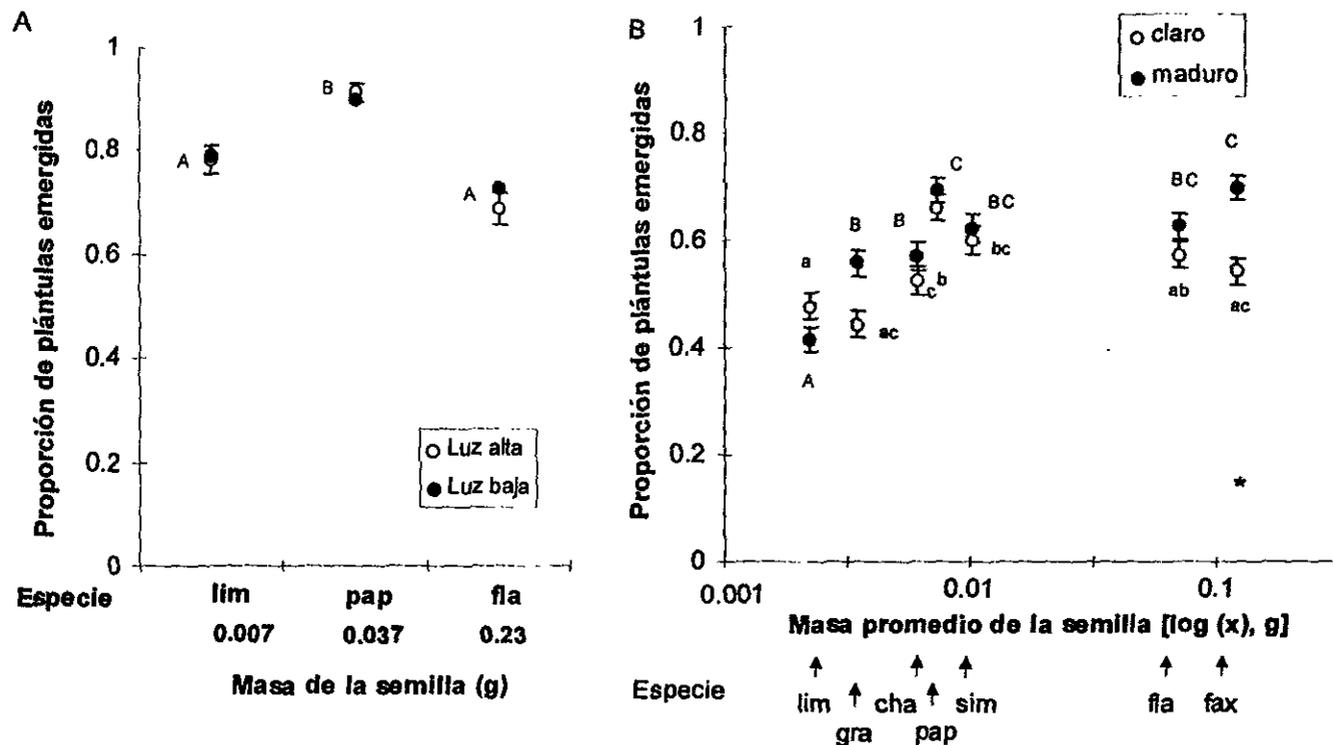


Fig. 2. Valores promedio (\pm error estándar) de la emergencia de plántulas en relación a la masa promedio de semilla por especie de *Psychotria*, en Los Tuxtlas, México. A) experimento de invernadero, B) experimento de campo - semillas expuestas a todos los factores de mortalidad en el bosque -. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies, dentro de cada hábitat (HSD Tukey, $P < 0.05$). Diferencias significativas entre los hábitats para cada especie (T tests, $P < 0.05$), se indican con *.

Fig. 3

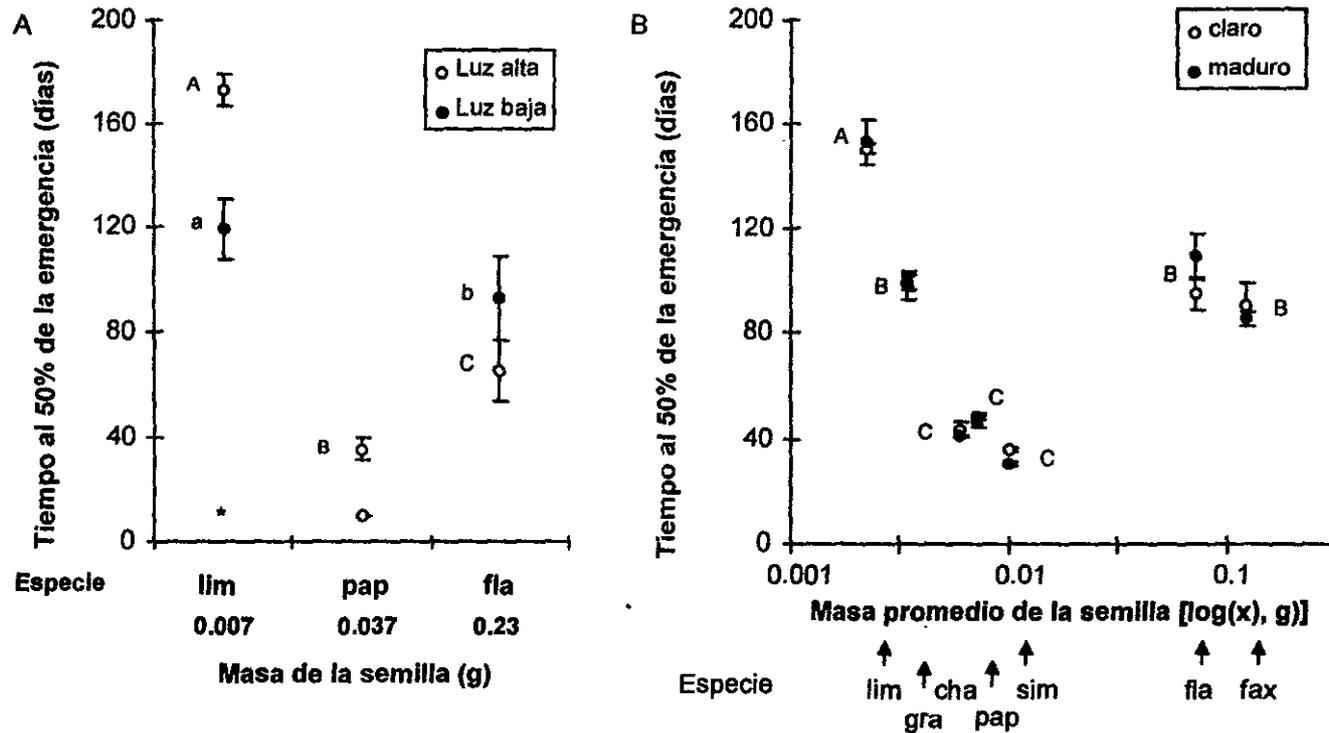


Fig. 3. Valores promedio (\pm error estándar) de la velocidad de emergencia de plántulas en relación a la masa promedio de semilla por especie de *Psychotria*, en Los Tuxtlas, México. A) experimento de invernadero, B) experimento de campo - semillas expuestas a todos los factores de mortalidad en el bosque -. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies, dentro de cada hábitat (HSD Tukey, $P < 0.05$). Diferencias significativas entre los hábitats para cada especie (T tests, $P < 0.05$), se indican con *.

Fig. 4

Proporción de plántulas emergidas

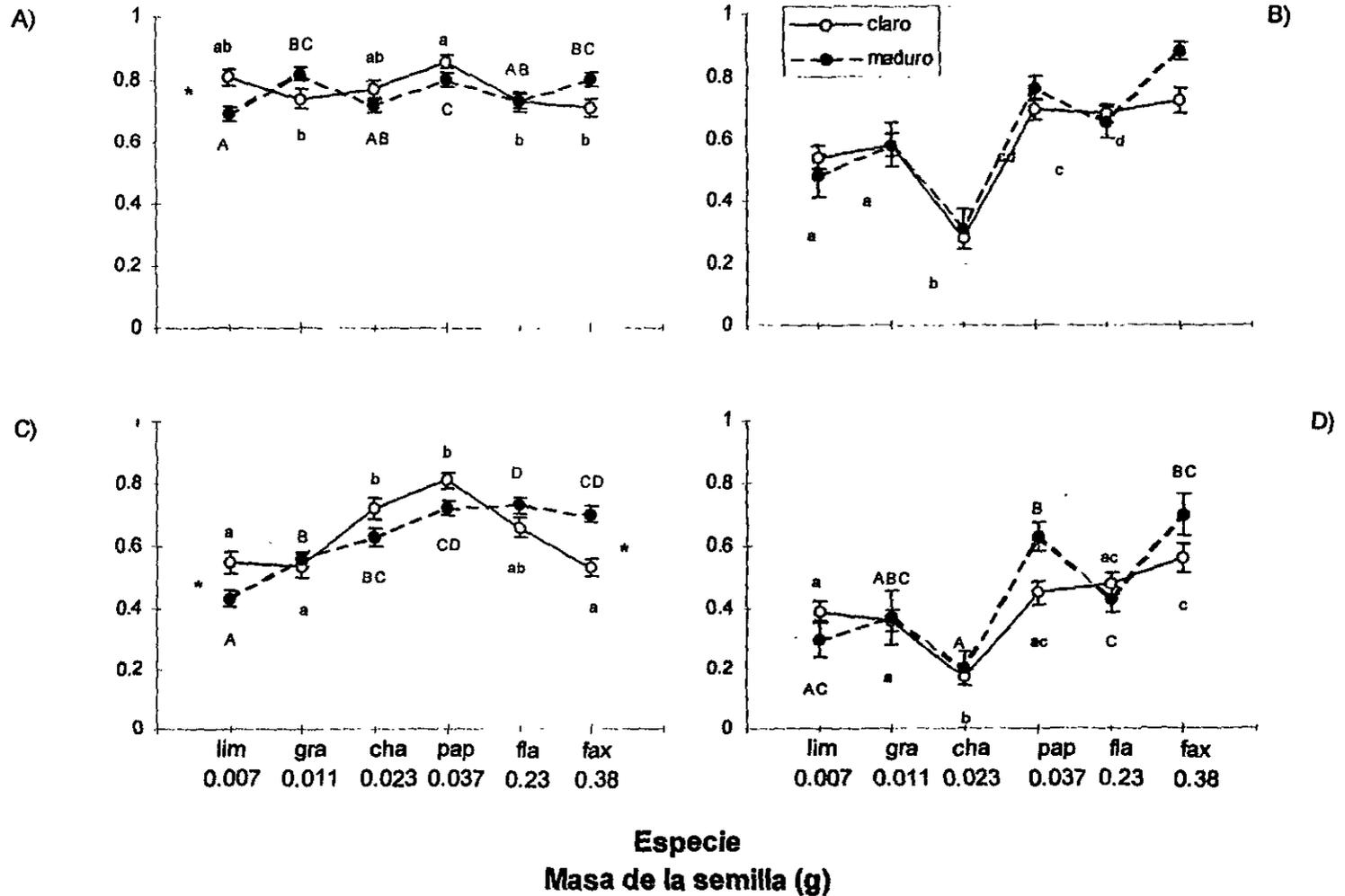


Fig 4. Valores promedio (\pm error estándar) de la emergencia de plántulas en relación a la masa de la semilla por especie, bajo diferentes tratamientos establecidos en el experimento de campo. A) exclusión de animales y no cobertura por hojarasca; B) exclusión de animales y cobertura por hojarasca; C) no exclusión de animales y no cobertura por hojarasca; d) no exclusión de animales y cobertura por hojarasca. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de t, corregidas por el método de Bonferroni ($P < 0.05$)).

Fig. 5

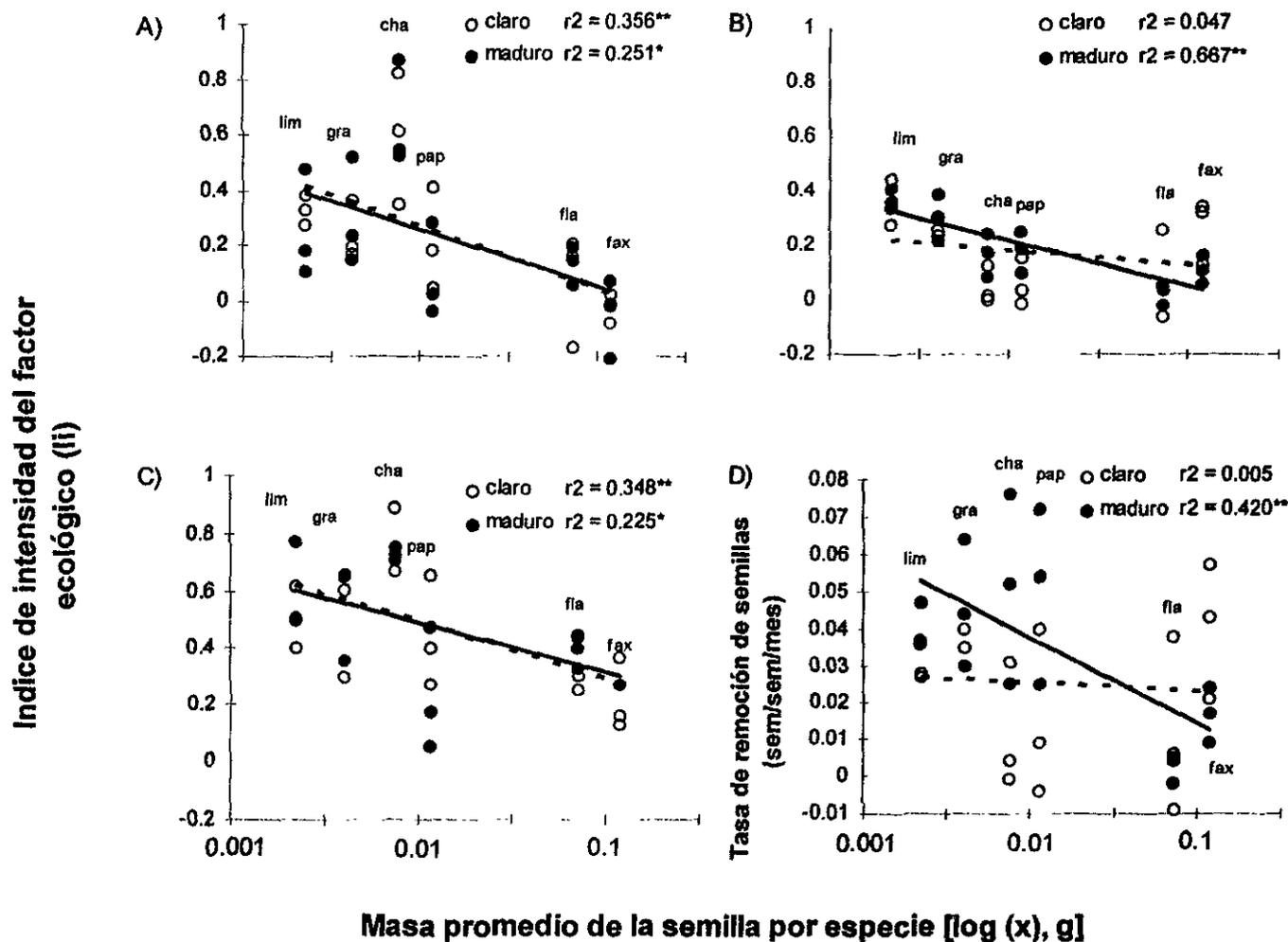


Fig 5. Intensidad del efecto de diferentes factores ecológicos sobre la emergencia de plántulas, en relación a la masa de la semilla por especie de *Psychotria*, en el experimento de campo, en Los Tuxtlas, México. A) Efecto de la hojarasca; B) efecto de animales removedores de semillas y C) efecto conjunto de A y B. El caso D) corresponde a un índice alternativo del efecto de los removedores de semillas; la tasa de remoción mensual de semillas. Las líneas representan regresiones lineales; líneas punteadas corresponden a los claros y líneas continuas corresponden al bosque maduro. Las regresiones significativas se indican: * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$.

Tabla 1. Modelo binomial logit para la emergencia de plántulas en invernadero (a) y en campo (b). En el invernadero las variables explicativas fueron: especie, ambiente lumínico, tratamiento de exclusión de animales y bloque. En el campo - semillas expuestas a condiciones naturales-las variables explicativas fueron: especie, hábitat y sitio.

a) <u>Invernadero</u>					b) <u>Campo</u>				
Fuente de variación	gl	Dev	P <	R²	Fuente de variación	gl	Dev	P <	R²
Bloque	2	1.58	0.454	0.01	Sitio (Si)	2	19.04	0.001	0.17
Especie (Es)	2	63.78	0.001	0.66	Especie (Es)	6	42.95	0.001	0.39
A. lumínico (Al)	1	0.369	0.54	0.00	Hábitat (Ha)	1	7.890	0.005	0.07
Sp*Al	2	0.957	0.62	0.01	Es*Ha	6	14.06	0.029	0.13
Residual	28	22.74	0.417		Residual	26	26.22		
Total	35	97.12			Total	41	109.9		
Cociente de verosimilitud	1.469								

Dev = devianza. El modelo para el caso del experimento de campo fué aplicado a datos corregidos para evitar sobredispersión (ver métodos).

Tabla 2. ANOVAS para la velocidad de emergencia en los experimentos de invernadero (a) y campo (b). En el invernadero los factores explicativos fueron: especie, ambiente lumínico, tratamiento de exclusión de animales y bloque (sólo *P. limonensis* and *P. flava* fueron incluídas). En el campo los factores explicativos fueron: especie, hábitat y sitio (siete especies fueron incluídas).

a) <u>Invernadero</u>					a) <u>Campo</u>				
Fuente de variación	gl	CM	F	P<	Fuente de variación	gl	CM	F	P <
Bloque (Bl)	2	256.9	1.04	0.383	Sitio (Si)	2	325.9	6.502	0.006
A. lumínico (Al)	1	1040	8.97	0.096	Hábitat (Ha)	1	10.88	24.17	0.039
Bl*Al	2	116.0			Si*Ha	2	0.450		
Especie (Es)	1	27135	109.91	0.001	Especie (Es)	6	10676	213.0	0.001
Es*Al	1	9923	40.19	0.001	Es*Ha	6	70.99	1.417	0.249
Error	16	246.8			Error	24	50.08		

Tabla 3. Modelos binomiales logit para la emergencia de plántulas sometidas a tratamientos de presencia de litter y granívoros en condiciones de campo: a) exclusión de animales y no litter (T1); b) exclusión de animales y litter (T2); c) no exclusión de animales y no litter (T3) and, d) no exclusión de animales y litter (T4). Los factores explicativos fueron: especies, hábitat y sitio.

Fuente de variación	<u>Tratamiento 1</u>				<u>Tratamiento 2</u>			
	gl	DEV	P <	R ²	gl	DEV	P <	R ²
Sitio (Si)	2	8.295	0.016	0.135	2	24.15	0.001	
Especie (Es)	5	19.78	0.002	0.32	5	70.56	0.001	0.57
Hábitat (Ha)	1	0.087	0.769	0.00	1	0.437	0.509	0.00
Es*Ha	5	10.70	0.058	0.174	5	3.499	0.624	0.00
Residual	22	23.10			22	23.10		
Total	35	61.39			35	123.8		
Fuente de variación	<u>Tratamiento 3</u>				<u>Tratamiento 4</u>			
	gl	DEV	P <	R ²	gl	DEV	P <	R ²
Sitio (Si)	2	5.197	0.075	0.08	2	6.05	0.049	0.08
Especie (Es)	5	28.05	0.001	0.43	5	38.37	0.001	0.53
Hábitat (Ha)	1	0.022	0.883	0.00	1	0.134	0.715	0.00
Es*Ha	5	11.62	0.041	0.18	5	4.176	0.525	0.06
Residual	22	22.10			20	20.31		
Total	32	65.99			33	72.89		

Nota: DEV = devianza.

Tabla 4.- ANCOVAS para el índice de intensidad de diferentes factores ecológicos actuando sobre la emergencia de plántulas (I(i), ver métodos), en relación a la masa promedio de semillas por especie y al hábitat. Para todos los factores ecológicos examinados los términos sitio y hábitat no fueron significativos. Para el caso de los animales se utilizaron dos variables de respuesta: el índice I(i) calculado con el efecto final, y la tasa de remoción mensual (TRM, ver métodos).

Factor ecológico	Source of Variation	gl	CM	F	P <
Litter	Ms	1	0.653	13.688	0.001
	Ms*Ha	1	0.001	0.024	0.88
	Error	28	1.336		
	Total	35	2.191		
Animales (efecto final)	Ms	1	0.166	11.504	0.003
	Ms*Ha	1	0.049	3.424	0.075
	Error	28	0.040		
	Total	35	0.66		
Animales (tasa de remoción)	Ms	1	0.0023	5.923	0.022
	Ms*Ha	1	0.0016	4.104	0.053
	Error	28	0.011		
	Total	35	0.0167		
Litter más Animales	Ms	1	0.4167	11.915	0.002
	Ms*Ha	1	0.0005	0.014	0.907
	Error	26	0.9093		
	Total	33	1.4733		

Ms = masa de la semilla; Ha = hábitat.

Litter más animales, asume el efecto de animales al final del experimento.

CAPÍTULO V.

**EFFECTOS DEL TAMAÑO DE LA SEMILLA SOBRE LA SOBREVIVENCIA Y EL
CRECIMIENTO DE LAS PLÁNTULAS EN HÁBITATS CONTRASTANTES EN LUZ: UN
ANÁLISIS DENTRO Y ENTRE OCHO ESPECIES DE PSYCHOTRIA.**

RESUMEN.

El presente estudio es una exploración experimental de los efectos del tamaño de la semilla sobre el desempeño de las plántulas en hábitats lumínicos contrastantes de la selva, desde la emergencia hasta el primer año de vida, en ocho especies de árboles de Psychotria. La aproximación experimental aborda la variación intra e interespecífica en el tamaño de las semillas, utilizando experimentos en invernadero y en condiciones naturales.

En el campo se siguió durante un año la demografía de plántulas provenientes de distintos tamaños de semillas así como de distintas especies, en claros naturales y sitios con dosel cerrado de la selva. Al interior de las especies, en general se detectó un efecto positivo del tamaño de la semilla sobre la sobrevivencia de las plántulas. Este efecto fué más importante en la sombra que en el sol, ocurriendo en seis de las siete especies bajo el dosel cerrado y, sólo en 2 especies bajo los claros. La biomasa inicial de las plántulas estuvo directamente relacionada con la biomasa de las semillas. Este efecto se observó aún después del primer año de vida en ambos hábitats, no obstante la varianza explicada por el tamaño de la semilla fué mayor en la sombra. Si bien las tasas de crecimiento fueron mayores en las semillas más pequeñas, esto no compensó en un año, las diferencias iniciales de tamaño de plántulas. Al nivel de las especies, el efecto positivo del tamaño de la semilla sobre la sobrevivencia de las plántulas se restringió sólo al rango de semillas relativamente pequeñas (menores a 0.032 g). Para especies con semillas más grandes, la sobrevivencia de las plántulas pareció depender de otras características propias de cada especie. En ambos hábitats, aún después de un año de crecimiento, las plántulas mantuvieron el orden de tamaños impuestos por la masa de la

semillas, no obstante, las elevadas tasas de crecimiento en especies con semillas pequeñas, tendieron a reducir las diferencias iniciales.

Plántulas recién emergidas de distintos tamaños de semillas y pertenecientes a cinco especies, fueron sometidas a condiciones controladas de luz, simulando la cantidad y calidad registradas en claros naturales y sitios con dosel cerrado. Bajo estas condiciones, la sobrevivencia de las plántulas dentro de las especies, tendió a aumentar con el tamaño de la semilla bajo la sombra, aunque no de manera significativa. Un efecto más importante del tamaño de la semilla sobre la sobrevivencia de plántulas, en campo que en invernadero, sugiere que en el campo otros factores además de la luz, operan como factores selectivos dentro de las poblaciones en contra de semillas pequeñas. Al igual que en el campo, los efectos del tamaño inicial de la semilla sobre la biomasa de las plántulas se detectaron aún después de un año, principalmente en la sombra.

Al nivel de las especies, en condiciones controladas de baja intensidad lumínica, la sobrevivencia de las plántulas aumentó de manera monótonica con el tamaño de las semillas en la sombra, pero no varió en el sol. Esto sugiere que la masa de la semilla puede afectar positivamente las respuestas fisiológicas de las plántulas que permiten la tolerancia a la sombra. Sin embargo, este efecto fisiológico del tamaño de la semilla no explicó la ausencia de una relación entre el tamaño de la semilla y la sobrevivencia de plántulas de especies con semillas grandes, detectada en el campo. Otras características propias de estas especies pudieron determinar de manera más importante la sobrevivencia de las plántulas.

INTRODUCCIÓN

Se ha propuesto que el tamaño de la semilla puede afectar de manera importante la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas durante las primeras fases de vida (Foster, 1986). Múltiples factores selectivos pueden operar sobre las plántulas que provienen de semillas con diferentes tamaños, tales como: la luz (Salisbury, 1974; Leishman y Westoby, 1994b), la fertilidad y disponibilidad de agua del suelo (Stock, Pate y Delfs, 1990; Leishman y Westoby, 1994a), los herbívoros (Careaga, 1990; Armstrong y Westoby, 1993), los patógenos (Augsburger y Kelly, 1984) y la caída de ramas (Clark y Clark, 1991).

La hipótesis más generalizada acerca la función ecológica del tamaño de la semilla, es el efecto positivo de semillas grandes sobre la sobrevivencia de las plántulas en ambientes limitantes en luz (Westoby et al., 1992). Múltiples estudios han encontrado evidencias a favor de dicha hipótesis, comparando diferentes especies en condiciones experimentales controladas (ver Westoby et al., 1992 para una revisión, y estudios más recientes; Saverimuttu y Westoby, 1996b; Grubb y Metcalfe, 1996). Sin embargo, la relevancia de tal función en condiciones naturales, donde todos los factores selectivos operan sobre el tamaño de la semilla, es casi inexistente (ver Gross, 1984; Martínez-Ramos, 1991; 1995). Estudios comparativos correlacionando el tamaño de semilla de las especies y los supuestos ambientes de establecimiento han sugerido una asociación entre semillas grandes y ambientes sombreados (Salisbury, 1974; Foster y Janson, 1985; Mazer, 1989; Hammond y Brown, 1995). Otros estudios que han tomando en cuenta los niveles de parentesco filogenético o categoría taxonómica, han mostrado que si bien semillas grandes favorecen la sobrevivencia de las plántulas en ambientes limitantes, esta asociación parece ser producto de divergencias poco recientes en los linajes (Kelly, 1995; Grubb y Metcalfe, 1996). Esto sugiere que la covariación actual entre el tamaño

de las semillas de las especies y los ambientes de establecimiento, puede no ser adaptativa. Las tendencias de covariación actual entre una característica y el ambiente sin embargo, pueden ser explicados también por presiones selectivas que han actuado de manera persistente en una misma dirección, manteniendo activamente los mismos caracteres en un ambiente común (i.e. efecto de la conservación del nicho; Harvey y Pagel, 1991; Westoby, Leishman y Lord, 1995a bc). En este contexto la exploración de factores selectivos que operan activamente sobre los tamaños de semilla tanto entre como al interior de las especies, puede ser un aspecto relevante. Sin embargo este tipo de información es aún muy escasa. Los únicos casos han sido estudiados en especies templadas; Gross, (1984) y Marshall (1996).

En el presente estudio se exploran los efectos del tamaño de las semillas sobre la sobrevivencia y el crecimiento de plántulas, para ocho especies del género Psychotria en una selva alta perennifolia. Se exploran los efectos de la variación del tamaño de la semilla tanto dentro como entre las especies sobre la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas en ambientes contrastantes en luz. Se controla el nivel de luz en invernadero, así como el ambiente regenerativo en campo; claro y bosque cerrado. Se exploran las siguientes preguntas:

- 1) ¿El tamaño de la semilla afecta la sobrevivencia y el crecimiento de la plántulas en condiciones controladas de baja disponibilidad de luz?
- 2) ¿El tamaño de la semilla afecta el desempeño de las plántulas de manera diferencial entre hábitats regenerativos del bosque con diferente disponibilidad de luz?
- 3) ¿Existe consistencia entre los efectos del tamaño de la semilla en condiciones controladas y el campo?
- 4) ¿Existe consistencia entre los efectos del tamaño de la semilla dentro y entre las especies?

MÉTODOS

Sitio de estudio y especies

El estudio se realizó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", sureste de México, de diciembre de 1992 a octubre de 1994.

Para este estudio, se seleccionaron ocho especies arbóreas del género *Psychotria*: *P. limonensis* K. Krause, *P. graciliflora* Benth, *P. chagrensis* Standley, *P. papantlensis* (Oersted) Hemsley, *P. flava* Oersted ex Standley, *P. faxlucens* Lorence and Dwyer, *P. simiarum* Standley y *P. veracruzensis* Lorence and Dwyer. Estas especies coexisten en el sotobosque de la selva, tienden a ocupar diferentes hábitats regenerativos en el bosque, determinados por la apertura del dosel, y difieren significativamente en el peso fresco promedio de las semillas abarcando un ámbito de variación entre 0.007 g (*P. limonensis*) y 0.38 g (*P. faxlucens*). Más detalles de las especies se pueden encontrar en (Paz, Mazer y Martínez-Ramos, 1997).

Experimento en campo.

Con el fin de evaluar los efectos del tamaño (masa) de las semillas sobre la sobrevivencia y el crecimiento de plántulas de *Psychotria*, tanto a la escala de variación intra como interespecífica, así como el efecto del hábitat regenerativo sobre el desempeño de plántulas, se efectuaron los siguientes procedimientos.

A partir de semillas con peso conocido, se crecieron plántulas de las diferentes especies en sitios representativos de dos hábitats de la selva: claros y bosque maduro. Se seleccionaron tres claros (sensu Brokaw, 1989) de un año de edad y con una proyección en la apertura del

dosel al nivel del suelo de aprox. 320 m². Para la condición de bosque maduro, se seleccionaron sitios de 320 m² con dosel cerrado y especies dominantes típicas del bosque maduro. El experimento incluyó tres pares de sitios claro-bosque maduro (llamados bloques) ubicados dentro de una misma ladera, con una orientación común y con una pendiente menor a 10 grados. La distancia máxima entre sitios de cada bloque fue de 80 m. Este experimento incluyó siete especies (el grupo mencionado anteriormente, excepto P. veracruzensis).

Se monitoreó durante un año la sobrevivencia de plántulas, desde el momento de la emergencia (cuando el epicotilo fue visible por encima del suelo) hasta un año de vida. La variación natural de tamaños de semilla existente dentro de cada especie se organizó en 4 categorías. Grupos de 70 semillas de cada categoría de cada especie fueron asignados aleatoriamente a los bloques y sitios experimentales. Con el fin de disminuir efectos de la heterogeneidad espacial dentro de cada sitio, dentro de cada sitio todos los tratamientos (especie x categoría de semilla) fueron aleatorizados entre sub-bloques (cuadros de 1.80m x 1m). Las semillas de todos los tratamientos fueron aleatorizadas en una matriz de posiciones la cual aseguró una distancia mínima de 20 cm entre cada par de plántulas.

Los números de plántulas emergidas y por tanto iniciales en nuestro estudio, variaron entre 390 y 658 por especie por categoría de tamaño de semilla por ambiente. Para cada especie, las plántulas emergidas de las diferentes categorías de tamaño se consideraron como coetáneas. Después de un año de vida, las plántulas sobrevivientes fueron cosechadas registrándose el peso seco total.

Experimentos en invernadero.

Se realizaron dos experimentos en invernadero con el fin de evaluar el efecto del tamaño de la semilla dentro y entre especies, sobre la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas, así como su interacción con el ambiente lumínico aislado de otros factores ecológicos.

Experimento I.

Este experimento incluyó cinco especies: Psychotria limonensis, P. veracruzensis, P. papantlensis, P. flava y P. faxlucens. Plántulas provenientes de dos categorías de masa de semilla; la mayor y la menor de aquellas utilizadas en el experimento de campo, se obtuvieron en una casa de sombra, en un sustrato de tierra de la selva esterilizada y saturado de agua. Plántulas de 5 a 7 días de edad (con cotiledones expandidos) se trasplantaron a macetas de plástico negro conteniendo un volumen de 3.5 litros de tierra libre de semillas de Psychotria y, proveniente de un sitio común de la selva. Estas unidades experimentales se introdujeron a tres condiciones de luz simulando los ambientes lumínicos existentes en claros y dosel cerrado: i) luz baja [PAR ($x \pm e.e$) = $4.1 \pm 0.6 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; temperatura máxima del aire (TM) = $26.1 \pm 0.4 \text{ }^\circ\text{C}$; cociente R/RL = 0.36 ± 0.04]; ii) luz intermedia [PAR ($x \pm e.e$) = $41.5 \pm 7.5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; temperatura máxima del aire (TM) = $30.6 \pm 1.4 \text{ }^\circ\text{C}$; cociente R/RL = 1.10 ± 0.17] y iii) luz alta (PAR = $117.3 \pm 7.5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2} \cdot\text{s}^{-1}$; TM = $33.4 \pm 1.0 \text{ }^\circ\text{C}$; R/RL = 1.20 ± 0.10). Estos valores se obtuvieron de tres marchas diurnas durante días no nublados al comienzo del experimento. Los valores de PAR representan medidas integradas del flujo de fotones durante 12 hrs usando un Datalogger LICOR, LI-100 y sensores de quantum Licor. El cociente rojo/

rojo lejano se registró usando un radiómetro SKYE-SKR 100, en tanto que las temperaturas se registraron con termómetros de bulbo de máximas y mínimas. Las medidas de luz registradas en luz alta y luz baja caen dentro de los rangos reportados para el sotobosque de claros naturales en Los Tuxtlas (Vázquez-Yanes et al. 1990).

Los tratamientos de luz alta e intermedia se establecieron en un invernadero construido con malla de nylon fuera de la selva. Para el tratamiento de luz alta se utilizaron encierros de 1 m³, cubiertos con una capa de malla de nylon translúcido (apertura de 9 mm²), y para el de luz intermedia encierros cubiertos con 3 capas de malla verde (apertura de 9 mm²). Debido a problemas logísticos al comienzo del experimento, para simular con mallas los valores de luz reportados en el sotobosque de sitios con dosel cerrado, el tratamiento de luz baja se estableció dentro de un sitio con dosel cerrado en la selva, mediante exclusiones con una capa de malla verde de 9 mm³, como las antes descritas. Se asignaron de manera aleatoria 5 a 10 plántulas de cada especie y categoría de tamaño de semilla a los bloques y tratamientos de luz, haciendo un total de 20 a 40 plántulas por especie por tamaño de semilla por tratamiento de luz. Las plántulas que murieron durante la primera semana fueron reemplazadas. Desde el comienzo hasta el final del experimento (un año después) cada tercer día se añadió agua a las macetas hasta obtener saturación del suelo. Al final del experimento las plántulas sobrevivientes fueron cosechadas, deshidratadas por 72 hrs a 70 °C, y posteriormente pesadas al 0.0001 g.

La separación física de los tratamientos introdujo un factor de confusión en el experimento. Para explorar si el efecto debido al sitio fue más importante que el tratamiento lumínico en las variables de respuesta, un año después se realizó un segundo experimento estableciendo los tratamientos de luz en un mismo invernadero fuera de la selva, y siguiendo los mismos procedimientos que en el primer experimento.

Experimento II.

Se utilizaron tres especies P. limonensis, P. papantlensis y P. flava, y las mismas categorías de tamaño de semilla que en el experimento I. Se establecieron dos tratamientos de luz: luz baja (PAR ($x \pm e.e$) = $13.1 \pm 2.33 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; temperatura máxima del aire (TM) = $28.1 \pm 0.5 \text{ }^\circ\text{C}$; cociente R/RL = 0.6 ± 0.05 ;) y luz alta (PAR = $105.7 \pm 9.33 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; TM = $32.7 \pm 1.2 \text{ }^\circ\text{C}$; R/RL = 1.23 ± 0.2), cuyos valores fueron medidos con el mismo protocolo que en el experimento I. El tratamiento de luz baja se estableció con dos encierros similares a los descritos en el experimento I, cubiertos con una capa de malla negra (4 mm² de apertura) y dos capas de malla verde de 9 mm² de apertura. El tratamiento de luz alta se estableció con dos encierros similares a los descritos para este tratamiento en el experimento I. Los valores de PAR obtenidos en luz alta fueron similares entre ambos experimentos, sin embargo, cabe señalar que los valores en luz baja fueron menores en el experimento I que en el II. Cinco plántulas por especie y categoría de tamaño de semilla se asignaron al azar a los bloques y tratamientos de luz, haciendo un total de 10 plántulas por especie por tamaño de semilla por tratamiento de luz. .

Análisis estadísticos.

Se detectó una fuerte similitud entre los experimentos de Invernadero I y II, en los efectos del tamaño de la semilla y del ambiente sobre todas las variables de respuesta. Esto permitió asumir que los efectos debidos al sitio físico en el experimento I fueron menos importantes con respecto a los efectos del tratamiento de luz. Por tanto, se exploró el efecto del

tratamiento lumínico y sus interacciones con el tamaño de la semilla, asumiendo un diseño sin factores de confusión, no obstante advirtiendo la limitada generalidad de las conclusiones.

Sobrevivencia de plántulas.

Se calculó la probabilidad de sobrevivencia de plántulas como la proporción de plántulas vivas al final de los experimentos (en adelante referida como sobrevivencia"). Debido a que la sobrevivencia es una variable binomial, esta se analizó utilizando modelos lineales generalizados con una función de ligamiento logit y un error binomial (McCullagh y Nelder, 1989).

En el caso del experimento de campo, para explorar el efecto intra e interespecífico del tamaño de la semilla, se utilizó un modelo de ANCOVA para cada caso, tomando el peso de la semilla como regresor y el hábitat como un factor categórico. En ambos casos la variable dependiente considerada fue la proporción de plántulas sobrevivientes por sitio (campo) o por bloque (invernadero) por ambiente.

En cada modelo, la significancia de cada término se evaluó utilizando los cambios en la devianza (aproximación a X^2) producidos al remover cada término del modelo (de acuerdo con Aitkin, 1989). En los casos en que fue necesario, la presencia de sobredispersión en los modelos se corrigió reescalando el modelo, usando como factor de escala el cociente de Pearson: devianza residual/ grados de libertad residuales (Crawley, 1993). En estos casos el estadístico de prueba de hipótesis utilizado fue F , como se indica en Crawley (1993). Todos los modelos logit en este estudio se realizaron con el paquete estadístico GLIM, 3.77 (Royal Statistical Society, 1986).

En el caso de los experimentos de invernadero la mortalidad de plántulas entre categorías de tamaño de semilla en condiciones de luz alta e intermedia fue nula o no mayor al 3%. Por esta razón no fue posible ajustar un modelo logístico. Se asumió entonces que la categoría de tamaño de la semilla no afectó la mortalidad de plántulas dentro de ninguna especie en condiciones de luz alta e intermedia. En la condición de luz baja la mortalidad fue severa y el efecto intraespecífico del tamaño de la semilla se probó utilizando análisis de contingencia para cada especie.

Para evaluar el efecto interespecífico del tamaño de la semilla sobre la sobrevivencia de plántulas en el experimento I de invernadero se utilizó un modelo de ANCOVA, como el descrito en el experimento de campo. Para el caso del experimento II, dada la comparación de sólo tres especies, se utilizó un análisis de devianza con error binomial y función de ligamiento logit, utilizando al ambiente y el tamaño de la semilla como factores categóricos.

Crecimiento de plántulas.

Para cuantificar el crecimiento individual de las plántulas se emplearon tres variables: : biomasa seca total (g), altura del eje aéreo principal (cm) y tasa relativa de crecimiento anual máxima: $\log(\text{biomasa final después de un año}/\text{biomasa semilla, g/g}\cdot\text{año})$, de acuerdo a Hunt (1978).

Experimento de campo. En el experimento de campo, para conocer los efectos intraespecíficos del tamaño de la semilla, el hábitat y de la interacción entre estos factores sobre la biomasa y la altura individuales, se utilizó un modelo de ANCOVA para cada especie y cada variable de respuesta. En este modelo la masa de la semilla se tomó como regresor y el

ambiente como factor categórico. Para todos los casos en los que el ANCOVA detectó algún efecto significativo de la masa de la semilla, como una exploración a posteriori, se realizaron regresiones para cada hábitat. Siguiendo una posición conservadora, se decidió tomar en cuenta como relaciones verdaderas, sólo a aquellas en las que se detectó una regresión individual significativa. Para algunas especies y variables (P. chagrensis y P. papantlensis, para biomasa, y P. chagrensis, P. papantlensis, P. simiarum y P. flava, para altura), no se logró estabilizar la varianza entre hábitats, aún después de diferentes transformaciones. En estos casos sólo se realizaron regresiones lineales para hábitat y los efectos del hábitat se exploraron a nivel cualitativo.

Para conocer la relación entre la masa de la semilla y la tasa de crecimiento relativo, se evaluó la presencia de regresiones lineales significativas para cada especie y hábitat. El efecto del hábitat sobre dicha relación se infirió a partir de la prueba de hipótesis de la interacción hábitat*masa de la semilla realizada para la biomasa. Esto fue así, debido a que la biomasa y la TRC se encuentran correlacionadas y diferencias entre hábitats en las pendientes de la relación entre biomasa/masa de la semilla implican también diferencias en pendientes en la relación TRC/masa de la semilla.

El efecto interespecífico del tamaño de la semilla y el hábitat sobre el crecimiento de plántulas en campo, se analizó con modelos de ANCOVA, considerando la masa promedio de semilla por especie como regresor y el hábitat como factor categórico. Dado que el tamaño de semilla fue un factor fijo expandido dentro de las unidades experimentales del hábitat (sitios: representando calros o bosque maduro), se utilizó un modelo de split-plot que permite probar cada término del modelo con los errores apropiados. El error para el hábitat fué la interacción bloque*hábitat, en tanto que el error para los términos tamaño de semilla y tamaño de

semilla*hábitat, fue el error residual, de acuerdo a Steel y Torrie (1986). Para evitar un problema de pseudoreplicación, el análisis se realizó tomando como variable de respuesta al promedio del crecimiento de las plántulas por sitio.

La relación entre la tasa relativa de crecimiento y el ambiente, se evaluó mediante regresiones lineales por hábitat. El cambio de esta relación entre hábitats se evaluó utilizando la prueba de hipótesis correspondiente a la interacción masa de la semilla*hábitat para la biomasa.

Experimentos de Invernadero. Debido a la fuerte heterogeneidad de varianzas entre los tratamientos de luz para todas las variables de respuesta (valores muy grandes en luz alta e intermedia y valores muy bajos en luz baja, aún después de la transformación logarítmica), se hizo un análisis por separado para cada tratamiento de luz. Como consecuencia, las interacciones con la luz se exploraron cualitativamente, comparando los efectos del tamaño de la semilla entre los tratamientos de luz.

En el experimento I, a nivel intra-específico se utilizó un ANOVA por cada variable de respuesta. Con el fin de evitar un número elevado de comparaciones múltiples derivado de la comparación del efecto de la masa de la semilla dentro de cada especie, se decidió probar la hipótesis de un efecto general del tamaño relativo de la semilla dentro de todas las especies, probando los términos: categoría de masa de semilla (Cat) y categoría de masa de semilla*Especie (Cat*Es). En el caso de la tasa relativa de crecimiento, sólo se probó el contraste asociado al efecto principal de la categoría de masa de semilla para cada condición de luz.

En el experimento II de invernadero, para todas las variables de respuesta se utilizó un análisis similar al antes descrito. Sin embargo, en este caso se probó también el efecto principal inter-específico del tamaño de la semilla (Es).

En todos los casos, el modelo de ANOVA utilizado fue un split-plot, donde la categoría de tamaño de semilla se consideró un factor fijo expandido dentro de la especie. El término de error utilizado para probar el efecto interespecífico del tamaño de la semilla (Es) fue la interacción bloque*especie, en tanto que los efectos a nivel intraespecífico: Cat y Cat*Es se probaron con el error residual del modelo, de acuerdo a Steel y Torrie (1986).

En el experimento I, el efecto inter-específico de la masa de la semilla sobre cada una de las variables de respuesta: biomasa, altura y tasa relativa de crecimiento, se probó con regresiones lineales para cada condición de luz.

Todos los modelos lineales con error normal se realizaron con el paquete estadístico SAS 6.12 (SAS Institute, 1997).

RESULTADOS.

Efectos del tamaño de la semilla al interior de las especies.

Sobrevivencia.

En la selva, la sobrevivencia de plántulas después de un año estuvo asociada positivamente con la masa de la semilla para seis de las siete especies estudiadas en al menos un hábitat (Tabla 1; Figura 1). En casi todas las especies los efectos significativos del tamaño de la semilla se restringieron al bosque cerrado, a excepción de P. limonensis y P. papantlensis.

En estas dos especies el tamaño de la semilla afectó positivamente la sobrevivencia de plántulas en ambos hábitats, con igual magnitud. Las pendientes asociadas a la masa de la semilla no difirieron entre hábitats (Tabla 1). En todos los casos, la proporción de la varianza asociada al tamaño de la semilla fué mayor en el bosque cerrado que en los claros (Figura 1).

Para ambos experimentos de invernadero en los tratamientos de luz alta e intermedia, la mortalidad fue menor al 3% por categoría de tamaño de semilla por especie. En contraste, en la condición de luz baja, los valores de mortalidad de las semillas pequeñas tendieron a ser más altos que aquellos de las semillas grandes en ambos experimentos. (Figura 2). Sin embargo, las diferencias entre tamaños de semilla fueron significativas sólo en el caso de P. limonensis ($X^2 = 7.9$; 1 gl.; $P < 0.005$) en el experimento I. Es posible que la ausencia de un efecto significativo general de la categoría de tamaño de semilla en la sobrevivencia en la sombra, se debió a un tamaño de muestra reducido.

Crecimiento.

La biomasa inicial de las plántulas estuvo directamente relacionada con la masa de las semillas al interior de las especies (Tabla 2).

En condiciones naturales de la selva, la biomasa final de las plántulas aumentó con el tamaño de la semilla en todas las especies estudiadas, en al menos un hábitat, excepto en P. simiarum en la cual no se detectaron efectos significativos (Tabla 3; Figura 3). Esta relación se encontró principalmente en el bosque maduro, sin embargo, en dos especies; P. limonensis y P. faxlucens, la biomasa aumentó con el tamaño de la semilla también en los claros (Tabla 3; Figura 3).

En general la altura de los individuos varió con el tamaño de la semilla de manera similar a la biomasa total, tanto para todas las especies como para todas las condiciones en campo e invernadero. Para evitar redundancia, se omitirá la presentación detallada de los resultados correspondientes a la variable altura.

La tasa relativa de crecimiento varió de manera negativa con el tamaño de la semilla en 5 especies en al menos un hábitat (Figura 4). Este efecto no fue más prevalente en alguno de los hábitats, encontrándose 3 casos en cada hábitat.

En condiciones de invernadero, la biomasa final de las plántulas cambió significativamente entre categorías de tamaño de semilla sólo en la condición de luz baja (Tablas 4 y 5; Figuras 5 y 6). En este ambiente, en general en todas las especies las plántulas provenientes de semillas más pesadas tuvieron mayor biomasa, aunque esta diferencia fue significativa sólo en dos de cinco especies analizadas: P. papantlensis y P. faxlucens para el experimento I, y sólo en dos de tres casos en el experimento II: P. papantlensis y P. flava (Figuras 5 y 6).

En ambos experimentos de invernadero se detectó que en condiciones de luz alta e intermedia, la tasa relativa de crecimiento fue mayor en plántulas provenientes de semillas menos pesadas, en general para todas las especies (en experimento I: i) luz alta: $F_{1,152} = 40.60$; $P < 0.0001$, ii) luz intermedia: $F_{1,164} = 14.14$; $P < 0.001$, Figura 5, y en experimento II: en luz alta: $F_{1,48} = 15.21$; $P < 0.003$, figura 6). En contraste, en la condición de luz baja este efecto cambió entre especies (en experimento I, luz baja: $F_{1,82} = 4.137$; $P < 0.005$, Figura 6 y, en experimento II, luz baja: $F_{1,41} = 3.321$; $P < 0.05$, Figura 6). En el experimento I, la tasa relativa de crecimiento fue significativamente mayor en semillas pequeñas sólo en dos de las cinco

especies; *P. limonensis* y *P. flava*, en tanto que en el experimento II esto ocurrió en una de las tres especies; *P. limonensis* (Figuras 5 y 6).

Efectos del tamaño de la semilla entre las especies.

Sobrevivencia.

La probabilidad de sobrevivencia de plántulas de *Psychotria* fue más alta en los claros que en la sombra bajo el dosel cerrado del bosque ($F_{1,38} = 14.43$; $P < 0.001$).

En la selva no se detectó una relación monotónica entre la masa de la semilla y la probabilidad de sobrevivencia. En ambos hábitats, se detectó una relación cuadrática donde las sobrevivencias máximas se alcanzaron hacia las especies con semillas de tamaño intermedio (Figura 7). El término cuadrático asociado a la masa de la semilla ($MS*MS$) fue significativo ($F_{1,36} = 14.18$; $P < 0.001$), en tanto que la interacción con el hábitat ($MS*MS*HAB$) no fue significativa ($F_{1,34} = 0.414$; $P < 0.531$). Una de las especies, *P. simiarum* no siguió la tendencia ya que presentó niveles de mortalidad mucho mayores que las demás especies (Figura 7).

En ambos experimentos de invernadero la mortalidad de plántulas fue casi nula ($< 3\%$) en las condiciones menos limitantes en luz; luz alta y luz intermedia, y claramente esta mortalidad no estuvo asociada al tamaño de las semillas (Figura 7). En contraste, en ambos experimentos en la condición de luz baja, la probabilidad de sobrevivencia aumentó hacia las especies con semillas más grandes (Figura 7). En el experimento I, el modelo de regresión logística indicó una interacción significativa entre la masa de la semilla y el tratamiento lumínico ($F = 11.07$; $gl = 2, 12$; $P < 0.004$), y sólo en el ambiente de luz baja se detectó una regresión significativa entre la masa de la semilla y la probabilidad de sobrevivencia (Figura 7). En el experimento II, en el tratamiento de luz baja, se detectó un efecto significativo de la

especie (tamaño de semilla) sobre la probabilidad de sobrevivencia (devianza (X^2) = 55.39; gl = 4; $P < 0.0001$). La especie con semilla más pequeña presentó la sobrevivencia más baja (figura 7).

Crecimiento.

Se detectó una relación positiva entre la masa de la semilla y la biomasa inicial de la plántula (coef. corr. pearson $r = 0.956$, 6gl., $P < 0.00001$).

Al nivel de las especies los efectos del tamaño de la semilla sobre las diferentes variables del crecimiento de plántulas, presentaron resultados similares entre el campo y el invernadero. Las plántulas provenientes de especies con semillas más pesadas tuvieron mayor biomasa en todos los hábitats o condiciones lumínicas (Tablas 5, y 6; Figuras 8, 9 y 10). Para la biomasa, las pendientes de esta relación fueron mayores en el bosque maduro y en el tratamiento de luz baja, siendo estas diferencias más importantes en el invernadero (Tablas 5 y 5; Figuras 8, 9 y 10). La tasa relativa de crecimiento presentó una relación con el tamaño de la semilla inversa a la encontrada para la biomasa. Las pendientes de esta relación fueron mayores en los claros y en los tratamientos de luz alta e intermedia, siendo éstas diferencias más importantes en el invernadero (Figuras 8, 9 y 10).

La altura de las plántulas varió con el tamaño de la semilla de manera similar a la biomasa total tanto en campo como en invernadero. No se presentan resultados detallados para esta variable con el fin de evitar redundancia.

DISCUSIÓN.

Efectos del tamaño de la semilla al interior de las especies.

Los resultados obtenidos tanto en condiciones controladas de luz, así como en el campo, apoyan la hipótesis de que dentro de las especies, las plántulas provenientes de semillas grandes tienen una mayor capacidad fisiológica para sobrevivir en ambientes con limitación severa en luz. Un efecto más importante del tamaño de la semilla en campo con respecto al invernadero, sugiere que en condiciones naturales de la selva otros factores de mortalidad, aparte de la luz, potencian las ventajas de semillas grandes. Por ejemplo, caída de ramas y objetos del dosel, y herbívoros. Algunos de estos factores pueden favorecer dentro de las poblaciones, plántulas provenientes de semillas grandes aún en hábitats sin limitación severa en luz, simplemente debido al mayor vigor de las mismas. La presencia de algunos efectos positivos del tamaño de la semilla detectados en los claros sugiere que dicho efecto pasivo del tamaño de las semillas puede afectar de manera importante la sobrevivencia de plántulas en el campo.

En general una semilla de Psychotria, con mayor peso (cotiledones más embrión), se transforma en una plántula con mayor biomasa y mayor altura, lo cual puede representar una ventaja inicial para sobrevivir y crecer bajo diferentes riesgos de mortalidad. Nuestros resultados, tanto dentro como entre las especies, indican que la ventaja potencial impuesta por semillas grandes puede manifestarse aún después de un año de crecimiento. De manera similar a la sobrevivencia, las ventajas de semillas grandes fueron más acentuadas en el campo que en el invernadero y mucho más importantes, pero no exclusivas del bosque maduro. Esto de

nuevo sugiere que otros factores ecológicos en la selva aparte de la luz, pudieron limitar en mayor medida el crecimiento de las plántulas pequeñas.

Efectos del tamaño de la semilla entre las especies.

La consistencia en el efecto positivo del tamaño de la semilla sobre la sobrevivencia de las plántulas en la sombra, detectada tanto dentro como entre las especies en el invernadero, sugiere la hipótesis de que el tamaño de la semilla está asociado con mecanismos fisiológicos de las plántulas que permiten una mayor sobrevivencia en condiciones limitantes en luz, independientemente de las especies. Esto es posiblemente el uso de las reservas de energía y nutrientes en el endospermo, o alternativamente, el efecto sobre otros aspectos de la fisiología de las plántulas, tales como las bajas tasas de crecimiento relativo. Nuestro análisis de los resultados finales del experimento, sin embargo, no permite hacer inferencias sobre el mecanismo implicado.

La ventaja fisiológica asociada a semillas grandes, no parece explicar una relación no monotónica entre la masa de la semilla y la sobrevivencia, encontrada en condiciones de campo, tanto en el bosque maduro como en los claros. En condiciones naturales otras características de las especies pueden determinar la sobrevivencia de las plántulas. Por una parte, la baja sobrevivencia de plántulas de especies con semillas pequeñas en ambos hábitats, puede ser consecuencia simplemente del reducido tamaño inicial de las mismas, es decir de un efecto pasivo del tamaño de la semilla. Por ejemplo, las plántulas con menor vigor, derivadas de semillas pequeñas, pueden resistir en menor grado el daño por caída de ramas y hojarasca.

Por otro lado, la baja probabilidad de sobrevivencia hacia las especies con los mayores tamaños de semillas en ambos hábitats, sugiere que en condiciones naturales otros factores de

mortalidad más importantes que la luz o los daños por agentes físicos, pueden operar en contra de plántulas provenientes de especies con semillas grandes. Por ejemplo, nuestras observaciones de campo indican una mortalidad desproporcionadamente alta de plántulas de especies con semilla grande (*P. flava* y *P. faxlucens*), causada por herbívoros ortópteros en ambos hábitats. El efecto positivo del tamaño de la semilla detectado al interior de estas dos especies, sugiere que la mayor susceptibilidad de muerte por herbívoros u otros agentes en dichas especies es producto de características particulares de las especies y no del tamaño de la semilla de las mismas. Por ejemplo contenidos químicos particulares para cada especie. La elevada mortalidad encontrada en *P. simiarum*, sin embargo, no parece ser explicada por este factor.

Relevancia del tamaño de la semilla en el éxito de establecimiento de plántulas entre diferentes ambientes regenerativos de la selva.

Los resultados aquí presentados indican que el tamaño de la semilla es una característica de historia de vida que afecta la adecuación de las plántulas en las poblaciones naturales. El tamaño de la semilla afecta la adecuación por dos vías: i) aumenta la tolerancia fisiológica de las plántulas a la limitación en luz y por tanto la sobrevivencia, y ii) afecta el tamaño inicial de las plántulas, y por tanto la probabilidad futura de sobrevivencia y crecimiento. Estos resultados sugieren que existe el potencial de procesos de selección fenotípica en las poblaciones naturales que favorecen semillas relativamente grandes principalmente en ambientes limitantes en luz. Sin embargo, este papel del tamaño de las semillas al interior de las especies no parece traducirse en un éxito diferencial de las especies determinado por el tamaño de sus semillas. Las evidencias presentadas no sugieren la hipótesis

de factores ecológicos que favorezcan especies con tamaños de semillas diferentes entre hábitats naturales con disponibilidad de luz contrastante. Alternativamente, el efecto positivo del tamaño de la semilla acotado a un rango de especies con semillas relativamente pequeñas, sugiere que después de una cierta masa (0.32 g), un mismo éxito en el establecimiento de las plántulas en el bosque puede ser alcanzado con tamaños de semilla muy diferentes.

La relevancia ecológica del tamaño de la semilla como una característica que determina el éxito de establecimiento de las plántulas ha sido cuestionada debido a la pronta desaparición de los efectos atribuibles al tamaño de la semilla (ver Westoby, 1992 para una revisión; Saverimuttu y Westoby, 1996). En este estudio se discuten tres aspectos que sugieren una reconsideración del efecto potencial del tamaño de la semilla en el establecimiento en ambientes heterogéneos.

Las altas tasas de crecimiento asociadas a semillas pequeñas en condiciones no limitantes de luz, han llevado a la predicción de que las diferencias en el tamaño de plántulas pueden desaparecer e incluso revertirse en semanas (p. ejem. Grime y Jeffrey, 1965). Esta predicción ha sido extendida a hábitats de sombra aún cuando los trabajos experimentales en dicha condición son escasos (pero ver Leishmann y Westoby, 1994b). En este estudio se muestra evidencia experimental en invernadero y campo, de que en condiciones lumínicas cercanas al punto de compensación, como los del bosque cerrado en la selva, la limitación severa al crecimiento puede resultar en el mantenimiento de los efectos iniciales del tamaño de la semilla aún por un año. En particular para las selvas, la memoria de dicho efecto en el bosque cerrado puede ser aún más longeva si se considera que las plántulas de muchas especies se mantienen por varios años con crecimiento casi nulo (Hubell y Foster, 1986; Martínez-Ramos, 1994).

Las reservas maternas contenidas en las semillas pueden servir para mantener un balance positivo de carbono en las plántulas bajo condiciones de limitación lumínica severa, sin embargo son agotables en períodos cortos de tiempo o bien su contribución fisiológica es desplazada conforme la plántula crece (Saverimuttu y Westoby, 1996). Estudios recientes han sugerido que la sobrevivencia de las plántulas en condiciones de sombra severa puede deberse no sólo a el uso de reservas metabólicas cotiledonarias, sino a un complejo de factores morfológicos y fisiológicos que resultan en una economía de carbono de bajo costo y una de sus características centrales es una baja tasa relativa de crecimiento (Kitayima, 1994; Chapin et al., 1993 y Saverimuttu y Westoby, 1996). Estos mecanismos pueden facilitar la explicación de una mayor sobrevivencia en la sombra de aquellas plántulas con menor tasa de crecimiento, incluso por un año, como en el caso de *Psychotria*. Dado el escaso crecimiento en hábitats como el bosque cerrado, el estado fisiológico y morfológico inicial en plántulas podría prolongarse por períodos largos de tiempo, y por tanto el efecto inicial del tamaño de la semilla.

En ambientes heterogéneos donde los hábitats no limitantes en luz ocurren en pulsos impredecibles para las plantas, como es el caso de la matriz de bosque con dosel cerrado y los claros ocasionales de la selva, el tiempo de permanencia de las plántulas en condiciones de sombra aumenta la probabilidad de reclutamiento (Hubell y Foster, 1986; Martínez-Ramos, 1994). La relevancia de las características que permiten mayor permanencia puede ser crítica en la medida en que los períodos de permanencia se acerquen al tiempo de retorno del ambiente favorable. En el caso de los Tuxtlas por ejemplo, el tiempo que pasa para que ocurra un nuevo claro en cualquier punto del bosque es aproximadamente 20 años (Martínez-Ramos, 1994). Se ha documentado que las plántulas pueden permanecer en el bosque cerrado por períodos cercanos a 5 años, sin embargo no se tiene ninguna evidencia de si los efectos del tamaño de la semilla

aún determinan la composición de individuos y especies sobrevivientes en los bancos de plántulas.

CONCLUSIONES.

Nuestros resultados sugieren la existencia de factores ecológicos que favorecen de manera activa, dentro de las especies, a aquellas plántulas provenientes de semillas grandes en el ambiente sombreado del bosque maduro. La consistencia dentro y entre especies de los efectos del tamaño de la semilla en la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas en condiciones lumínicas controladas, indica la existencia de efectos fisiológicos independientes de los taxa. Tales efectos sugieren que el tamaño de la semilla puede limitar el hábitat regenerativo de las especies en el bosque. Sin embargo, en condiciones naturales la presencia de otros factores ecológicos aparte de la luz, tales como los herbívoros parecen operar en contra de especies con semillas grandes, limitando su ventaja potencial en ambos hábitats.

Literatura Citada

- Aitkin, M., D. Anderson, D. Francis y J. Hinde. 1989. *Statistical modelling in glim*. Clarendon Press, Oxford.
- Armstrong, D. P. y M. Westoby. 1993. Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* 74: 1092-1100.
- Augsburger, C. K y C. K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- Brokaw, N. V. L. y S. M. Scheiner. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70: 538-541.
- Careaga, S. 1989. Efecto de la variación en el tamaño de las semillas sobre el desempeño de plántulas de especies tropicales. Tesis, UNAM, México
- Chapin, F. S., K. Autumn y F. Pugnaire. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* 142 (suppl): 78-92.
- Clark, D. B. y D. A. Clark. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 79: 447- 457.
- Crawley, M. J. 1993. *Glim for ecologists*. Blackwell Scientific Publications. Cambridge, MA, USA.
- Foster, S. A. y C. H. Janson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review* 52: 269-299.

- Glim. 1985. Glim ver. 3.77. Royal Statistical Society. London.
- Grime, J. P. y D. W. Jeffrey. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology* 53: 621-642.
- Gross, K. L. 1984. Effect of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72:369-387.
- Grubb, P. J. y D. J. Metcalfe. 1996. Adaptation and inertia in the Australian tropical lowland rain-forest flora: contradictory trends in intergeneric and intrageneric comparisons of seed size in relation to light demand. *Functional Ecology* 10: 5122-520.
- Hammond, D. S. y V. K. Brown. 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology*, 76: 2544- 2561.
- Harvey, P. H. y M. D. Pagel. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hubell, S. P. y R. B. Foster. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a tropical forest. In: M. Crawley (ed). *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp 77-96.
- Hunt, R. (1978). *Plant growth analysis*. Arnold, London.
- Janzen, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-529.
- Kelly, C. K. 1995. Seed size in tropical trees: a comparative study of factors affecting seed size in Peruvian angiosperms. *Oecologia* 102: 377-388.
- Kitayima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.

- Leishman, M. R. y M. Westoby. 1994a. The role of large seeds in seedling establishment in dry soil conditions: evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology* 82: 249-258.
- Leishman, M. R. y M. Westoby. 1994b. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology* 8: 205-214.
- Mazer, S. J. 1989. Ecological, Taxonomic and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms. *Ecological Monographs* 59: 153-175.
- Martínez-Ramos, M. 1991. Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda neotropical. Tesis doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México, 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.
- McCullagh, P. y J. A. Nelder. 1989. *Generalized linear models*. 2a ed. Chapman and Hall, London.
- Metcalf, D. J. y P. J. Gubb. 1995. Seed mass and light requirements for regeneration in Southeast Asian rain forest. *Canadian Journal of Botany* 73: 817-826.
- Salisbury, S. E. 1974. Seed size and mass in relation to environment. *Proceedings of the Royal Society of London*. B186: 83:88.
- SAS. 1994. *SAS/STAT User's Guide*, V. 6.08. SAS Institute, Inc., Cary, North Carolina, USA.
- Saverimuttu, T. y M. Westoby. 1996a. Components of variation in seedling potential relative growth rate: phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* 105: 281-285.
- Saverimuttu, T. y M. Westoby. 1996b. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *Journal of Ecology* 84: 681-689.

- Steel, R. G. D. y J. H. Torrie, 1980. Principles and procedures of statistics: a biometrical approach. McGraw-Hill, New York, USA.
- Stock, W. D., J. S. Pate y J. Delfs. 1990. Influence of seed size and quality on seedling development under low nutrient conditions in five Australian and South African members of the Proteaceae. *Journal of Ecology* 78: 1005-1020.
- Vázquez Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincón, M. Sánchez-Coronado, P. Huante, J. R. Toledo, y V. L. Barradas. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: Effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.
- Westoby, M., E. Jurado y M. Leishman. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology and Evolution*. 7: 368-372.
- Westoby, M. M. R. Leishman y J. M. Lord. 1995a. 'On missinterpreting the phylogenetic correction'. *Journal of Ecology* 83: 531-534.
- Westoby, M., M. R. Leishman y J. M. Lord. 1995b. Further remarks on 'phylogenetic correction'. *Journal of Ecology* 83: 727-730.
- Westoby, M. M. R. Leishman y J. M. Lord. 1995c. Issues of interpretation after relating comparative datasets to phylogeny. *Journal of Ecology* 83: 892-893.

Tabla 1. Regresiones logísticas de la probabilidad de sobrevivencia de plántulas a un año de edad, con respecto al tamaño de la semilla dentro de diferentes especies de *Psychotria* en el experimento de campo. Los factores explicativos fueron: el bloque y el hábitat. El regresor fue la masa de la semilla en escala logarítmica. En esta tabla se presentan sólo los términos de interés: masa de la semilla y masa de la semilla*hábitat. Se presentan también la devianza residual y su significancia.

Especies	Masa de la semilla (Ms)		Ms*Hábitat		Residual	
	Devianza	P<	Devianza	P<	Devianza	P<
<i>P. limonensis</i>	3.981	0.046	0.938	0.33	16.39	0.566
<i>P. graciliflora</i>	5.534	0.019	3.889	0.049	24.06	0.154
<i>P. chagrensis</i>	2.127	0.145	5.569	0.019	17.21	0.509
<i>P. papantlensis</i>	12.79	0.001	1.452	0.229	27.97	0.074
<i>P. simiarum</i>	0.001	0.975	0.068	0.795	42.17	0.002
<i>P. flava</i>	5.978	0.015	5.441	0.020	18.23	0.441
<i>P. faxlucens</i>	8.598	0.004	12.65	0.001	26.61	0.087

d.f.: Ms = 1; Ms*Hábitat = 1; Residual = 18. El número total de semillas para cada especie varió entre 700 y 840.

Tabla 2. Masa seca de la semilla y masa seca de las plántulas a los 5 días de la emergencia. Se presentan los valores promedio de masa para las categorías mayor y menor de tamaño de semilla dentro de cada especie, así como los intervalos de confianza al 95% de la biomasa de plántulas. El número de plántulas por categoría de tamaño de semilla fue 12.

Especie	Categoría de masa de la semilla (g)	Intervalo de confianza (95%) de la masa de la plántula (g)
<i>P. limonensis</i>	1 (0.003)	0.0041 - 0.0048
	4 (0.007)	0.0062 - 0.0070
<i>P. veracruzensis</i>	1 (0.011)	0.0057 - 0.0067
	4 (0.022)	0.0069 - 0.0080
<i>P. papantlensis</i>	1 (0.017)	0.0085 - 0.0099
	4 (0.029)	0.0116 - 0.0126
<i>P. flava</i>	1 (0.090)	0.0243 - 0.0333
	4 (0.164)	0.0432 - 0.0528
<i>P. faxlucens</i>	1 (0.168)	0.0416 - 0.0526
	4 (0.351)	0.0863 - 0.1012

Tabla 3. ANCOVAS de la biomasa de plántulas al primer año de vida, en relación a la masa de la semilla dentro de las especies (regresor) y al hábitat (factor categórico), en el experimento de campo. Un modelo para cada especie incluyó los términos: bloque; hábitat; bloque*hábitat; masa de la semilla y, masa de la semilla*hábitat. En esta tabla sólo se presentan los términos de interés: masa de la semilla y masa de la semilla*hábitat. Cada dato representa el valor individual promedio de crecimiento en cada sitio. Para algunas especies no se realizaron ANCOVAS, sin embargo análisis alternativos se presentan en las gráficas (Figs. 3, 4 y 5).

Especies	Masa de la semilla (Ms)			Ms*Hábitat		
	CM	F	P<	CM	F	P<
<i>P. limonensis</i>	2.686	7.513	0.015	0.259	0.724	0.407
<i>P. graciliflora</i>	0.269	2.482	0.135	0.448	4.137	0.060
<i>P. simiarum</i>	0.081	0.416	0.53	.0267	0.138	0.716
<i>P. flava</i>	0.078	0.761	0.396	0.162	1.585	0.226
<i>P. faxlucens</i>	1.773	32.74	0.001	0.026	0.48	0.49

gl: Ms = 1; Ms*Hábitat = 2; Residual = 14 (excepto *P. simiarum*, Residual = 11). En cada modelo, los términos: Ms y Ms*Hábitat se probaron utilizando el error residual.

Tabla 4. Análisis de varianza de la biomasa de plántulas en relación al tamaño de la semilla dentro de las especies, en diferentes condiciones de luz, en el experimento I de invernadero. Se utilizó un modelo por cada condición de luz, incluyendo los términos: bloque (Bl), especie (Es), categoría de tamaño de semilla dentro de las especies (Cat) y Es*Cat. Sin embargo sólo se presentan los términos asociados al nivel intraespecífico: Cat y Cat*Es. Cada dato representa un individuo (ver métodos).

Fuente de variación	Luz alta			Luz intermedia			Luz baja		
	CM	F	P<	CM	F	P<	CM	F	P<
Bl	0.063	0.992	0.399	0.274	2.342	0.076	0.018	0.584	0.628
Cat	0.044	0.690	0.408	0.147	1.263	0.263	0.340	10.81	0.002
Cat*Es	0.087	1.369	0.248	0.015	0.129	0.972	0.127	4.037	0.005
Residual	0.064			0.117			0.031		

gl: Bl = 3; Cat = 1; Cat*Es = 4, Residual: 152 (Luz alta); 164 (Luz intermedia) y 82 (Luz baja). En cada modelo todos los términos presentados se probaron utilizando el error residual.

Tabla 5. Análisis de varianza de la biomasa de plántulas en relación al tamaño de la semilla dentro y entre las especies en diferentes condiciones de luz en el experimento II de invernadero. Cada dato representa un individuo (ver métodos).

Especies	<u>Luz alta</u>			<u>Luz baja</u>		
	CM	F	P<	CM	F	P<
Bl	0.183	2.320	0.134	0.000	0.000	0.984
Es	1.265	9.111	0.099	5.987	2965	0.001
Bl*Es	0.139			0.002		
Cat	0.002	0.033	0.873	0.354	19.88	0.001
Cat*Es	0.071	0.903	0.416	0.037	2.092	0.138
Residual	0.079			0.018		

Bl = bloque; Es = especie; Cat = categoría de masa de semilla. gl: Bl = 1; Es = 2; Bl*Es = 2; Cat = 1; Cat*Es = 2; Residual: 48 (Luz alta) y 41 (Luz baja). El término Especie fue probado utilizando como error el término Bl*Es. Los demás términos fueron probados usando el error residual.

Tabla 6. ANCOVA de la biomasa de plántulas al primer año de vida, en relación a la masa promedio de la semilla por especie (regresor), y al hábitat (factor categórico) en el experimento de campo. Cada dato representa el valor individual promedio de crecimiento por especie en cada sitio. N = 41.

Fuente de variación	CM	F	P<
(Bl)	0.142	0.041	0.960
(Ha)	77.50	9.063	0.095*
Bl*Ha	8.551		
(Ms)	148.5	42.89	0.001
Ms*Ha	10.52	3.040	0.091*
Residual	3.462		

Bl = bloque; Ha = hábitat; Ms = masa de la semilla. gl: Bl = 2; Ha = 1; Ms = 1; Bl*Ha = 2; Ms*Ha = 1; Residual = 33. El término Ha se probó utilizando como error el término Bl*Ha. Los demás términos fueron probados utilizando el error residual. * indican valores de P marginales ($P < 0.1$).

Tabla 7. ANCOVA de la biomasa de plántulas al primer año de vida, en relación a la masa de la semilla promedio por especie y al tratamiento de luz, en el experimento de invernadero I. Cada dato representa el valor individual promedio de crecimiento por especie en cada bloque. N = 60 (ver detalles en métodos).

Fuente de variación	CM	F	P<
Bl	0.039	2.053	0.119
Tl	5.115	138.2	0.001
Bl*Tl	0.037		
Ms	5.252	276.7	0.000
Ms*Tl	0.276	14.51	0.000
Residual	0.019		

Bl = bloque; Ms = masa de la semilla; Tl = tratamiento de luz. gl: Bl = 3; Ms = 1; Tl = 2; Ms*Tl = 2; Residual = 45. El término Tl se probó utilizando como error el término Bl*Tl. Los demás términos fueron probados utilizando el error residual.

Fig. 1

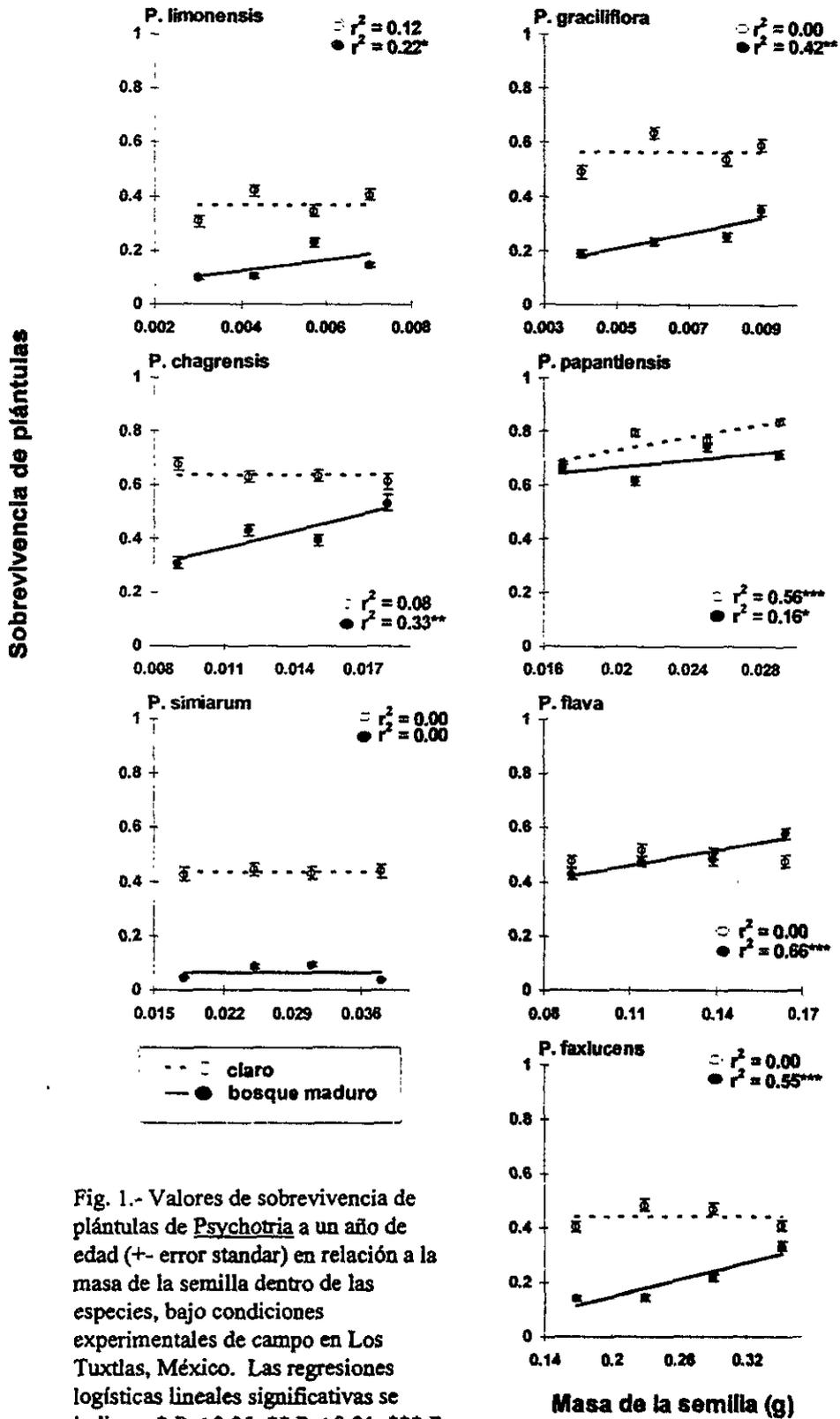


Fig. 1.- Valores de sobrevivencia de plántulas de *Psychotria* a un año de edad (+ error standar) en relación a la masa de la semilla dentro de las especies, bajo condiciones experimentales de campo en Los Tuxtlas, México. Las regresiones logísticas lineales significativas se indican: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. Líneas horizontales indican el valor promedio para todo el rango de masa de semillas.

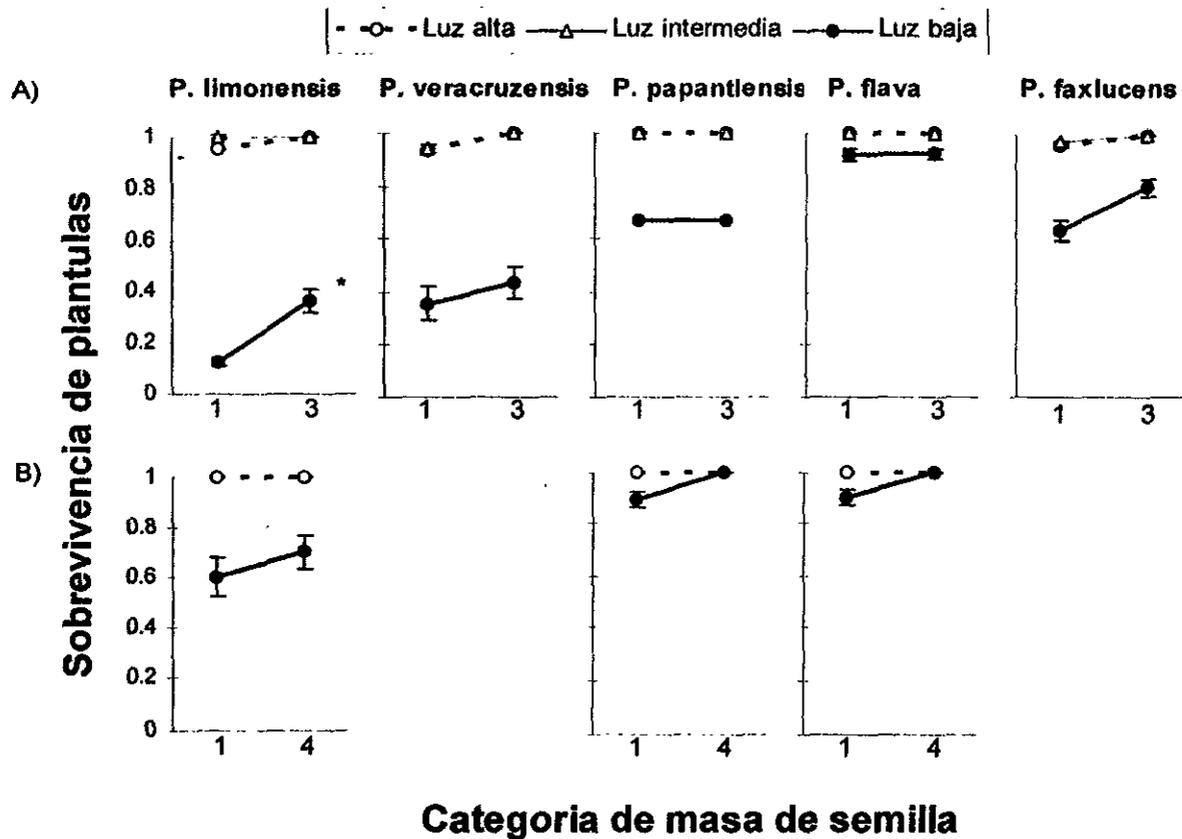


Fig. 2.- Sobrevivencia de plántulas de *Psychotria* a un año de edad en relación a la masa de la semilla dentro de las especies, bajo condiciones experimentales de invernadero en Los Tuxtlas, México. A) corresponde al experimento I y B) al experimento II. Las categorías de semilla corresponden a la mínima y máxima de aquellas utilizadas en el experimento de campo. Las diferencias significativas entre categorías de tamaño de semilla para cada especie y nivel de luz (X^2 , $P < 0.01$) se señalan con *.

Fig. 3

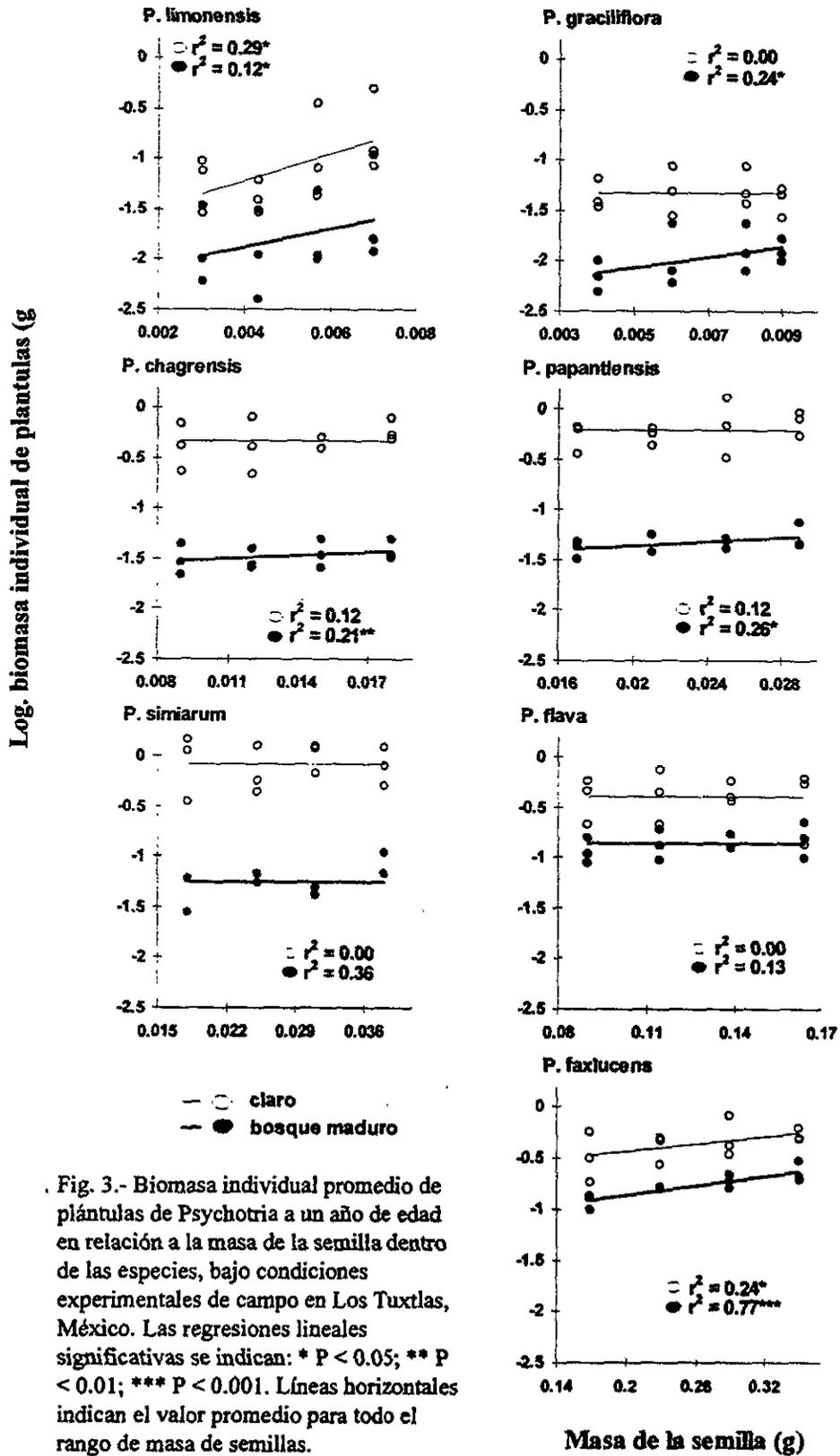


Fig. 3.- Biomasa individual promedio de plántulas de *Psychotria* a un año de edad en relación a la masa de la semilla dentro de las especies, bajo condiciones experimentales de campo en Los Tuxtlas, México. Las regresiones lineales significativas se indican: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. Líneas horizontales indican el valor promedio para todo el rango de masa de semillas.

Fig. 4

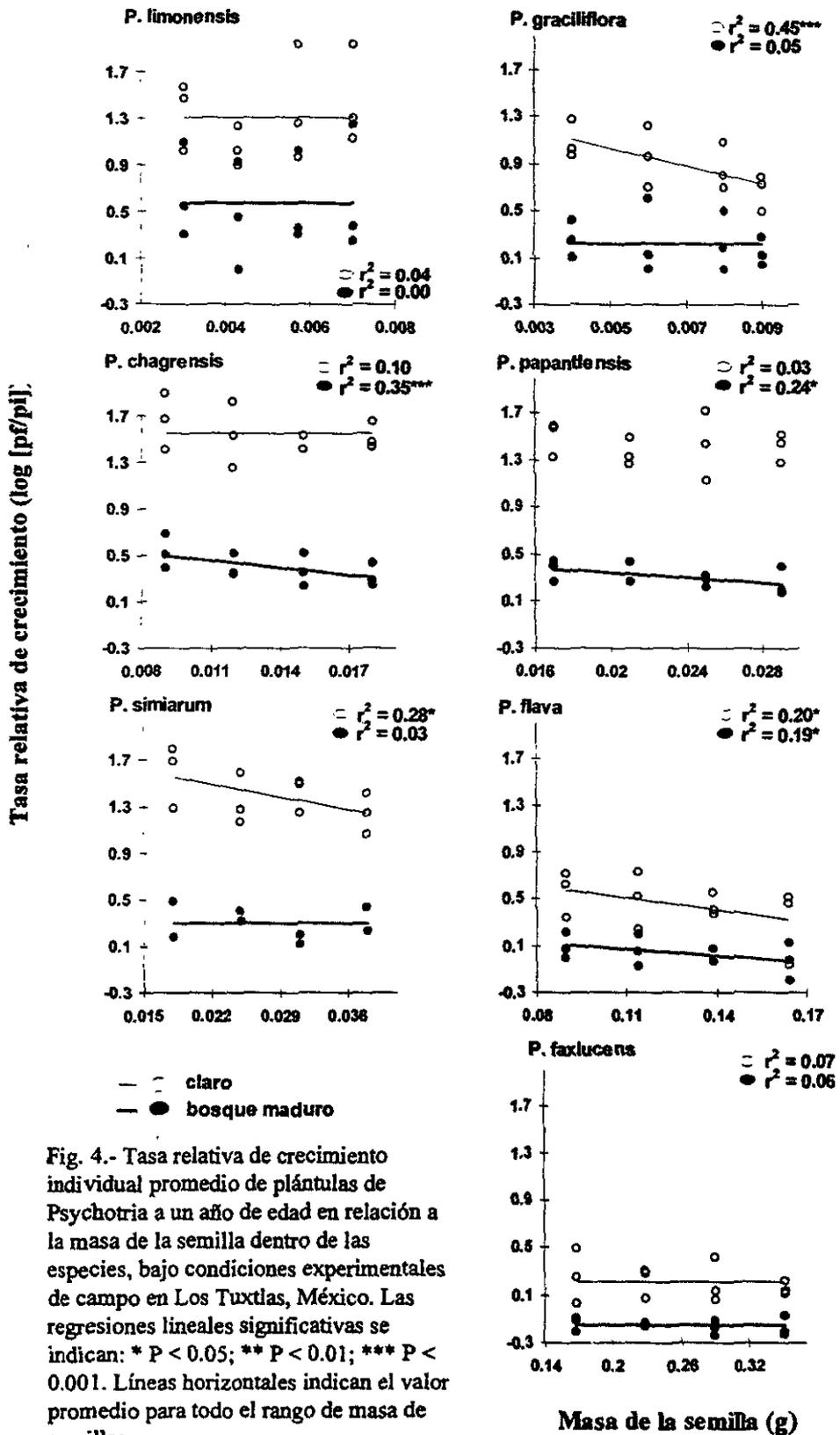


Fig. 5

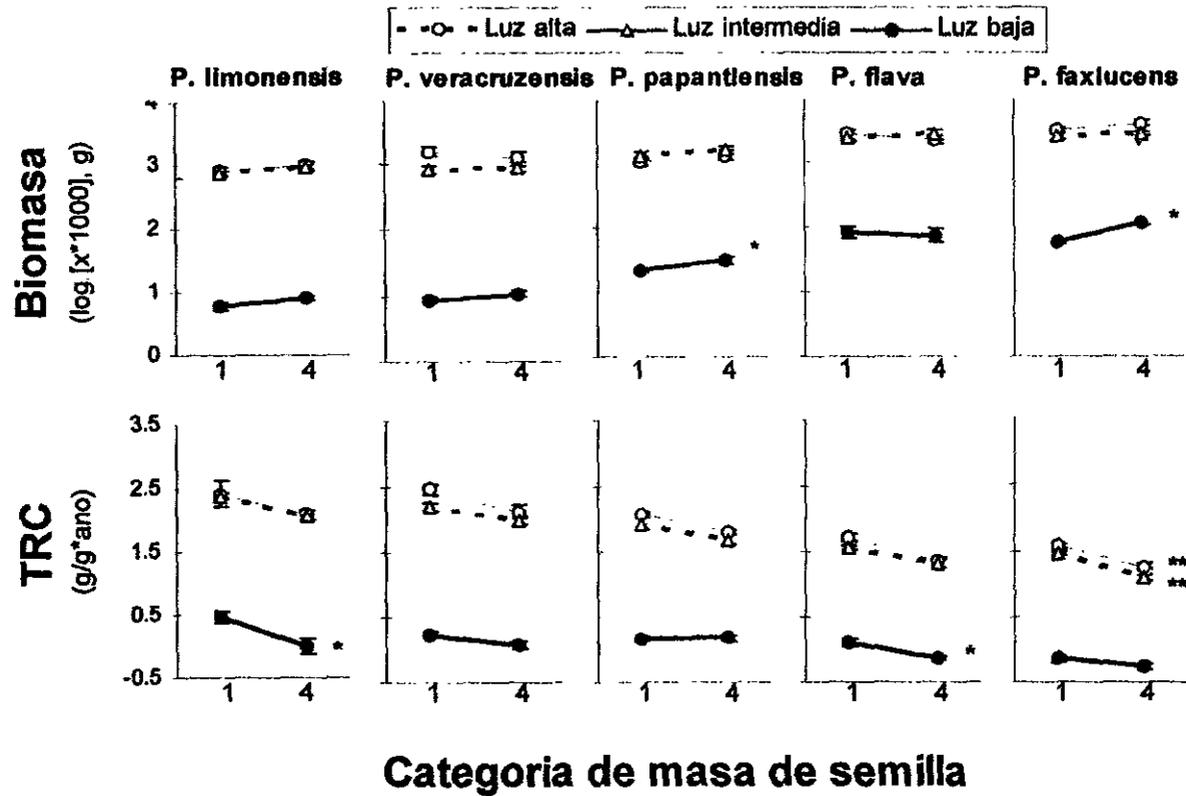


Fig. 5.- Variables del crecimiento de plántulas de *Psychotria* a un año de edad en relación a la masa de la semilla dentro de las especies, en el experimento de invernadero I, en Los Tuxtlas, México. Las categorías de semilla corresponden a la mínima y máxima de aquellas utilizadas en el experimento de campo. Un efecto significativo general de categoría de semilla para todas las especies (de acuerdo al ANOVA, tabla 4 y a contrastes, ver texto), se señala con **. En caso de interacción significativa entre categoría y especie, diferencias significativas entre categorías de masa de semilla dentro de cada especie y ambiente (T_{18} - HSD; $P < 0.01$), se indican con *.

Fig. 6

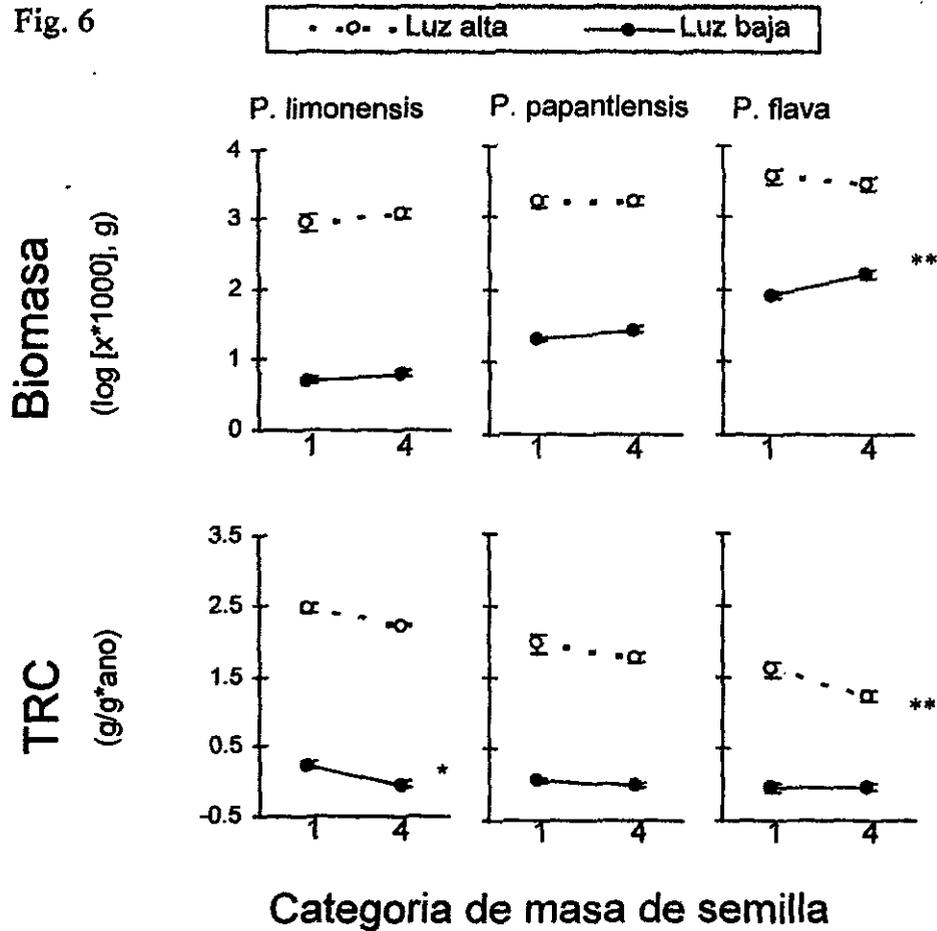


Fig. 6.- Variables del crecimiento de plántulas de *Psychotria* a un año de edad en relación a la masa de la semilla dentro de las especies, en el experimento de invernadero II, en Los Tuxtlas, México. Las categorías de semilla corresponden a la mínima y máxima de aquellas utilizadas en el experimento de campo. Un efecto general de categoría de semilla para todas las especies (de acuerdo al ANOVA, tabla 5), se señala con **. En comparaciones a posteriori diferencias significativas entre categorías de masa de semilla dentro de cada especie y ambiente (T_{18} -HSD; $P < 0.01$), se indican con *.

Fig. 7

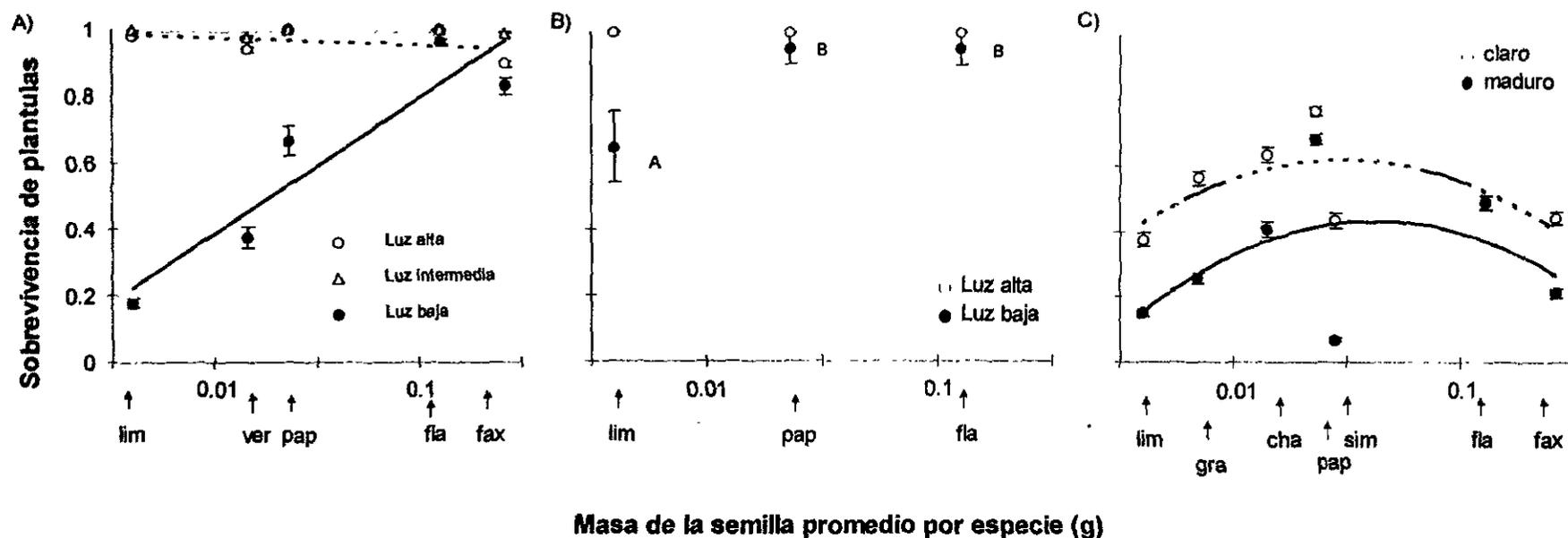


Fig. 7.- Sobrevivencia de plántulas a un año de edad en relación a la masa promedio de la semilla por especie, en tres experimentos: A) experimento de invernadero I; B) experimento de invernadero II y C) experimento de campo. Se representan los valores promedio de sobrevivencia y sus errores estandar. En los casos A y B, cada punto representa la sobrevivencia promedio del total de plántulas por especie por ambiente, en tanto que en el caso C estos representan los valores de sobrevivencia por sitio por ambiente. En A y C, las líneas representan regresiones logísticas en tanto que en (B), letras diferentes representan diferencias significativas de acuerdo a comparaciones múltiples (t-HSD₁₀; P < 0.05). En el experimento de invernadero I los parámetros lineales de regresión logística (escala logit) fueron: i) luz alta: , ii) luz baja: 1.898; T₁₈ = 4.65; P < 0.002. En el experimento de campo se detectó una relación cuadrática significativa con el tamaño de la semilla, la cual no difirió entre hábitats (ver tabla 8). Los parámetros cuadráticos fueron: i) claro: -1.123; T₁₉ = 10.20; P < 0.0001; R₂modelo = 0.35, y ii) bosque maduro: -1.579; T₁₉ = 13.38; P < 0.0001; R₂modelo = 0.26.

Fig. 8

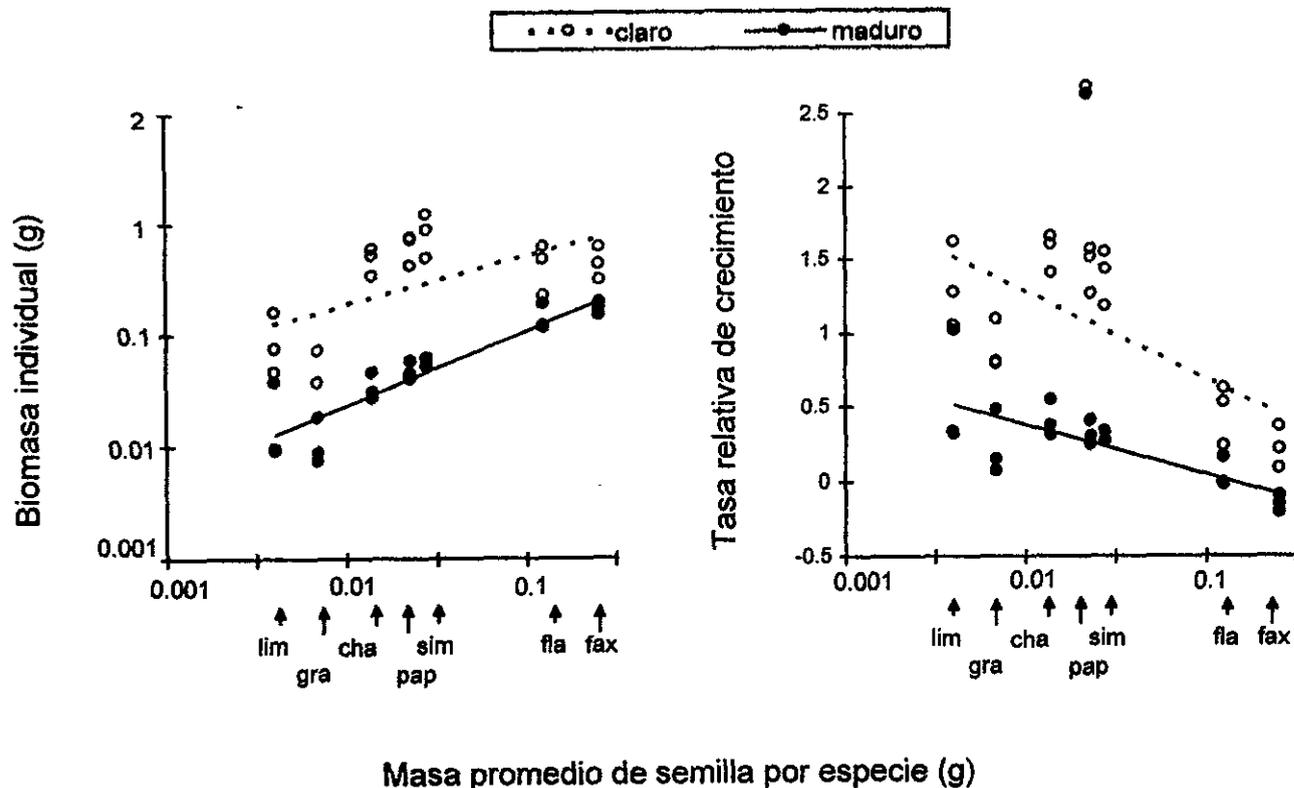


Fig. 8.- Variables del crecimiento de plántulas de *Psychotria* al primer año de vida, en relación a la masa promedio de semillas por especie, en el experimento de campo. A) biomasa individual promedio y B) tasa relativa de crecimiento. Cada punto representa el promedio del total de plántulas por especie por sitio (claro-maduro) y las líneas representan regresiones lineales. Las pendientes asociadas con la masa de la semilla (escala log) son, para el caso A): i) claro: 0.396; es = 0.141; $T_{19} = 2.81$; $P < 0.012$, ii) bosque maduro: 0.683; es = 0.051; $T_{19} = 13.39$; $P < 0.0001$. Para el caso B): i) claro: -0.601; es = 0.143; $T_{19} = 4.202$; $P < 0.001$, ii) bosque maduro: -0.318; es = 0.050; $T_{19} = 6.360$; $P < 0.0001$. Las pendientes asociadas a biomasa y tasa relativa de crecimiento difirieron marginalmente entre ambientes ($P < 0.1$).

Fig. 9

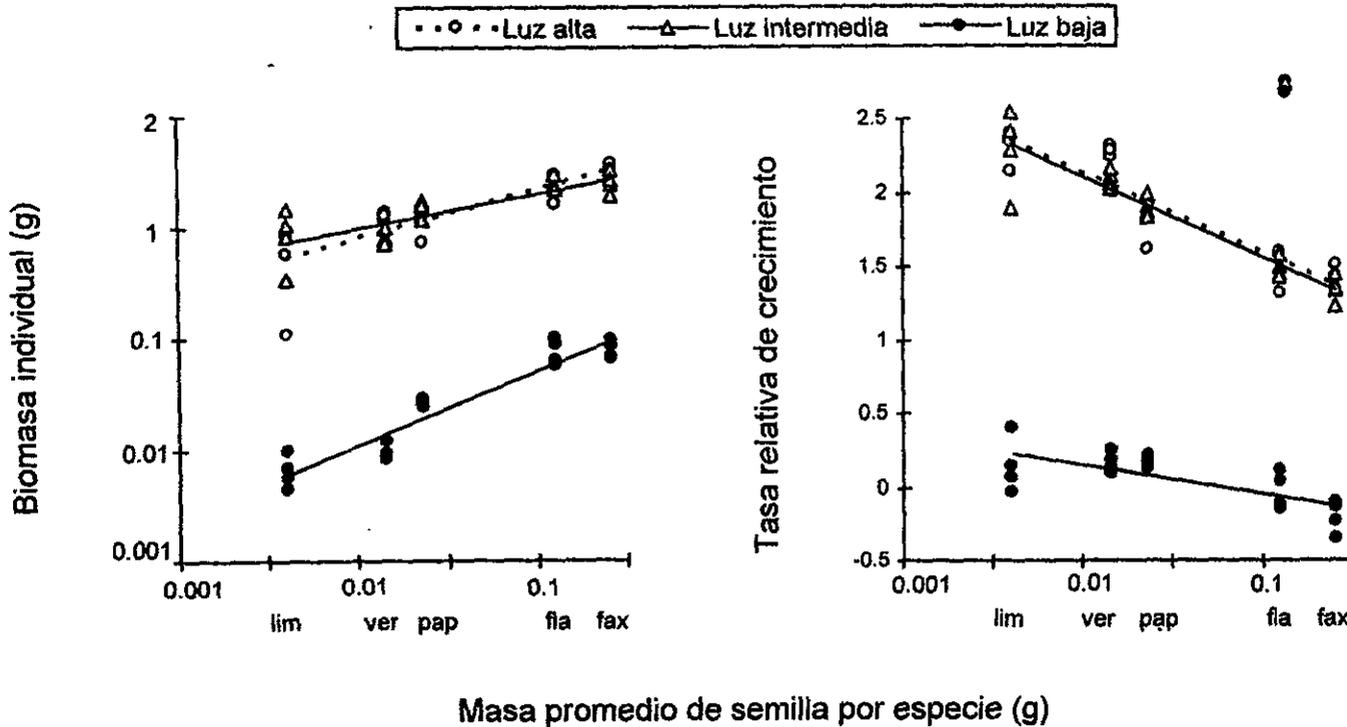


Fig. 9.- Variables del crecimiento de plántulas de *Psychotria* al primer año de vida, en relación a la masa promedio de semillas por especie, en el experimento de invernadero I. A) biomasa individual promedio, B) tasa relativa de crecimiento. Cada punto representa el promedio del total de plántulas de cada especie por bloque por tratamiento de luz. Las líneas representan regresiones lineales. Las pendientes asociadas con la masa de la semilla (escala log) fueron las siguientes. Para el caso A): i) luz alta: 0.395; es = 0.048; $T_{18} = 31.69$; $P < 0.0001$, ii) luz intermedia: 0.308; es = 0.049; $T_{18} = 6.20$; $P < 0.0001$, iii) luz baja: 0.653; es = 0.051; $T_{18} = 12.92$; $P < 0.0001$. Para el caso B): i) luz alta: -0.544; es = 0.056; $T_{18} = -9.75$; $P < 0.0001$, ii) luz intermedia: -0.543; es = 0.046; $T_{18} = -11.83$; $P < 0.0001$, iii) luz baja: -0.20; es = 0.044; $T_{18} = 4.47$; $P < 0.0003$. Para ambas variables se detectó una interacción significativa del tamaño de semilla y el ambiente (Tabla 9). Para el primer caso la pendiente en luz baja fue mayor que en luz alta e intermedia ($P < 0.001$), para el segundo caso ocurrió lo contrario.

Fig. 10

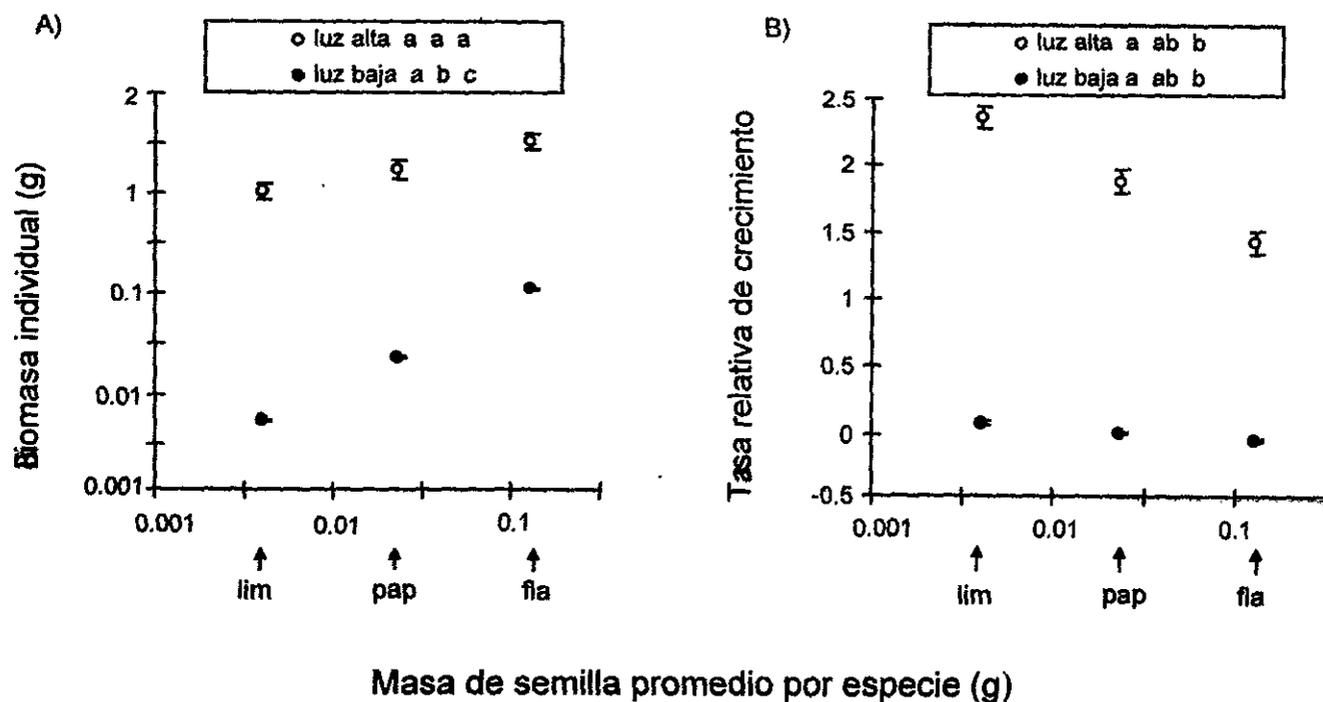


Fig. 10.- Variables del crecimiento de plántulas de *Psychotria* al primer año de vida, en relación a la masa promedio de semillas por especie, en el experimento de invernadero II. A) biomasa individual promedio, B) tasa relativa de crecimiento. Se representan los promedios y errores estándar derivados de los valores promedio por bloque dentro de cada tratamiento de luz. Letras diferentes representan diferencias significativas (t-HSD₃; P < 0.01).

CAPÍTULO VI.

PATRONES DE ÉXITO DIFERENCIAL DE RECLUTAMIENTO EN RELACIÓN A LA MASA DE LA SEMILLA EN AMBIENTES CONTRASTANTES EN LUZ DE LA SELVA. UN ANÁLISIS PARA OCHO ESPECIES DE PSYCHOTRIA.

RESUMEN.

Se ha planteado que el tamaño de la semilla juega un papel importante en el reclutamiento de plántulas en ambientes limitantes en recursos. En este estudio se exploró la existencia de patrones en el éxito diferencial de reclutamiento de plántulas como función de la masa de semillas y de la disponibilidad del recurso lumínico, en poblaciones naturales de siete especies arbóreas de Psychotria, en la selva de Los Tuxtlas, México. El éxito de reclutamiento se evaluó de manera experimental en dos hábitats naturales contrastantes en disponibilidad de luz (claros y bosque con dosel cerrado). Con el fin de evaluar el papel del recurso lumínico en esta relación, aislado de otros factores ecológicos, se llevó a cabo un experimento de invernadero que simuló valores promedio de luz fotosintéticamente activa (LFA) encontrados en los dos hábitats.

Se construyó un índice de éxito de reclutamiento como el producto de la probabilidad de que una plántula emerja y sobreviva hasta el primer año de vida y el logaritmo de la biomasa seca alcanzada por las plántulas al año de edad. Para cada especie, este índice se relativizó (ERR) con respecto al valor máximo de reclutamiento observado. En el bosque, en todas las especies el valor de ERR varió significativamente con la masa de la semilla en al menos un hábitat. Esta relación fue más fuerte y más frecuente en el bosque cerrado (se encontró en seis de siete especies analizadas) que en los claros (se observó en dos de siete casos analizados). En el bosque cerrado, el ERR aumentó con la masa de las semillas en cinco de las siete especies, mientras que en los claros esta relación se observó en sólo una especie. Estas tendencias fueron similares en el invernadero. En general, los resultados sugieren que: i) las semillas grandes tienen un valor selectivo más alto que las pequeñas en condiciones limitantes de luz y ii) en

Psychotria la disponibilidad de luz desempeña un papel selectivo preponderante sobre la variación del tamaño de las semillas durante la fase de reclutamiento

INTRODUCCIÓN.

La masa de las semillas es una característica que puede mediar el proceso de reclutamiento en las poblaciones de plantas. Por lo tanto, este es un atributo que puede ser importante para la adecuación darwiniana de los individuos (Stanton, 1984). Generalmente, existe una amplia variación de la masa de las semillas dentro de las poblaciones; esta variación puede estar sujeta a procesos de selección natural (Capítulo 1).

En herbáceas anuales, se ha encontrado que la masa de las semillas afecta componentes de la adecuación y que, en general, es un atributo con baja heredabilidad (Wulff, 1986) o bien con heredabilidad vía efectos maternos (Byers, Platenkamp y Shaw, 1997). En especies arbóreas, en particular para árboles tropicales, la evaluación de estos aspectos es casi inexistente. Dada la amplitud de vida de estos organismos, es difícil evaluar los efectos de la masa de las semillas sobre su adecuación final. Sin embargo, es posible obtener una evaluación sobre el reclutamiento, que es una de las fases más agudas de mortalidad en el ciclo de vida de los árboles; el éxito de reclutamiento puede determinar la contribución demográfica final de los individuos (Swaine y Whitmore, 1988; Martínez-Ramos, 1994).

En las selvas húmedas, varios factores ecológicos afectan el reclutamiento de las plántulas que emergen de semillas con diferente masa. Estos factores pueden operar selectivamente en direcciones opuestas. Por ejemplo, los vertebrados granívoros y la elevada radiación solar pueden eliminar selectivamente semillas grandes (Janzen, 1971; Foster, 1986; Moegenburg, 1996, pero ver Capítulo 3), mientras que la cobertura de litter y la limitación en energía lumínica para las plántulas pueden eliminar selectivamente semillas pequeñas (Howe et al., 1985; Foster, 1986; Capítulo 3). Por lo tanto, el éxito de reclutamiento dependerá del

balance neto entre los diferentes factores, como se ha documentado en Panamá para el árbol del dosel *Virola surinamensis* (Howe et al., 1985). Además, la dirección y magnitud de los factores selectivos pueden cambiar con el hábitat. Por ejemplo, factores como la cantidad de hojarasca que cubre a las semillas (Facelli y Pickett, 1991), la granivoría (Martínez-Gallardo, 1995, Schupp, 1988), y la cantidad de luz al nivel del suelo (Chazdon y Fetcher, 1984; Calvo, 1997), varían de manera importante entre los hábitats regenerativos del bosque.

Se ha propuesto que en los bosques perennifolios la luz es la fuerza selectiva primaria en la evolución del tamaño de las semillas. Otros factores modulan sus efectos selectivos dependiendo del nivel de limitación de luz (Foster, 1986 y Howe, et al., 1985, para un estudio de caso). El proceso de renovación natural del dosel genera en estos bosques un ambiente heterogéneo en disponibilidad lumínica (Martínez-Ramos, 1994). A nivel del suelo, en la mayor parte de la superficie del bosque ocurren niveles bajos de luz (< 5% de la luz total incidente en el dosel) y en una pequeña parte, en los sitios abiertos por la caída de árboles, se presentan niveles altos de este recurso (> 25%). Considerando este escenario ambiental, se ha propuesto que en la sombra las semillas grandes tienen una ventaja selectiva sobre las pequeñas. Presumiblemente, las semillas grandes confieren a las plántulas una mayor proporción de recursos maternos que les permiten enfrentar con mayor éxito los riesgos de muerte. En los claros, el tamaño de las semillas puede no ser importante para la sobrevivencia debido a que las funciones de mantenimiento y crecimiento de las plántulas no se encuentran limitadas por la disponibilidad de energía fotosintética (Foster, 1986). Estas hipótesis se encuentran comúnmente implícitas en muchos estudios sobre la ecología de la regeneración de árboles en selvas (Foster y Janson, 1984; Ibarra-Manríquez y Oyama 1992; Swaine y Whitmore, 1988; Schupp, 1995). Sin embargo, estas predicciones no han sido probadas en las poblaciones naturales.

En el presente estudio se evaluó si el éxito de reclutamiento de plántulas depende de la masa de las semillas y de la disponibilidad del recurso lumínico, en poblaciones naturales de ocho especies arbóreas del género *Psychotria*. Se abordan las siguientes preguntas:

- 1) ¿El éxito de reclutamiento de plántulas está asociado a la masa de las semillas?
- 2) ¿Bajo la sombra, las semilla grandes confieren mayor éxito de reclutamiento que las semillas pequeñas? En los claros, la masa de la semilla no afecta el éxito de reclutamiento? Son estas respuestas independientes a la identidad de las especies?
- 3) ¿Si existe un reclutamiento diferencial asociado a la masa de la semilla de los individuos, es la luz el factor selectivo más importante?

Para responder a estas preguntas se utilizó un indicador de éxito de reclutamiento, derivado de estudios previos que evaluaron el papel que juega la masa de las semillas en definir la probabilidad de emergencia (Capítulo 3), sobrevivencia y crecimiento de plántulas de las especies aquí estudiadas (Capítulo 5).

MÉTODOS.

En esta investigación se estudiaron ocho especies de árboles-arbustos del género *Psychotria* coexistentes en el sotobosque de la selva de los Tuxtlas, Veracruz, México (ver Capítulo 2 para una descripción de las mismas). En todas las especies se ha detectado variación importante en la masa de las semillas, la cual puede tener un ámbito de variación, dependiendo de la especie, de entre 4 y 8 veces (Capítulo 2). Los individuos adultos de estas especies parecen ocupar preferencialmente sitios con diferente apertura de dosel en el bosque,

desde sitios con sombra persistente (P. faxlucens), hasta sitios con alta disponibilidad de luz (P. limonensis).

En un experimento de campo, se utilizaron semillas representativas de la variación existente en la masa de las semillas de poblaciones naturales de siete de las ocho especies estudiadas (P. limonensis, P. graciliflora, P. chagrensis, P. papantlensis, P. simiarum, P. flava y P. faxlucens). Las semillas de cada especie se organizaron en cuatro categorías de masa (peso seco en gramos) y se sembraron en tres sitios, cada uno incluyendo, de manera pareada, una parcela de bosque con el dosel abierto (claros de un año de edad y mayores a 300 m²) y otra con el dosel cerrado (bosque cerrado). Con este sistema, estudios previos evaluaron los efectos de la masa de las semillas sobre la emergencia (Capítulo 3), sobrevivencia y crecimiento de las plántulas hasta el primer año de vida (Capítulo 5). En el presente estudio se utilizó la información derivada de ambas investigaciones para explorar los efectos netos de la masa de la semilla en el reclutamiento de plántulas en condiciones limitantes (bosque cerrado) y no limitantes (claros) de luz. Este efecto neto se evaluó a través de un índice de éxito relativo de reclutamiento (ver adelante).

Con el fin de evaluar los efectos de la masa de las semillas y el nivel de limitación en luz sobre la emergencia, la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas, aislados de los producidos por otros factores ecológicos, se realizaron experimentos de invernadero simulando los niveles promedios de luz encontrados en los claros y el bosque con dosel cerrado (para detalles ver Capítulo 3 y 5). En este experimento se emplearon semillas de tres especies que representaron a las semillas de categorías extremas de masa ("pequeñas" y "grandes") utilizadas en el experimento de campo antes descrito. Las semillas se introdujeron a dos tratamientos de luz ("luz alta" y "luz baja") y se registró el número de plántulas emergidas durante un año, según se describe en el Capítulo 3. Utilizando el mismo sistema experimental,

se evaluó la sobrevivencia y el crecimiento de plántulas de cinco especies (P. limonensis, P. veracruzensis, P. papantlensis, P. flava y P. faxlucens), provenientes de semillas pequeñas y grandes, según se describe en el Capítulo 5. Al igual que para el experimento de campo, para estas condiciones se calculó para cada categoría de masa de semilla un índice relativo de éxito de reclutamiento por especie.

Índice de éxito de reclutamiento

En el cálculo de este índice se utilizaron tres variables de gran importancia demográfica durante los primeros estadios de vida: i) la probabilidad de que la semilla transite al estadio de plántula (PS_1), ii) la probabilidad de que plántulas emergidas sobrevivan al primer año de vida (PS_2) y iii) la biomasa que la plántula alcanza al primer año de vida (B), variable que puede determinar en gran medida la probabilidad de sobrevivencia futura de las plántulas (Harper, Lovell y Moore, 1970; Stanton, 1986; Martínez-Ramos, 1987).

El índice de éxito de reclutamiento absoluto (IER_i) para una semilla de categoría de masa i se calculó como: $IER_i = PS_1 \cdot PS_2 \cdot \text{Log}(B)$, donde Log es el logaritmo en base diez. En el experimento de campo, los valores de IER_i se obtuvieron para cada especie en cada parcela de claro o bosque cerrado. Posteriormente, se obtuvo un índice de éxito de reclutamiento relativo ($IERR_i$) por especie, dividiendo los valores de reclutamiento absoluto entre IER_i máximo encontrado en todas las parcelas. De esta manera, las semillas con el máximo éxito de reclutamiento tuvieron un $IERR_i = 1$, en tanto que el resto tuvieron valores positivos menores que uno.

En condiciones de invernadero, ambos índices se calcularon considerando sólo el producto: $PS_2 \cdot \text{Log}(B)$. La probabilidad de emergencia de plántulas fue ignorada dada la

imposibilidad de obtener un estimador de la probabilidad de emergencia para dos de las cinco especies estudiadas y a la ausencia de efectos de la masa de la semilla sobre esta probabilidad en las otras tres especies (Capítulo 3). Se asumió que los valores del IERR_i obtenidos en invernadero y en campo ofrecieron información similar, comparable de manera cualitativa, aunque difirieron en valor absoluto. Para cada especie se calculó un valor de IERR_i por categoría de masa de semilla y tratamiento de luz.

Análisis estadístico.

En el experimento de campo, el efecto la masa de las semillas y del hábitat sobre el éxito de reclutamiento relativo se evaluó para cada especie mediante un modelo de ANCOVA. Se usó como regresor al promedio de cada categoría de masa de semillas y como factor discreto al hábitat. En todos los casos, se usó como variable de respuesta al logaritmo de IERR_i, la cuál cumplió con los requerimientos del ANCOVA. En P. simiarum, la heterogeneidad de varianzas existente entre hábitats no permitió la utilización del ANCOVA. En este caso, se realizaron regresiones separadas por cada hábitat y los efectos del hábitat fueron comparados de manera cualitativa.

En condiciones de invernadero, la hipótesis de efectos positivos de la masa de las semillas sobre el éxito de reclutamiento bajo sol y sombra, se exploró utilizando pruebas de t pareada, entre las categorías; "pequeña" y "grande" para todas las especies.

RESULTADOS.

En condiciones de campo, en al menos un hábitat el éxito de reclutamiento relativo varió de manera significativa con la masa de la semilla en todas las especies analizadas (Tabla

1; Fig. 1). El porcentaje de la varianza del IERR explicado por la masa de las semillas varió entre 32% y 59% (Fig. 1). El éxito de reclutamiento varió en mayor grado con la masa de las semillas en el bosque cerrado que en los claros: en el bosque cerrado se detectaron relaciones significativas entre estas variables en seis especies mientras que en los claros en solo dos (Fig. 1).

Los efectos positivos de la masa de la semilla sobre el IERR_i estuvieron prácticamente restringidos al hábitat sombreado del bosque: en cinco especies en el bosque con dosel cerrado y en sola una especie (*P. limonensis*; la especie con las semillas de menor masa) en los claros (Fig. 1). Esta última fue la única especie en la cuál la pendiente de la relación entre el IERR y la masa de la semilla no difirió entre hábitats (Tabla 1, Fig. 1). En *P. simiarum*, en condiciones de sombra, el IERR mostró un valor máximo en semillas de masa intermedia (Fig. 1). En los claros, el IERR varió de manera independiente con la masa de las semillas en cinco especies y en *P. flava* (una de las especies con semillas de mayor masa) el reclutamiento mostró una relación negativa con la masa de las semillas (Fig. 1).

Exceptuando a *P. flava*, en condiciones de invernadero las semillas más grandes tendieron a presentar mayor éxito de reclutamiento en ambos niveles de luz (Fig. 2). Sin embargo, el efecto de la masa de la semilla fue significativo sólo en la condición de luz baja ($T_{4gl} = -1.666$; $P < 0.090$ en luz alta, y $T_{4gl} = -2.321$; $P < 0.041$, en luz baja, para pruebas de una cola). Exceptuando a *P. flava*, el incremento en IERR_i en luz baja varió entre el 20% y 70%, en tanto que en luz alta varió entre el 3% y 15%. (Fig. 2). En *P. flava*, la masa de la semilla no afectó el éxito de reclutamiento (Fig. 2).

DISCUSIÓN.

Los resultados obtenidos indican que la masa de las semillas es un factor determinante en el éxito de reclutamiento plántulas en poblaciones naturales de Psychotria. Dentro de las especies estudiadas, una variación menor al 400% en la masa de las semillas produjo un cambio del 100% en el éxito de reclutamiento.

Las evidencias encontradas en el presente estudio apoyan la hipótesis de que bajo condiciones limitantes en luz el reclutamiento de plántulas se ve favorecida al aumentar la masa de las semillas. En el grupo de especies estudiadas, se encontró una alta prevalencia de efectos positivos de la masa de la semilla sobre el reclutamiento en la sombra, pero no así en los claros. De hecho, en los claros el éxito de reclutamiento varió de manera independiente, o en sentidos opuestos, con la variación intraespecífica de la masa de las semillas.

Las ventajas ofrecidas por la masa de las semillas en el reclutamiento de plántulas parecen estar relacionadas con atributos que permiten la sobrevivencia bajo condiciones de limitación en luz. La consistencia en los efectos de la masa de la semilla entre el invernadero y el campo, donde todos los factores ecológicos actúan en conjunto, sugieren dicha hipótesis.

Participación del tamaño de las semillas en los mecanismos de tolerancia a la sombra...

En condiciones naturales varios factores ecológicos, además de la luz, operan durante el proceso de reclutamiento de plántulas de Psychotria (Capítulo 3 y 5). Estos factores producen variación en la función principal que tiene la masa de la semilla sobre la sobrevivencia de las plántulas bajo condiciones de limitación en luz. Por ejemplo, los animales granívoros remueven semillas en función del tamaño de las mismas, el hábitat y la especie (Capítulo 3). En una especie con semillas de tamaño intermedio (P. papantlensis), la mayor remoción de semillas pequeñas reforzó las ventajas ofrecidas por semillas grandes en la sobrevivencia y el

crecimiento de plántulas bajo la sombra (Capítulos 3 y 5). En contraste, la mayor remoción de semillas grandes en *P. flava* promovió un menor éxito de reclutamiento para estas semillas en los claros y anuló sus ventajas para la sobrevivencia en la sombra (Capítulos 3 y 5).

Un caso interesante fue *P. simiarum*, una especie con semillas intermedias. En esta especie, en la sombra diferentes factores de mortalidad actuaron en direcciones opuestas de modo que las semillas de masa intermedia tuvieron el mayor éxito de reclutamiento. Los animales granívoros removieron preferentemente semillas con mayor masa, en tanto que otro factor no identificado (posiblemente asociado con la cobertura por hojarasca) favoreció la emergencia de plántulas provenientes de semillas grandes (Capítulo 3). Asimismo, esta tendencia fue reforzada por el hecho de que las semillas de mayor masa dieron lugar a plántulas con mayor sobrevivencia y crecimiento en el hábitat sombreado (Capítulo 5).

La presencia de efectos significativos de la masa de la semilla sobre el éxito de reclutamiento, en todas las especies estudiadas, es una evidencia fuerte de la existencia de factores selectivos que operan sobre la variabilidad fenotípica presente en la masa de las semillas. Sin embargo, el desconocimiento del grado de la variación heredable no permite conocer las respuestas de las poblaciones a estas presiones de selección, es decir, se desconoce si actualmente existen procesos de selección natural. La observación de una variación importante en la masa promedio de semillas entre individuos, para todas las especies estudiadas, excepto *P. chagrensis* (Capítulo 2), indica posibles fuentes de variación genética interesantes a investigar.

La gran variación en la masa de las semillas encontrada entre las especies de *Psychotria*, aún entre aquellas especies que coexisten en sitios sombreados (entre 0.038g y 0.38g), podría ser explicada, en parte, si consideramos que un compromiso selectivo entre el número y el tamaño de las semillas (dinámica Smith-Fretwell, 1974) ha dado lugar a un tamaño óptimo de

semillas que es distinto para cada especie. Por otro lado, la variación en los efectos producidos por los granívoros sobre la sobrevivencia de las semillas de Psychotria, pueden generar diferentes dinámicas tipo Smith-Fretwell entre las especies. A su vez, estas diferencias pueden conducir a la evolución de diferentes tamaños óptimos de semillas entre las especies que se reclutan con éxito en el mismo hábitat. La exploración de procesos de competencia dependientes de la frecuencia en ambientes heterogéneos podría también ayudar a explicar, de manera alternativa, la variación en la masa de las semillas entre especies coexistentes, (Rees y Westoby, 1997). Sin embargo, la información requerida para evaluar estas posibilidades está aún por obtenerse.

CONCLUSIONES.

Como un patrón general, este estudio mostró que en especies de Psychotria el éxito de reclutamiento de plántulas depende del tamaño de las semillas. Para la mayoría de las especies existen presiones selectivas que favorecen el reclutamiento de plántulas provenientes de semillas grandes en el hábitat sombreado de la selva y no así en los claros. No obstante, dos especies no mostraron esta tendencia. La fuerzas que operan selectivamente sobre la variación en la masa de las semillas actúan principalmente sobre la sobrevivencia de las plántulas, y su efecto parece ser modulado por factores de mortalidad tales como la granivoría y la cobertura por hojarasca, los cuales actúan sobre las semillas y durante la emergencia de las plántulas. Durante la fase de plántula, la disponibilidad de energía lumínica parece ser el factor selectivo más importante, aunque observaciones de campo sugieren que otros agentes de mortalidad de plántulas, como los objetos que caen del dosel, pueden ser también importantes cuando no existe limitación de luz. Estos resultados constituyen la primera evidencia experimental, para especies de plantas tropicales cercanamente emparentadas, de que el tamaño de las semillas

posee una función ecológica importante para el reclutamiento en ambientes limitantes en recursos.

Literatura citada.

- Byers, D. L., G. A. Platenkamp y R. G. Shaw. 1997. Variation in seed characters in Nemophila menziesii: evidence of a genetic basis for maternal effect. *Evolution* 51: 1445-1456.
- Calvo, L. M. 1997. Heterogeneidad del ambiente lumínico en el sotobosque y su efecto sobre la comunidad de hierbas en una selva tropical húmeda del sur de México. Tesis doctorado, Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Facelli, J. M. y S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57: 1-32.
- Foster, S. A. y C. H. Janson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review* 52: 269-299.
- Harper, J. L. P. H. Lovell y K. G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 327-356.
- Howe, H. F., E. W., Schupp, y L. C. Wesley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (Virola surinamensis). *Ecology* 66: 781-791.
- Janzen, D. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2: 465-492.
- Martínez-Gallardo, R. 1995. Remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos en diferentes grados de perturbación antropogénica de la selva alta erennifolia en la región de Los Tuxtlas, Ver. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- Martínez-Ramos, M. 1991. Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda neotropical. Tesis doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México, 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.
- Mazer, S.J. 1987. The quantitative genetics of life-history characters in Raphanus raphanistrum: ecological and evolutionary consequences of seed weight variation. *American Naturalist* 130: 891-914.
- Moegenburg, S. M. 1996. Sabal palmetto seed size: causes of variation, choices of predators, and consequences for seedlings. *Oecologia* 106: 539-543.
- Ibarra-Manríquez, G. y K. Oyama. 1993. Ecological correlates of reproductive traits of mexican rain forest trees. *American Journal of Botany* 79: 383-394.
- Rees, M y M. Westoby. 1997. Game theoretical evolution of seed mass in multi-species ecological models. *Oikos* 78: 116-126.
- Schupp, E. W. 1988a. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 525-530.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Smith, C. C. and S. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108: 499-506.
- Stanton, M. L. 1984. Seed variation in wild radish: effects of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* 65: 1105-1112.
- Stanton, M. L. 1985. Seed size and emergence time within a stand of wild radish (Raphanus raphanistrum L.): the establishment of a fitness hierarchy. *Oecologia* 67: 524-531.

- Swaine, M. D. and T. C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Wulff, R. D. 1986. Seed size variation in Desmodium paniculatum: factors affecting seed size. *Journal of Ecology* 74: 87-98.

Fig 1

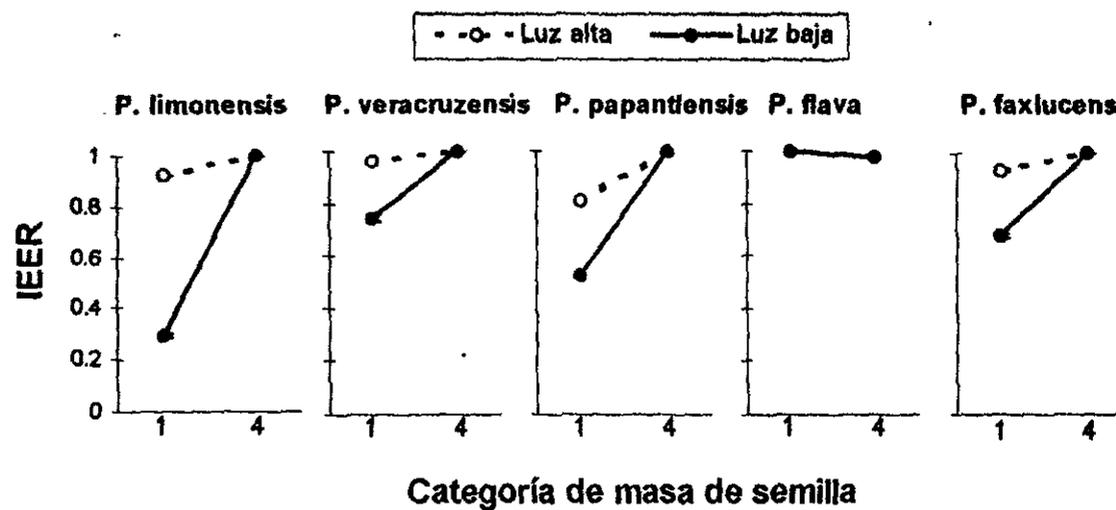


Fig. 1.- Valores del índice de éxito de establecimiento relativo individual, en relación a la categoría de masa de semilla y al tratamiento de luz, en invernadero. Cada punto es un único valor derivado de la sobrevivencia y biomasa promedio por tratamiento. $IEE = \text{prob. sobrevivencia} \cdot \log(\text{biomasa ind.} \cdot 1000)$; $IEER = IEE/IEE_{\text{max}}$ (ver métodos).

Fig. 2

(IEER)

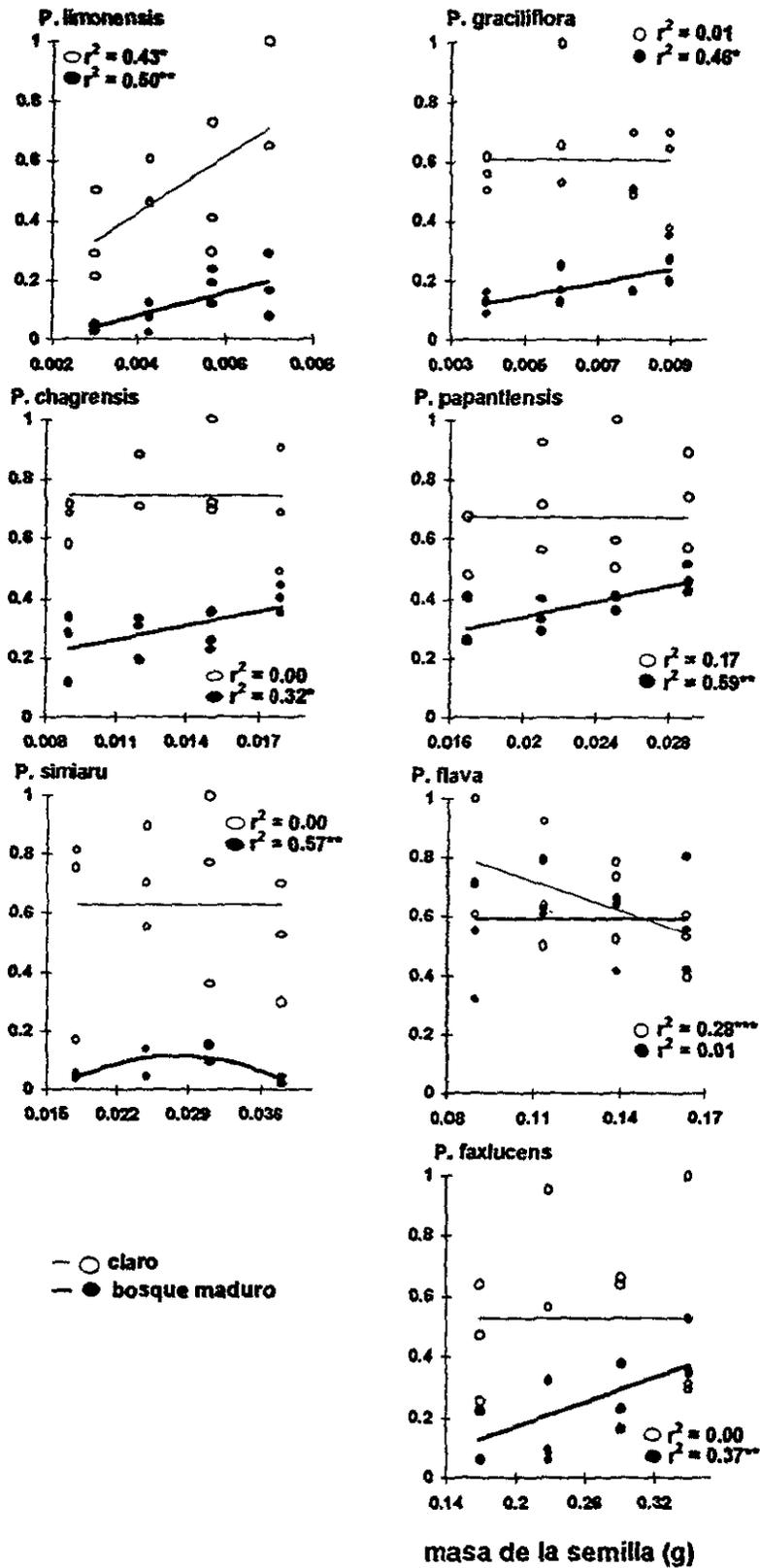


Fig. 2.- Valores del índice de éxito relativo de establecimiento de individuos (IEER) en relación a la masa de las semillas dentro de siete especies de *Psychotria* en dos ambientes del bosque; claros y el bosque maduro. Las especies se encuentran ordenadas por masa promedio de semillas desde la más pequeña hacia la más grande. Se muestran los valores de r^2 para cada regresión. $P < 0.05 = *$, $p < 0.01 = **$, $p < 0.001 = ***$ Las líneas claras indican tendencias encontradas en claros y líneas oscuras indican tendencias encontradas en el bosque maduro. Las regresiones no significativas se indican como líneas horizontales correspondientes al valor promedio para todas las masas de semillas.

CAPÍTULO VII

LA MASA DE LA SEMILLA: ¿UNA ADAPTACIÓN AL RECLUTAMIENTO EN LA SOMBRA? UN ANÁLISIS COMPARATIVO ENTRE OCHO ESPECIES DE PSYCHOTRIA.

la semilla y la sobrevivencia de plántulas en la sombra en condiciones de invernadero confirma que la masa de la semilla esta relacionada con la fisiología de las plántulas que permiten la tolerancia a la sombra. Sin embargo en condiciones naturales de campo, donde los factores selectivos operan en conjunto, la adaptación a la sombra vía la masa de la semilla puede estar restringida al interior de linajes dentro del género. Esta hipótesis preliminar debe ser explorada con un mayor número de especies y linajes dentro del género Psychotria.

INTRODUCCIÓN

Se ha detectado una gran variación en la masa de las semillas entre especies de plantas que habitan diferentes comunidades (Westoby, Leishman y Lord, 1995a). Por ejemplo, en bosques tropicales húmedos, bosques templados, matorrales xerófitos y dunas, cerca del 65% de la variación total ocurre en un ámbito de dos órdenes de magnitud en masa fresca, en tanto que el ámbito total de variación comprende de cinco a seis órdenes de magnitud (Westoby, Jurado y Leishman, 1992). ¿Cuál es el significado funcional de esta variación y cómo se ha originado son preguntas de gran interés para los ecólogos y evolucionistas.

El significado evolutivo de la variación observable en la masa de las semillas, al igual que el de la variación en otras características de historia de vida, puede ser en parte entendido como el producto de dos procesos; la adaptación y la restricción (Stearns, 1992). Es decir, en el pasado, procesos selectivos pudieron haber moldeado la variación fenotípica, aunque limitados por la aparición de restricciones genéticas durante la historia de los linajes, llamadas restricciones filogenéticas. Así la variación actual en la masa de las semillas y en otras características puede representar en parte adaptaciones y en parte herencia filogenética. Cómo han interactuado estos dos procesos a lo largo de la historia de los linajes parece ser un marco general de referencia para el estudio de la evolución de caracteres de historia de vida (Stearns, 1992).

En la biología comparativa, recientemente se han desarrollado métodos estadísticos que permiten hacer pruebas de hipótesis adaptativas entre grupos de especies, controlando los efectos de la historia filogenética (Harvey y Pagel, 1991 y referencias en este). Estos métodos descansan en dos supuestos: i) que las especies no constituyen puntos independientes en la búsqueda de correlaciones evolutivas, debido a que los valores de los caracteres presentes en

cada especie pueden ser resultado de herencia filogenética, y ii) que eventos de cambio en un carácter dado desde ancestros hacia especies hijas son candidatos de adaptación, en tanto que eventos de no cambio, son vistos como herencia filogenética. En el análisis de características de historia de vida, dos tipos generales de preguntas han sido abordadas: i) ¿qué características están correlacionadas entre sí?, ii) ¿tales correlaciones son producto de descendencia común o bien son resultado de evolución convergente? Así por ejemplo, dada una hipótesis de relaciones filogenéticas entre las especies, una hipótesis adaptativa que establece una función entre la masa de la semilla y la sobrevivencia de las plantas se puede explorar en términos de la correlación entre los cambios en la masa de la semilla y los cambios en la altura de las plantas, ocurridos durante la formación de especies hijas a lo largo de la historia de los linajes (método de correlación entre contrastes filogenéticamente independientes, Felsenstein, 1985).

Si bien estos métodos permiten reducir la probabilidad de equivocarse al considerar como adaptaciones a aquellas características fijas que simplemente son heredadas desde ancestros a especies hijas, también pueden reducir la potencia estadística para detectar adaptaciones. Esto es debido a que dichos métodos ignoran la importancia de procesos adaptativos que pueden resultar en la ausencia de cambios de los caracteres entre ancestros y especies hijas, tales como procesos de selección estabilizadora que favorecen la conservación del mismo nicho ("conservatismo del nicho", sensu Harvey y Pagel, 1991; Lord y Westoby, 1994abc; Van Groendendal, 1997). Esta posibilidad puede ser especialmente importante en dos casos: i) al analizar la variación presente dentro de taxa recientes, como géneros o especies congénicas, ya que a este nivel es posible que la variación fenotípica este aún sujeta a procesos de selección actuales y no represente necesariamente canalizaciones o restricciones viejas en la historia de los linajes (Ackerly y Donoghue, 1995), y ii) cuando la hipótesis adaptativa

involucra un cambio correlativo entre una característica y el ambiente, tal como la masa de la semilla y el ambiente de establecimiento, ya que en este caso, se hace más probable que el status de dicha característica sea resultado directo de la interacción con el ambiente y no solo de una restricción de desarrollo (Westoby, Leishmann y Lord, 1997). En todos estos casos al usar comparaciones independientes de la filogenia deben hacerse explícitas las suposiciones y limitaciones del método, así como considerar formas alternativas para explorar la existencia de restricciones causantes de la ausencia de variación entre caracteres (Westoby y Leishman, 1997).

Hasta ahora, dos grupos de evidencias correlativas sugieren en conjunto una baja importancia de la masa de la semilla como una adaptación reciente al ambiente de establecimiento de plántulas. Por un lado, gran parte de la variación en este atributo puede ser explicada por el nivel de parentesco filogenético o categoría taxonómica. Las especies que pertenecen a un mismo linaje presentan tamaños de semillas más semejantes que aquellas pertenecientes a diferente linaje, por ejemplo, entre familias dentro de un mismo orden (Kelly y Purvis, 1993), pero principalmente entre géneros dentro de las mismas familias (Mazer, 1990; Lord, et al., 1995; Metcalfe y Grubb, 1995; Grubb y Metcalfe, 1996). Esto sugiere una baja probabilidad de adaptaciones recientes. Por otro lado, la mayor parte de los estudios han encontrado que otras características de historia de vida, tales como el modo de dispersión, la altura y la forma de crecimiento de las plantas, pueden explicar una mayor varianza en el tamaño de las semillas que el ambiente de establecimiento de las plántulas (Foster y Janson, 1985; Mazer, 1990; Kelly y Purvis, 1993; Kelly, 1995; Lord, et al., 1995; Metcalfe y Grubb, 1995; Hammond y Brown, 1995). Esto sugiere la ausencia de consecuencias ecológicas de la masa de la semilla en los ambientes actuales.

Sin embargo, es posible que este conjunto de evidencias este sesgado por limitaciones importantes derivadas de estudios al nivel de las comunidades, en particular en la exhaustividad del análisis hacia las ramas más bajas de los árboles, así como en la robustez de la información utilizada para realizar las correlaciones. Resulta claro que los valores extremos en el rango de variación de masa de las semillas presente en una comunidad, por ejemplo un bosque tropical, este dado por la presencia de familias de plantas con semillas típicamente pequeñas, como las Piperáceas, y de familias con semillas típicamente grandes, como las Lauráceas. Sin embargo, la mayor parte de las especies que componen las comunidades presentan semillas con tamaños intermedios en dicho ámbito, (dos órdenes de magnitud, de acuerdo a Westoby et al, 1997) y que tan importante puede ser el parentesco filogenético versus otros factores como los ecológicos en la explicación de tal variación ha sido poco explorado. Muy pocos estudios han sido diseñados para lograr un análisis de la variación por debajo del nivel de géneros. De hecho los únicos tres casos han sugerido evidencias contradictorias en la función de la masa de la semilla ante diferentes riesgos ambientales: Fenner y Lee, (1989) y Mustart y Cowling, (1992) sugieren evidencias positivas de una función de la masa de la semilla, en tanto que Grubb y Metcalfe (1996) ofrecen una evidencia negativa.

Por otro lado, la mayor parte de los estudios han utilizado información correlativa, en la cual por observaciones, se asigna a cada especie un ambiente de establecimiento. Esto genera el riesgo de que en parte las correlaciones obtenidas sean producto de la asignación incorrecta de los ambientes de establecimiento. Este problema parece ser aparente al comparar los resultados correlativos, con la alta prevalencia de resultados experimentales en ambientes controlados que indican una función de la masa de la semilla ante riesgos ambientales particulares (Westoby et al., 1992; Westoby et al. 1997). Sin embargo, la presencia de múltiples factores ecológicos que

operan sobre la masa de las semillas, algunos en direcciones opuestas, como los granívoros y la limitación en luz, demanda la exploración de los efectos de la masa de la semilla en los ambientes reales de establecimiento, donde todos los factores operan en conjunto (Capítulo I).

En el presente estudio se explora el posible significado adaptativo de la masa de la semilla durante el reclutamiento de plántulas en ambientes limitantes en luz, en un sistema de especies congénéricas y simpátricas. Este sistema ofrece la posibilidad de comparar de manera experimental las consecuencias de un aumento en la masa de la semilla en diferentes ambientes lumínicos de la selva, tanto en condiciones controladas como en condiciones de campo, así como la posibilidad de utilizar dos enfoques comparativos que pueden aportar información complementaria: i) comparaciones filogenéticamente independientes y ii) comparaciones cruzadas. Se abordan las siguientes preguntas:

- ¿Las semillas grandes representan una adaptación para la emergencia, la sobrevivencia y el reclutamiento de las plántulas en el ambiente de alta sombra, generado por el dosel cerrado del bosque, pero no así en ambientes con alta disponibilidad de luz, como los claros de la selva?
- ¿La masa de la semilla está asociada funcionalmente con el nivel de limitación en luz en el hábitat, o bien con otros factores en el ambiente de establecimiento?

La exploración de las preguntas anteriores se encuentra limitada en este estudio, debido al reducido número de especies a comparar. Una consecuencia importante es la baja potencia estadística en cualquier análisis. En contraste, se ofrece una exploración detallada de los efectos de la masa de la semilla que pueden dar luz sobre la función de la masa de la semilla en grupos más amplios de especies. En este estudio sólo se discuten hipótesis derivadas de las tendencias encontradas, utilizando como marco de referencia resultados de otros estudios comparativos, así

como resultados de los estudios experimentales analizando las consecuencias ecológicas de la variación intraespecífica para el mismo conjunto de especies aquí tratadas (Capítulo 3).

MÉTODOS

Sistema de estudio

Se estudiaron ocho especies de árboles-arbustos del género Psychotria coexistentes en el sotobosque de la selva de los Tuxtlas, Veracruz, México. Estas son: P. limonensis K. Krause, P. graciliflora Benth, P. chagrensis Standley, P. papantlensis (Oersted) Hemsley, P. flava Oersted ex Standley, P. faxlucens Lorence y Dwyer, P. simiarum Standley y P. veracruzensis Lorence and Dwyer. El tamaño de las semillas entre las especies varía en dos órdenes de magnitud, desde 0.007 g a 0.38 g en peso fresco con testa. Esta variación no parece estar asociada a diferencias entre las categorías taxonómicas propuestas dentro del grupo, ya que existe una varianza similar tanto dentro como entre secciones taxonómicas (Paz, datos no publicados). Los frutos de todas las especies son drupas de color rojo a azul intenso, regularmente contienen dos semillas ovadas con una morfología básica similar a la del café. Todas las especies parecen ser dispersadas principalmente por aves y algunos roedores (Sinaca e Ibarra-Manríquez, com. pers.). Los individuos adultos parecen ocupar preferencialmente sitios con diferente apertura de dosel en el bosque, desde sitios con alta sombra (P. faxlucens), hasta sitios con alta disponibilidad de luz (P. limonensis). La dispersión de los frutos ocurre entre los meses de noviembre a enero, generando la presencia simultánea en el suelo de semillas de la mayoría de las especies (Ibarra-Manríquez; Sinaca y Paz, obs. pers.)

Evaluación del éxito de reclutamiento de plántulas.

En este estudio, tres variables indicadoras del desempeño de las plántulas de las especies fueron consideradas para explorar hipótesis evolutivas: i) la probabilidad de emergencia de plántulas (“emergencia”), ii) la probabilidad de sobrevivencia de plántulas hasta el primer año de vida (“sobrevivencia”), y iii) un índice de éxito de reclutamiento de plántulas (“IER”), el cual fue calculado como el producto entre la emergencia, la sobrevivencia y la biomasa seca de las plántulas al año de vida (escala log). Se plantea este índice como indicador tanto de la probabilidad que tienen los individuos de sobrevivir hasta el primer año de vida, así como de el potencial de sobrevivencia futura como plántulas.

La emergencia, la sobrevivencia y la biomasa alcanzada por plántulas de Psychotria después del primer año de vida en hábitats naturales con diferentes niveles de luz (Capítulos 4 y 5) fueron evaluados en estudios previos. En el campo, se sembraron semillas que representan la variación natural de poblaciones de siete especies (P. limonensis, P. graciliflora, P. chagensis, P. papantlensis, P. simiarum, P. flava y P. faxlucens), dentro de tres sitios con dosel abierto -claros de un año de edad y mayores a 300 m²- y tres sitios con dosel cerrado -bosque cerrado-, (ver Capítulo 3). Por otra parte, la sobrevivencia y la biomasa de plántulas de Psychotria al primer año se evaluaron también en condiciones de luz controlada. En invernadero plántulas recién emergidas de cinco especies (P. limonensis, P. veracruzensis, P. papantlensis, P. flava y P. faxlucens) fueron sometidas a dos tratamientos de luz; luz baja (PAR ($x \pm e.e$) = 13.1 ± 2.33 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; temperatura máxima del aire (TM) = 28.1 ± 0.5 °C; cociente R/RL = 0.6 ± 0.05) y luz alta (PAR = 105.7 ± 9.33 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; TM = 32.7 ± 1.2 °C; R/RL = 1.23 ± 0.2), con los cuales se simularon los ambientes lumínicos registrados en claros grandes (mayores a 300 m²) y sitios bajo el dosel cerrado en la selva de los Tuxtlas (Vázquez-Yanes, et al., 1990).

Análisis estadístico.

Para explorar la hipótesis de una función adaptativa de la masa de la semilla a diferentes ambientes lumínicos del bosque, se realizaron dos procedimientos i) comparaciones entre contrastes filogenéticamente independientes, sensu Felsenstein (1985) para las variables: emergencia, sobrevivencia e índice de reclutamiento, y ii) la comparación de el análisis de contrastes independientes con los resultados obtenidos en estudios previos donde se analizó la emergencia y la sobrevivencia de plántulas, tomando a cada especie como un punto independiente (Capítulos 4 y 5). Además en el presente estudio, también se realizaron comparaciones cruzadas para una variable más; el índice de éxito de reclutamiento.

En las comparaciones independientes se tomaron en cuenta tres hipótesis de relaciones filogenéticas entre las especies aquí estudiadas (Fig. 1), construidos a partir de un análisis de parsimonia de caracteres morfológicos no relacionados directamente con la masa de la semilla (Capítulo 2). Tres conjuntos de contrastes independientes para la masa de la semilla y para las variables de desempeño de plántulas, fueron derivados a partir de los árboles. Cada contraste es una comparación de dos taxa o elementos de un clado, que comparten un ancestro común inmediato, lo cual permite disminuir la posibilidad de que diferencias entre los atributos de cualquier par de taxa sean debidas a que las especies presenten atributos que han heredado de otras especies de su linaje (Harvey y Pagel, 1991). Para cada variable (masa de semilla y variables de desempeño) y para cada hábitat, los contrastes fueron calculados como la diferencia entre los valores promedio presentes en los elementos de cada clado, siguiendo el procedimiento indicado por Harvey y Pagel, (1991). Para homogeneizar varianzas entre contrastes de masa de semilla la variable original se transformó a una escala logarítmica. Asimismo, con el fin de asegurar la normalidad de los contrastes de emergencia y sobrevivencia, las variables originales

fueron transformadas como la raíz cuadrada del arcoseno. Debido a que no se conoce la longitud de cada rama del árbol filogenético, se asumió longitudes iguales. El cálculo de los contrastes estandarizados por su varianza, se realizó utilizando el paquete estadístico CAIC ver 2.0 (Purvis y Raumbaut, 1995).

La hipótesis de una relación funcional positiva entre la masa de la semilla y cada variable del desempeño en cada hábitat o condición lumínica, se probó mediante un análisis de regresión con intercepto cero entre los contrastes de masa de semilla y los contrastes de cada variable de establecimiento.

En las comparaciones cruzadas, la posible relación funcional entre la masa de la semilla y las diferentes variables del desempeño de plántulas, así como el cambio en estas relaciones con el hábitat lumínico, se probó usando modelos de regresión logística o bien simple, de acuerdo al tipo de variable. Cada punto en la regresión fue derivado a partir de un mínimo de 400 semillas por cada especie por hábitat. Todos los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el programa SAS ver 6.08 (SAS, 1994).

RESULTADOS

Contrastes filogenéticamente independientes.

En condiciones de alta sombra en el suelo de la selva, un aumento en la masa de la semilla tendió a estar asociado a un aumento en cada una de las variables de desempeño evaluadas: probabilidad de emergencia, sobrevivencia e índice de reclutamiento de las plántulas, al menos a una significancia marginal: $p < 0.10$ en seis casos y $p < 0.05$ en 3 casos (Figs. 2, 3 y 4). Este resultado ocurrió como una tendencia general para todas las hipótesis filogenéticas

consideradas, aunque el nivel de significancia de las correlaciones varió con la variable de desempeño. Por ejemplo, la sobrevivencia presentó una correlación marginal con la masa de la semilla en las tres filogenias, en tanto que el índice de reclutamiento presentó correlaciones significativas al 5% en dos de las tres filogenias.

En los claros del bosque se observó una situación diferente. En este hábitat un aumento en la masa de la semilla no estuvo relacionado con un cambio en las variables de desempeño para ninguna de las filogenias consideradas (Figs. 2, 3 y 4).

En condiciones controladas de invernadero, bajo el tratamiento de sombra, un aumento en la masa de la semilla estuvo relacionado con un aumento en la sobrevivencia de las plántulas, independientemente de la filogenia considerada, en tanto que ninguna relación fue detectada en la condición de luz alta (Fig. 3 a, b, c).

Comparaciones cruzadas.

El índice de reclutamiento varió de manera cuadrática con la masa de la semilla, independientemente del hábitat; tendió a aumentar en un rango de semillas pequeñas a intermedias, en tanto que tendió a disminuir en el rango de semillas grandes, aunque una especie (*P. simiarum*) presentó valores extremadamente bajos, y no siguió la tendencia general (Fig. 5). Este resultado coincidió con las tendencias reportadas previamente para la sobrevivencia de plántulas en ambos hábitats (Fig. 5). Los resultados previamente obtenidos para la emergencia de plántulas indican un aumento en la probabilidad de emergencia hacia semillas grandes en el bosque con dosel cerrado, pero no así en los claros, donde una relación cuadrática similar a la obtenida en la sobrevivencia fué detectada (Fig. 5).

En condiciones de sombra en el invernadero, la sobrevivencia de las plántulas aumentó linealmente con la masa de la semilla ($T_{18} = 4.65$; $P < 0.002$), en tanto que en condiciones no limitantes en luz la sobrevivencia no estuvo asociada con la masa de la semilla ($T_{18} = 0.238$; $P < 0.9$).

DISCUSIÓN

Correlación masa de la semilla - desempeño de plántulas: contrastes independientes vs. comparaciones cruzadas.

En el hábitat abierto del bosque la masa de la semilla no afectó la emergencia, la sobrevivencia, ni éxito de reclutamiento de plántulas. En contraste, en el ambiente de sombra bajo el dosel cerrado del bosque, la conclusión sobre la función ecológica de un aumento en la masa de la semilla fué sensible al método comparativo utilizado; comparaciones cruzadas vs comparaciones filogenéticamente independientes.

Los análisis de contrastes independientes sugirieron como tendencia general, que en el hábitat sombreado, las semillas grandes favorecen el éxito de reclutamiento de nuevas plántulas en el hábitat sombreado del bosque, y no son relevantes para el reclutamiento en los claros. Un aumento en la masa de la semilla parece afectar el éxito de reclutamiento por dos vías: i) favorece la probabilidad de transitar desde semilla a plántula, y ii) favorece la sobrevivencia de las plántulas durante su primer año de vida. Si bien la mayor parte de las correlaciones entre contrastes de masa de la semilla y contrastes de las diferentes variables del desempeño tuvieron una significancia solo marginal ($P < 0.10$), la consistencia de relaciones positivas restringidas sólo a el hábitat sombreado en todas las variables de respuesta y en todas las filogenias

propuestas, sugiere la existencia de relaciones reales, limitadas por el escaso número de especies comparadas en este estudio.

Al igual que las comparaciones independientes, las comparaciones cruzadas detectaron ventajas de semillas grandes en la emergencia de las plántulas en el hábitat sombreado del bosque. Sin embargo no indicaron que las semillas grandes favorecen la sobrevivencia ni tampoco el reclutamiento final de las plántulas bajo la sombra.

El mapeo de la dirección de los contrastes (positiva o negativa) en las diferentes variables de desempeño a lo largo de las ramas de los árboles filogenéticos, sugiere posibles explicaciones a las discrepancias y similitudes de los resultados entre métodos.

En las comparaciones cruzadas, la ausencia de una tendencia general de relaciones positivas entre la masa de semilla y la sobrevivencia y el éxito de reclutamiento de plántulas, en el hábitat sombreado del bosque, parece deberse a un factor de confusión dado por el parentesco entre las especies. En particular, características propias de linajes equivalentes a subgéneros, parecen determinar de manera importante la sobrevivencia bajo el dosel cerrado del bosque. En la sombra, los valores de sobrevivencia y éxito de reclutamiento fueron más altos en el linaje correspondiente al subgénero *Psychotria* que en el linaje hermano (contraste negativo en la raíz de todas las filogenias propuestas), aunque en los contrastes al interior de cada linaje las semillas grandes tuvieron el mayor desempeño. En las comparaciones cruzadas esto se reflejó en valores del desempeño extremadamente bajos en las especies no pertenecientes al subgénero *Psychotria*: *P. simiarum* y *P. faxlucens*, los cuales determinaron un patrón de variación no explicado por una relación positiva (ver Fig. 5). Un resultado similar fue encontrado por Armstrong y Westoby (1993) al analizar, mediante contrastes independientes, los efectos de la masa de la semilla en la sobrevivencia de plántulas después de una defoliación severa. Dentro de

linajes (familias o subfamilias) la masa de la semilla favoreció el desempeño de plántulas, pero entre linajes otras características parecen explicar una alto porcentaje en la varianza del desempeño de las plántulas. Armstrong y Westoby, (1993) sugieren que características directamente relacionadas con el sistema fotosintético (independiente de las reservas maternas) pueden generar variación entre linajes en la sobrevivencia de las plántulas en condiciones de déficit de carbono. (Field, 1988; Chapin, et al., 1993; Osunkoya et al., 1992, entre otros). En Psychotria, en cambio, dos evidencias sugieren que la variación de la sobrevivencia de plántulas en condiciones naturales entre linajes parece estar más asociada con características del sistema de defensa de las plántulas. Por un lado, los efectos del parentesco entre especies del mismo subgénero se manifestaron sólo en el campo, pero no en invernadero, donde se controlaron otros factores ecológicos. Por otro lado, observaciones de campo indican que las especies no pertenecientes al subgénero Psychotria sufrieron un mayor ataque por herbívoros, independientemente del hábitat lumínico (Paz, datos no publicados).

Los resultados encontrados en el invernadero confirman las evidencias detectadas en múltiples estudios comparativos en condiciones aisladas; la masa de la semilla afecta la fisiología de la tolerancia de las plántulas a la sombra (Capítulo 5). Sin embargo, como se ha discutido anteriormente, en condiciones de campo la importancia de los efectos de la masa de la semilla sobre la fisiología de la tolerancia a la sombra parece estar sujeta a la respuesta de las plantas ante factores de mortalidad diferentes a la limitación en luz.

Las correlaciones obtenidas en este estudio sugieren que la función más consistente de la masa de las semillas en la sombra, es aquella relacionada con las ventajas que ofrecen semillas grandes en la transición semilla a plántula; los efectos positivos de la masa de la semilla sobre la emergencia se observaron independientemente del control del parentesco filogenético. El

mecanismo implicado parece ser principalmente físico; las semillas con mayor masa producen plántulas con mayor biomasa y por tanto mayor probabilidad de vencer la barrera física impuesta por el suelo y litter (ver Facelli y Pickett, 1987). En Psychotria, la ausencia de efectos positivos de la masa de la semilla sobre la emergencia en los claros del bosque, esta relacionada con una mayor actividad de granívoros vertebrados en los claros, los cuales consumen selectivamente semillas grandes y reducen la probabilidad de transición semilla-plántula en dicho hábitat (Capítulo 4).

La masa de la semilla como una adaptación a la sombra.

La correlación entre un aumento en la masa de la semilla y un aumento en el éxito de reclutamiento de las plántulas en el ambiente sombreado del bosque, sugiere que existen presiones selectivas que pudieron haber moldeado la variación de la masa de las semillas al interior del género Psychotria. Tres evidencias experimentales previas apoyan fuertemente esta hipótesis. Primero, para las mismas especies de Psychotria se han documentado factores ecológicos que pueden explicar las ventajas de plántulas de especies con semillas más grandes en el hábitat sombreado del bosque (Capítulos 4 y 5). Segundo, se han documentado ventajas de las semillas grandes en el reclutamiento de plántulas en la sombra también al interior de las especies (Capítulo 6). Tercero, se ha encontrado que presiones selectivas similares operan tanto dentro como entre las especies (Capítulos 3,4,5,6). Por supuesto una hipótesis de evolución de la masa de la semilla por selección natural requiere la evidencia de herencia genética en dicho carácter, sin embargo al momento no se cuenta con información al respecto.

La evidencia de variación en el reclutamiento de plántulas en la sombra asociada a características propias de cada linaje (subgénero) y no a la masa de la semilla, sugiere que los

procesos de adaptación a la sobrevivencia en sombra vía cambios en la masa de la semilla pueden estar restringidos en el marco de la variación de otras características entre los linajes. Si se asume que la evolución de la masa de la semilla en cada especie ha ocurrido como resultado de un compromiso entre la sobrevivencia de propágulos y el número de los mismos (dinámica Smith y Fretwell, 1987), la variación en características linaje-específicas que determinan sobrevivencia diferencial en la sombra, puede promover variación en las dinámicas Smith-Fretwell, seguidas por las especies de cada linaje y por tanto ser una fuente de variación en la masa de la semilla alcanzada entre especies congénicas. La magnitud de esta restricción en la función de la masa de la semilla no puede ser evaluada en este estudio, dado el escaso número de especies en cada linaje, así como probablemente, el reducido ámbito de variación en masa de semilla considerado.

Hasta el momento no existen otros trabajos experimentales al interior de géneros que permitan valorar la importancia relativa de las restricciones filogenéticas vs la masa de la semilla en la tolerancia a la sombra. Sin embargo, dos predicciones de un escenario evolutivo en el cual la masa de las semillas tiene una baja jerarquía en la constelación de características que determinan la tolerancia de plántulas a la sombra, parecen ser consistentes con los resultados de otros estudios comparativos en bosques tropicales: i) una amplia variación en masa de semilla entre especies congénicas dentro de ambientes sombreados, y ii) la ausencia de diferencias en la masa de semillas entre especies congénicas que se reclutan en distintos hábitats lumínicos. Por ejemplo, en dos de los géneros con la mayor riqueza de especies presentes en el sotobosque de la selva; Piper (Vazquez-Yanes) y Miconia (Elisson, Denslow, Loiselle y Brenes, 1993), se ha detectado una amplia variación en masa de semilla (.01 mg a 10 mg), para especies que parecen reclutarse en la sombra, aunque en ninguno de estos estudios se ha abordado el efecto

de la masa de la semilla. Por otra parte, en el único análisis correlativo diseñado para explorar la función de la masa de la semilla al interior de los géneros de familias comunes, Grubb y Metcalfe, (1996) no detectaron diferencias en la masa de la semilla entre especies que se reclutan en la sombra y especies que se reclutan en sitios abiertos.

En este mismo estudio, Grubb y Metcalfe (1996) concluyen que la presencia de una asociación entre masa de la semilla y hábitat de establecimiento al nivel de géneros dentro de las mismas familias, pero no al interior de los mismos, es producto de una escasa variación en la masa de la semilla por abajo del nivel de género, debida posiblemente a la pérdida de variación genética. Es decir, que los procesos de adaptación a la sombra vía la masa de la semilla pudieron ocurrir sólo en los linajes que dieron origen a géneros. Las evidencias ofrecidas en este estudio, sugieren una explicación alternativa. Los procesos de adaptación a la sombra vía la masa de la semilla pueden ocurrir entre las especies congénéricas aún cuando estas presentan una variación reducida en la masa de la semilla (0.004 g a 0.38 g). Estos procesos pueden ocurrir como ajustes finos al ambiente dentro de cada linaje (por ejemplo subgéneros), después de que otras características propias de cada linaje determinan diferencias mayores en la tolerancia a la sombra. Es decir, en la constelación de características que determinan la tolerancia a la sombra, al nivel de géneros la masa de la semilla puede ser la característica más importante, dado un mayor rango de variación a este nivel, en tanto que al interior de los géneros la masa de la semilla puede tener una importancia secundaria, cuyos efectos están restringidos al interior de linajes.

Dado que las presiones selectivas pueden cambiar con la masa de la semilla, como ha sido mostrado para Psychotria en estudios previos (Capítulos 3 y 4) las predicciones de la función de la masa de la semilla pueden cambiar con el rango de variación absoluta considerado.

Si la variación en masa de semilla esta restringida por la filogenia, entonces es importante considerar la función ecológica de la masa de la semilla al interior de grupos filogenéticos particulares.

El conjunto de evidencias generadas hasta ahora por diversos investigadores sugiere un escenario evolutivo en el cual se puede enmarcar la función ecológica de la masa de las semillas. Primero la variación en masa de las semillas parece estar estructurada entre los grupos filogenéticos; i) La variación dentro de linajes es menor que entre linajes. Entonces diferentes funciones de la masa de la semilla pueden ser esperables para cada linaje, como familias, por ejemplo. ii) En general, existe una disminución en la variación relativa de la masa de la semilla a lo largo de los linajes. Esto puede tener dos efectos contrarios: a) una reducción de las ventajas o desventajas relativas entre semillas grandes y pequeñas, y b) una mayor probabilidad de que la masa de la semilla sea la única característica responsable de una función ecológica. La importancia relativa de estas dos variables a lo largo de los linajes puede determinar que tan recientes pueden ser los procesos adaptativos vía la masa de la semilla. Las evidencias aportadas por este estudio sugieren la posibilidad de que en el género Psychotria, la masa de la semilla pueda tener una función ecológica actual, restringida al marco de variación de otras características entre linajes al interior del género.

Desde el punto de vista ecológico, la función de la masa de la semilla tiene que ser abordado en el contexto de la ancestría y el rango de variación existente dentro de cada linaje; familias, géneros, subgéneros, etc. La interacción con otras características variando entre linajes puede conducir a una amplia variación en la masa de las semillas de especies adaptadas para reclutarse en la sombra.

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio sugieren que la masa de la semilla favorece el reclutamiento de plántulas en el hábitat de alta sombra generado por el dosel cerrado del bosque. La potencia de esta afirmación, sin embargo, esta limitada por el número reducido de especies comparadas. Las ventajas de semillas grandes en la sombra ocurrieron tanto durante la fase de transición semilla-plántula, así como en la sobrevivencia de las plántulas durante el primer año de vida. Los efectos de la masa de la semilla en la transición semilla-plántula fueron independientes de la filogenia, en tanto que los efectos de esta característica en la fase de plántula y en el éxito de reclutamiento final parecen estar sujetos a la variación de otras características linaje específicas al interior del género. Características asociadas con el sistema de defensa contra herbívoros se sugieren como caracteres con mayor jerarquía que la masa de la semilla determinando la sobrevivencia de plántulas en hábitats naturales. Como hipótesis se plantea que la función de la masa de la semilla como una adaptación a la sombra durante el reclutamiento de las plántulas parece estar restringida a ajustes finos al interior de los linajes en el género estudiado. En términos ecológicos, es esperable la ocurrencia de una amplia variación en la masa de la semilla de especies que se reclutan bajo la sombra, donde la capacidad de reclutamiento parece ser resultado de la combinación de un complejo de características entre las cuales se encuentra la masa de la semilla.

LITERATURA CITADA.

- Ackerly D. D. y M. J. Donoghue. 1995. Phylogeny and ecology reconsidered. *Journal of Ecology* 83: 730-732.
- Armstrong, D. P. y M. Westoby. 1993. Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* 74: 1092-1100.
- Chapin, F. S. III, K. Autumn y F. Pugnaire. 1993. Evolution of suites of traits in relation to environmental stress. *American Naturalist*, 142: 578-592.
- Ellison, A.M., J.S. Denslow, B.A. Loiselle y D. Brenes. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* 74:1733-1749.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 125: 1-15.
- Fenner, M. y W. G. Lee. 1989. Growth of seedlings of pasture grasses and legumes deprived of single mineral nutrients. *Journal of Applied Ecology* 26: 223-232.
- Field, C.B. 1988. On the role of photosynthetic responses in constraining the habitat distribution of rainforest plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15: 343-358.
- Foster, S. A. y C. H. Janson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.
- Grubb, P. J. y D. J. Metcalfe. 1996. Adaptation and inertia in the Australian tropical lowland rain-forest flora: contradictory trends in intergeneric and intrageneric comparisons of seed size in relation to light demand. *Functional Ecology* 10: 512-520.
- Hammond, D. S. y V. K. Brown. 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology*, 76: 2544- 2561.
- Harvey, P. H. y M. D. Pagel. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.

- Kelly, C. K. y A. Purvis. 1993. Seed size and establishment conditions in tropical trees. On the use of taxonomic relatedness in determining ecological patterns. *Oecologia*, 94: 356-360.
- Kelly, C. K. 1995. Seed size in tropical trees: a comparative study of factors affecting seed size in Peruvian angiosperms. *Oecologia* 102: 377-388.
- Kitayima, K. 1996. Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedlings. In: Sawaine, M.D. (ed.). The ecology of tropical forest tree seedlings. UNESCO and The Parthenon Publishing Group, Paris, France.
- Lord, J., M. Westoby y M. Leishman. 1995. Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche conservatism, and adaptation. *American Naturalist* 146: 349-346.
- Mazer, S. J. 1990. Seed mass of Indiana Dune genera and families: taxonomic and ecological correlates. *Evolutionary Ecology* 4: 325-357.
- Metcalf, D. J. y P. J. Gubb. 1995. Seed mass and light requirements for regeneration in Southeast Asian rain forest. *Canadian Journal of Botany* 73: 817-826.
- Mustart, P. J. y R. M. Cowling. 1992. Seed size, phylogeny and adaptation in two closely related Proteaceae species-pairs. *Oecologia* 91: 292-295.
- Osunkoya, O. O. J. E. Ash, M.S. Hopkins y A.W. Graham. 1994. Influence of seed size and seedling attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland *Journal of Ecology*, 82: 149-163.
- Paz, H., S. J. Mazer y M. Martínez-Ramos. Effects of seed mass and environmental factors on seedling emergence within seven species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology*, en prensa
- Purvis, A. y A. Rambaut. 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC ver 2.0): an Apple Machintosh application for analysing comparative data. *Computer*

- Applications Biosciences, 11: 247-251.
- SAS. 1994. SAS/STAT User's Guide, V. 6.08. SAS Institute, Inc., Cary, North Carolina.
- Smith, C. C. and S. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108: 499-506.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press. New York.
- Silvertown, J. y M. Dodd. 1997. Comparing plants and connecting traits. In: Silvertown, M. y M. Franco y J. L. Harper (eds.). *Plant life histories: ecology, phylogeny and evolution*. Cambridge University Press, UK.
- Van Groenendael, J.M. 1997. Comparative ecology of clonal plants. In: Silvertown, M. y M. Franco y J. L. Harper (eds.). *Plant life histories: ecology, phylogeny and evolution*. Cambridge University Press, UK.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincon, M. E. Sanchez-Coronado, P. Huante, J. R. Toledo y V. L. Barradas. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: Effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.
- Wanntorp, H. E., D. R. Brooks, T. Nilsson, S. Nylin, F. Ronquist, y S. Stearns. 1990. Phylogenetic approaches in ecology. *Oikos*, 57: 119-132.
- Westoby, M., E. Jurado y M. Leishman. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology and Evolution*. 7: 368-372.
- Westoby, M. M. R. Leishman y J. M. Lord. 1995a. 'On missinterpreting the phylogenetic correction'. *Journal of Ecology* 83: 531-534.
- Westoby, M., M. R. Leishman y J. M. Lord. 1995b. Further remarks on 'phylogenetic correction'. *Journal of Ecology* 83: 727-730.
- Westoby, M. M. R. Leishman y J. M. Lord. 1995c. Issues of interpretation after relating comparative datasets to phylogeny. *Journal of Ecology* 83: 892-893.

Westoby, M. M. R. Leishman y J. M. Lord. 1997. Comparative ecology of seed size and dispersal. In: Silvertown, M. y M. Franco y J. L. Harper (eds.). Plant life histories: ecology, phylogeny and evolution. Cambridge University Press, UK.

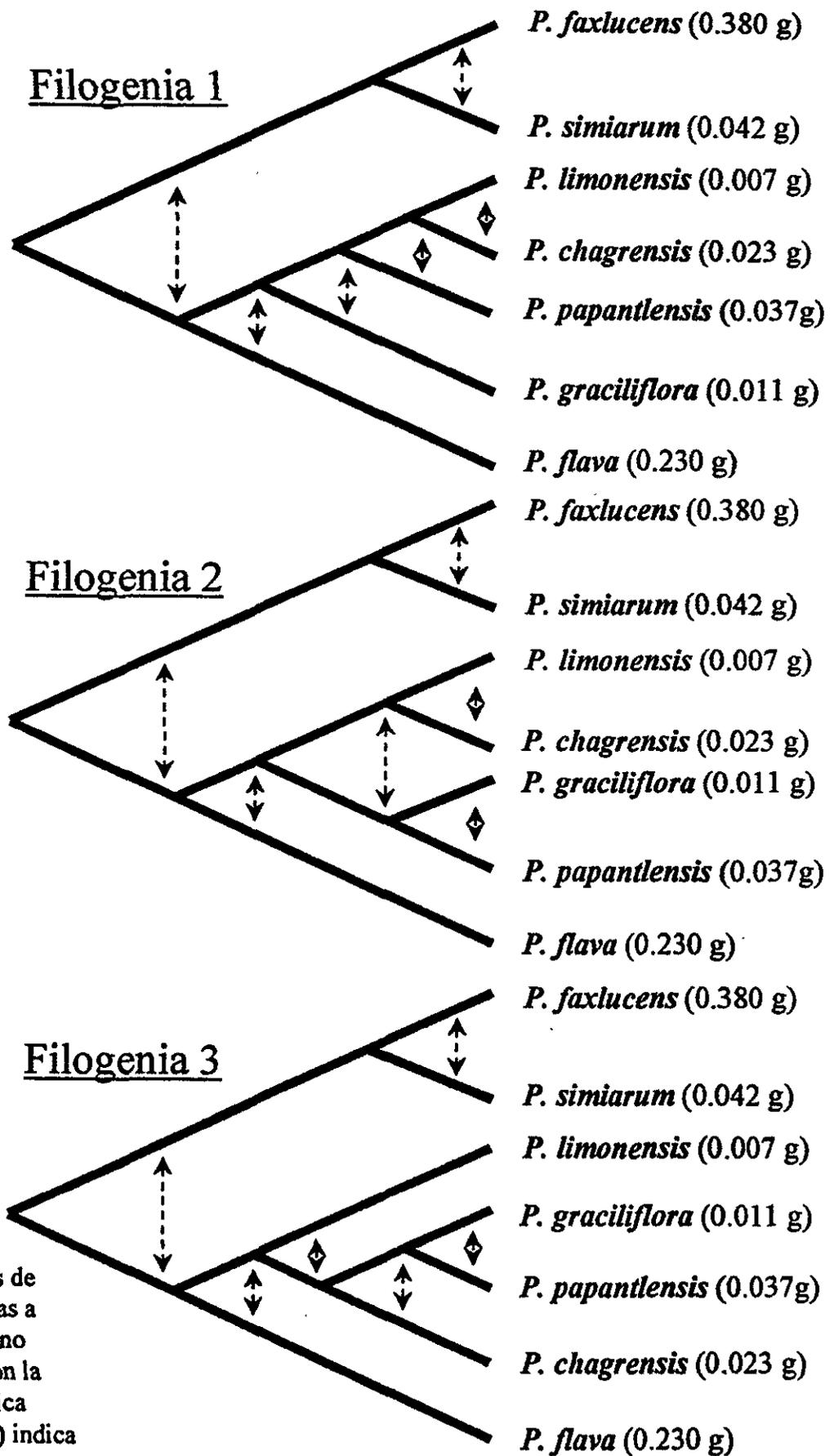


Fig. 1 Hipótesis filogenéticas de máxima parsimonia, obtenidas a partir de datos morfológicos no relacionados directamente con la masa de la semilla. <-> indica contraste entre dos nodos. (g) indica masa de semilla promedio en gramos.

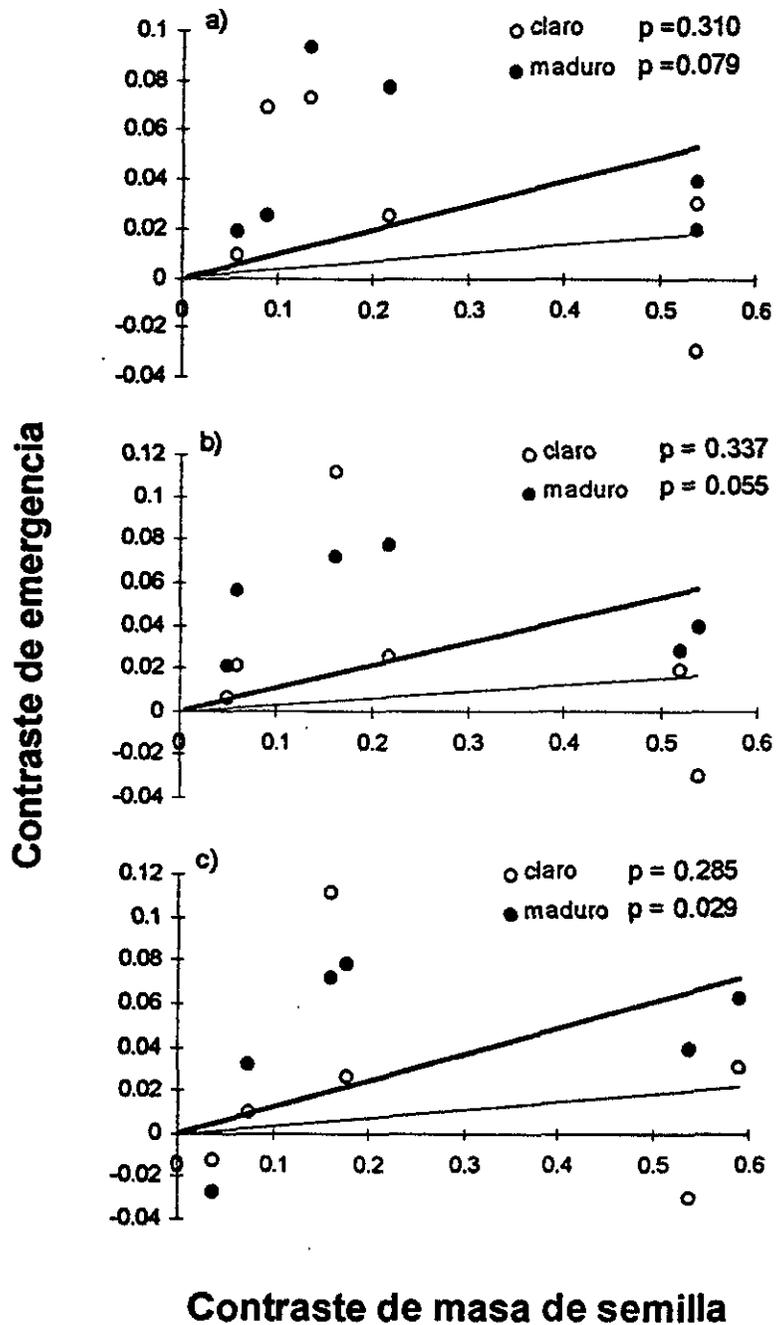


Fig. 2. Contrastes de la probabilidad de emergencia de plántulas en relación a contrastes en masa de semilla para especies de *Psychotria* en dos hábitats con diferente disponibilidad de luz, en la selva de Los Tuxtlas. Se presentan tres grupos de contrastes, a), b), c), derivados de tres hipótesis de relaciones filogenéticas entre las especies. Las líneas representan regresiones lineales con intercepto cero. Se presentan los valores de probabilidad para la hipótesis nula de una relación no positiva entre contrastes de emergencia y masa de semilla.

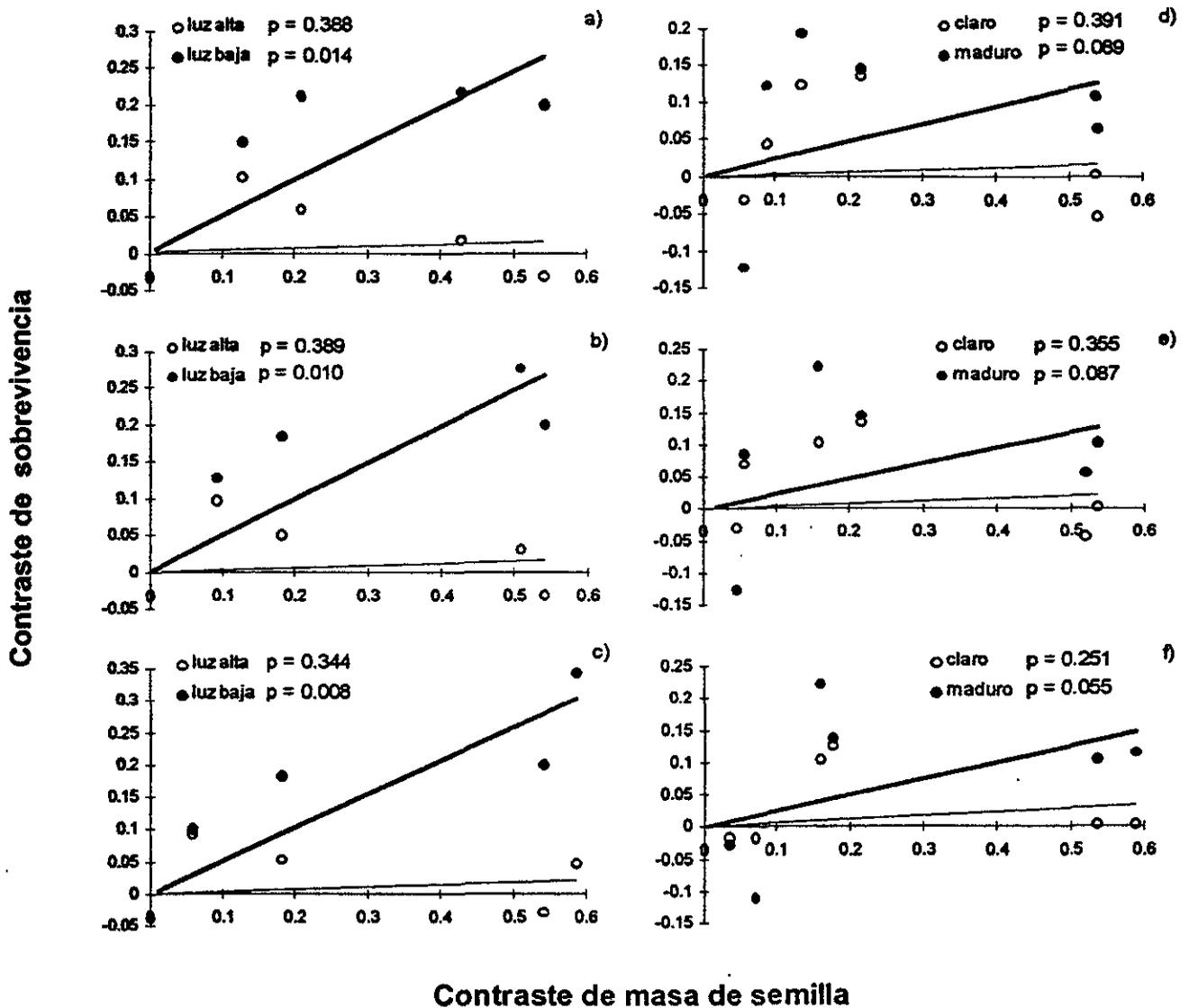


Fig. 3. Contrastes de la probabilidad de sobrevivencia de plántulas al primer año de vida en relación a contrastes en masa de semilla, para especies de *Psychotria* en dos hábitats con diferente disponibilidad de luz, en invernadero y en campo, en la selva de Los Tuxtlas. Para cada experimento se presentan tres grupos de contrastes (a,b,c, en invernadero y d,e,f, en campo) derivados de tres hipótesis de relaciones filogenéticas entre las especies. Las líneas representan regresiones lineales con intercepto cero. Se presentan los valores de probabilidad para la hipótesis nula de una relación no positiva entre contrastes de emergencia y masa de semilla.

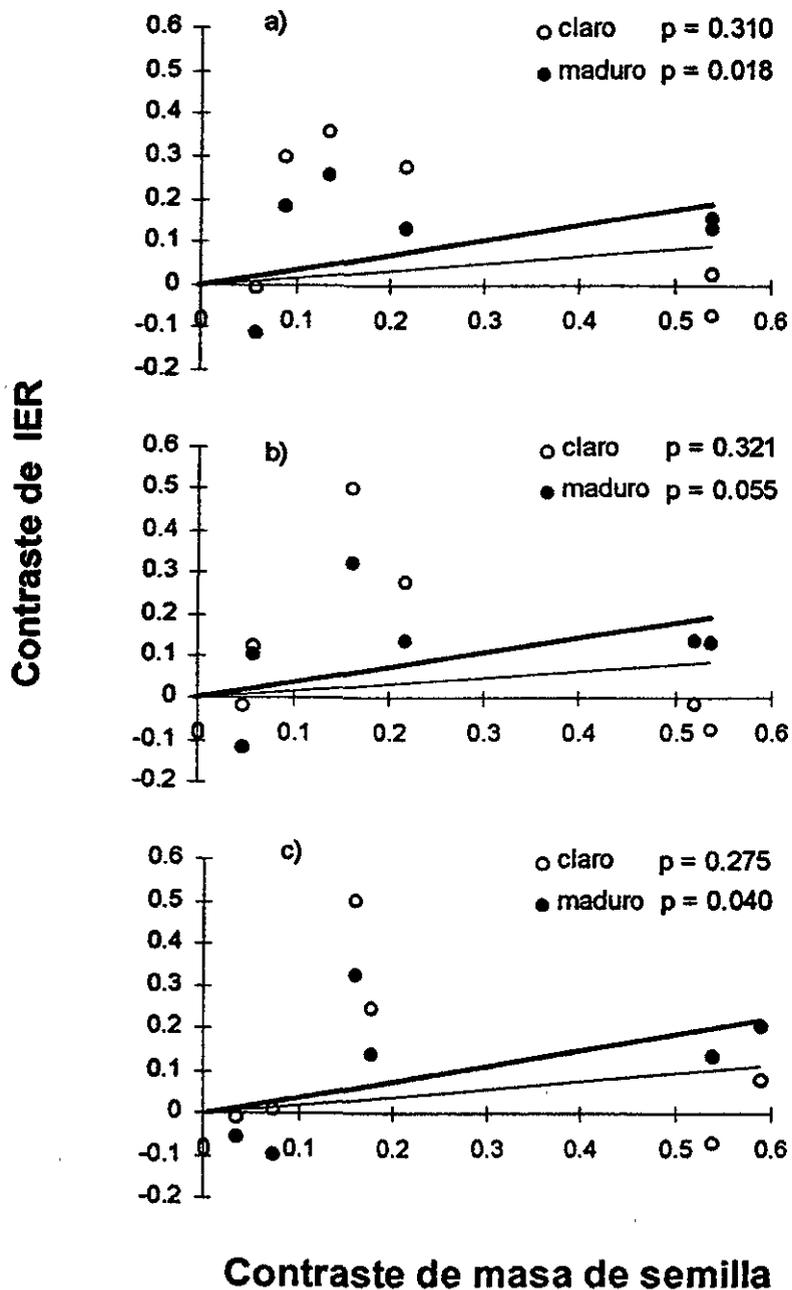


Fig. 4. Contrastes de el índice de éxito de reclutamiento de individuos en relación a contrastes en masa de semilla para especies de *Psychotria* en dos hábitats con diferente disponibilidad de luz, en la selva de Los Tuxtlas. Se presentan tres grupos de contrastes (a, b, c), derivados de tres hipótesis de relaciones filogenéticas entre las especies. Las líneas representan regresiones lineales con intercepto cero. Se presentan los valores de probabilidad para la hipótesis nula de una relación no positiva entre contrastes de emergencia y masa de semilla.

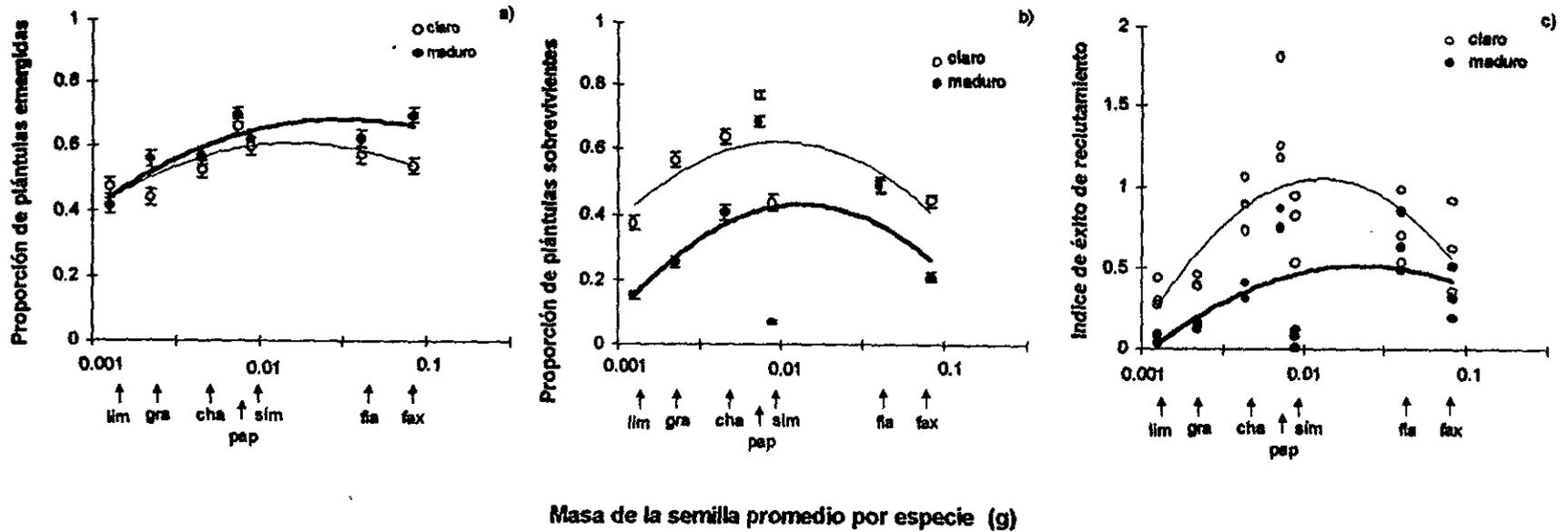


Fig. 5.- Emergencia, sobrevivencia y éxito de reclutamiento de plántulas a un año de edad en relación a la masa promedio de la semilla por especie, en hábitats contrastantes del bosque: claros y bosque con dosel cerrado. En los casos a) y b) cada punto representa la emergencia y sobrevivencia promedio del total de plántulas por especie por ambiente, en tanto que en el caso C cada punto representa los valores de éxito de reclutamiento por sitio por ambiente. Las curvas representan regresiones cuadráticas significativas para cada hábitat ($P < 0.05$). Un análisis de ANCOVA no detectó diferencias en las tendencias entre hábitats, excepto en la emergencia de plántulas. ($X^2 =$; $P < 0.05$).

CAPITULO VII.
DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES.

En el presente estudio se han abordado dos preguntas generales acerca de la ecología y evolución de la masa de la semilla:

1.- ¿Cuál es el papel de la masa de la semilla como determinante de el éxito de reclutamiento de plántulas y en última instancia de la distribución de las especies de plantas entre hábitats con diferente nivel de recurso luz?

2.- ¿La variación existente en la masa de la semilla entre las especies puede ser resultado de procesos de adaptación a los hábitats de reclutamiento de plántulas? En particular, ¿las semillas grandes pueden representar una adaptación a hábitats con baja disponibilidad en luz?

Estos tópicos fueron evaluados a través de preguntas particulares ubicadas en un sistema experimental de especies congénéricas y simpátricas expuestas a dos hábitats naturales del bosque tropical con disponibilidad de luz contrastante; claros y bosque con dosel cerrado. Este sistema experimental permitió el control de diferencias importantes entre las especies, debidas a historias evolutivas marcadamente distintas. La utilización de un enfoque experimental y comparativo de las consecuencias de la masa de la semilla dentro de las especies como entre las mismas, permitió explorar el funcionamiento de la masa de la semilla a dos escalas; ecológica, explorando procesos actuales de reclutamiento diferencial entre individuos con diferente masa de semilla, e histórica; explorando patrones del funcionamiento de la masa de la semilla a lo largo de linajes de especies. Finalmente, el uso de experimentos en condiciones naturales y controladas, permitió evaluar los efectos de factores ecológicos determinantes de el éxito de reclutamiento de individuos y especies con diferente masa de semilla, tales como: el nivel de energía fotosintéticamente activa, los granívoros y la cobertura por hojarasca y suelo.

En esta sección se discuten los aportes generados por este trabajo en el contexto del conocimiento actual sobre la ecología y evolución de la masa de la semilla y se plantea una agenda de trabajo sobre aspectos interesantes a investigar.

Valor ecológico de la masa de las semillas en el reclutamiento.

Los resultados de este estudio indican que al interior de las poblaciones naturales de Psychotria, la masa de la semilla afecta el éxito de reclutamiento de las plántulas en el bosque. Esto constituye una de las primeras evidencias de procesos de éxito diferencial en el reclutamiento asociado a la masa de las semillas en poblaciones naturales, y en particular en bosques tropicales húmedos. Un estudio anterior, realizado con una población de Virola surinamensis (un árbol del dosel, en Panamá) sugiere también el potencial de procesos de selección fenotípica sobre el tamaño de las semillas (Howe, et al. 1985).

Como una tendencia general al interior de las especies, en el hábitat limitante en luz, las semillas grandes tuvieron mayor éxito de reclutamiento como plántulas que las semillas pequeñas, en tanto que en los claros el reclutamiento no varió con la masa de las semillas (Tabla 1- 8). Este patrón resultó principalmente de una mayor sobrevivencia bajo las sombra, de aquellas plántulas provenientes de semillas grandes, y no de efectos de la masa de la semilla en la germinación ni tampoco en la habilidad de las plántulas para emerger (Tabla 1- 7 y 6). Es decir, la masa de las semillas no afectó la capacidad de inbibición y germinación, ni tampoco, como tendencia general, la probabilidad de sobrevivir a depredadores o vencer barreras físicas. La tendencia de una mayor sobrevivencia de plántulas de semillas grandes encontrada también en el invernadero, aislando otros factores de mortalidad distintos a la luz, apoya la hipótesis de que la masa de las semillas afecta la fisiología de la tolerancia a la sombra (Tabla 1-3). Sin embargo, un efecto de la masa de la semilla más importante en

condiciones de campo, sugiere que además de la luz otros factores ambientales parecen favorecer semillas grandes en el hábitat de sombra (Tabla 1- 7). Se ha planteado que otros factores que disminuyen el balance de carbono en las plántulas, tales como los herbívoros u otros agentes de daño físico, como los objetos que caen del dosel, pueden tener efectos intensificados en condiciones limitantes en luz (Foster, 1986).

Un mayor riesgo de depredación hacia semillas grandes no fue un patrón general, como ha sido planteado en múltiples estudios (Reader, 1993). En algunas especies las semillas con mayor masa tuvieron el mayor riesgo de ataque por granívoros, en tanto que en otras no hubo preferencia, o bien las semillas más atacadas fueron las más pequeñas, y estos efectos no estuvieron asociados preferencialmente a un hábitat (Tabla 1- 4). Al parecer la selectividad hacia semillas pequeñas o bien hacia semillas grandes dentro de las especies es resultado de diferentes grupos de granívoros operando sobre las especies de acuerdo a el rango de tamaños de sus semillas. En particular semillas pequeñas atacadas por hormigas y semillas grandes atacadas por vertebrados.

La propuesta común de que los granívoros pueden nulificar las ventajas de semillas grandes durante el proceso de reclutamiento (Reader, 1993; Dalling, et al., 1997) parece ser en parte apoyada en este estudio. Sin embargo, la fuerte variación entre las especies, en la contribución de los granívoros a los patrones del éxito diferencial de reclutamiento dependiente de la masa de las semillas, sugieren que este agente de mortalidad tiene un papel más complejo. Por ejemplo, en una especie los granívoros reforzaron las ventajas ofrecidas por semillas grandes para la sobrevivencia de las plántulas bajo la sombra (*P. papantlensis*), en tanto que en otra condujeron a un reclutamiento máximo de semillas con tamaño intermedio (*P. simiarum*).

A una escala de variación inter-específica la masa de las semillas también estuvo asociada con el desempeño de semillas y plántulas en el ambiente sombreado, aunque sus efectos fueron distintos a

los detectados al interior de las poblaciones (Tabla 1). A este nivel, la masa de las semillas estuvo relacionada con un mayor éxito en la emergencia pero no con la sobrevivencia de las plántulas. Al igual que al interior de las especies, la germinación no estuvo relacionada con la masa de las semillas. Estas diferencias parecen ser resultado de dos fenómenos: i) presiones selectivas comunes, cuyos efectos cambian con la escala de variación en la masa de la semilla, principalmente durante el proceso de la emergencia de plántulas y, ii) características propias de las especies que afectaron la sobrevivencia de las plántulas en mayor medida que la masa de las semillas.

Al parecer la variación en masa de semillas de alrededor de un orden de magnitud generó diferentes oportunidades para emerger bajo la hojarasca (Tabla 1-5), y expuso a las semillas a diferentes tipos de granívoros, con preferencias por tamaños de semillas distintas entre si y probablemente con niveles de actividad distintos entre hábitats. Las hormigas removieron sólo especies con semillas pequeñas en ambos hábitats, en tanto que lo opuesto ocurrió con vertebrados aunque sólo en los claros. Una explicación alternativa a las variación en el riesgo de remoción entre especies es que estas difieran en el nivel o tipo de defensas químicas contra granívoros. Si bien la información sobre contenidos químicos puede ser una pieza importante en el entendimiento del éxito de las semillas, aún no se cuenta con esta. En todo caso, la observación de variación en la selectividad de distintos tamaños de semillas dependiendo de el grupo de granívoros, al interior de las especies, indica a estos agentes como causales de la variación en el riesgo de remoción entre las especies. La información sobre el nivel de actividad de los diferentes gremios de granívoros entre los hábitats es aún escasa, y al menos, en el caso de vertebrados, no parece variar sistemáticamente entre claros y el bosque cerrado (Schupp, 1995). Fenómenos de cambio en la dirección o intensidad de un factor selectivo con la escala de variación de una misma característica, como la masa de la semilla,

pueden limitar de manera importante la generalización de predicciones de optimización al interior de las especies.

Al igual que al interior de las especies, también entre las especies se detectó evidencia de que semillas grandes ofrecen ventajas fisiológicas para la sobrevivencia de plántulas en condiciones limitantes en luz, como lo muestra el experimento de invernadero (Tabla 1-3). Sin embargo, la función de la masa de la semilla en los hábitats naturales, donde múltiples factores ambientales operan en conjunto, parece estar restringida por otras características variando entre las especies. Las observaciones de campo señalan a los atributos relacionados con la defensa anti herbívoros, como atributos importantes. La utilización del control estadístico de efectos linaje-específicos, reveló que al interior de los subgéneros las semillas grandes confieren ventajas importantes en el reclutamiento de las plántulas (Tabla 1- 7 y 8). Estos resultados sugieren que el potencial predictivo de el establecimiento de plántulas de Psychotria en los ambientes, vía la masa de las semillas es restringido, en particular parece restringirse a linajes específicos. Un par de especies elegidas al azar en el género pueden reclutarse con el mismo éxito en cada hábitat independientemente de la masa de sus semillas. No obstante si la selección de especies se restringe al interior de cada subgénero, la especie con mayor masa tendrá mayor éxito en la sombra pero no en los claros.

La distribución de los adultos de las especies observada entre los claros y el bosque cerrado, podría ser en parte explicada por los efectos de la masa de la semilla en el reclutamiento. Ninguna especie de Psychotria parece reclutarse mejor bajo la sombra del bosque que en los claros. Sin embargo, en cada subgénero, las especies con semilla extremadamente grande estuvieron asociadas a la sombra y tuvieron mayor éxito de reclutamiento en dicho ambiente, en tanto que las especies en el otro extremo, estuvieron asociadas a los sitios abiertos y tuvieron bajo éxito en la sombra. Otros estudios comparativos, han señalado la importancia de controlar posibles sesgos en la generalización

de la función ecológica de una característica, al no considerar el parentesco entre las especies, principalmente debido al problema de pseudo-replicación (Kelly y Purvis, 1993). En este estudio se enfatiza el riesgo de no detectar la existencia de una función ecológica, al no explorar como ésta se estructura al interior de los linajes, debido a restricciones impuestas por otras características variando entre los mismos.

Evolución de la masa de la semilla y las demandas durante el reclutamiento.

La evolución de la masa de las semillas puede ser producto de una amplia gama de procesos selectivos y no selectivos. Existe una multitud de factores de selección natural que pueden moldear la variación en la masa de las semillas tanto de manera indirecta, donde la presión de selección puede ser sobre otra característica correlacionada con la masa de la semilla, por ejemplo, selección por tamaños de flores o de frutos o incluso por tamaño de individuos, y/o de manera directa como selección por la sobrevivencia y el reclutamiento de nuevas plántulas (Westoby, et al., 1992). En esta sección se discutirá el significado de presiones selectivas directas durante el reclutamiento, en el contexto de diferentes escenarios posibles de selección natural. Una pregunta general puede ubicar este aspecto: ¿cuál es el significado de los efectos ecológicos de la masa de las semillas detectadas al interior de las especies como entre las mismas, en la evolución de la masa de las semillas en el grupo de especies de Psychotria?

Función de la masa de las semillas al interior de las poblaciones.

Los resultados de este estudio indican que actualmente en las poblaciones de Psychotria existen procesos de sobrevivencia y crecimiento diferencial de los individuos en sus etapas tempranas, dependientes de la masa de las semillas. En particular, bajo la sombra del dosel, las semillas más

grandes tienen mayor éxito en la generación de reclutas, que las semillas pequeñas. Este resultado puede tener dos implicaciones evolutivas. Por un lado, indica que la masa de la semilla es una característica con valor potencial en la adecuación de los individuos, y por tanto sujeto potencial de selección natural, independientemente de la identidad de los taxa. Por otro lado, puede indicar escenarios selectivos bajo los cuales la masa de las semillas pudo evolucionar, tanto dentro de las especies como entre las mismas. La falta de información sobre la naturaleza (genética o ambiental), de la variación actual en la masa de las semillas en las poblaciones de Psychotria limita las hipótesis sobre selección natural activa. La fina diferenciación en masa de semilla promedio presente entre especies que comparten un ambiente de alta sombra en el sotobosque, sugiere que o bien existen procesos activos de selección estabilizadora hacia óptimos particulares en cada especie o bien la selección actuando en el pasado ha disminuido la variación heredable, conduciendo a la diferenciación en masa de semillas entre las especies. Se podrían invocar diferentes escenarios evolutivos en las poblaciones que resultaran en la diferenciación de las especies, corriendo el riesgo de plantear explicaciones had-hoc. Sin embargo, dos observaciones parecen acotar este riesgo. Por un lado, si bien en el pasado la variación en masa de las semillas pudo no corresponder a los rangos de variación existentes en las poblaciones, la evidencia de factores selectivos comunes operando a diferentes escalas de variación, sugiere que los procesos actuales de reclutamiento diferencial en las poblaciones pueden ser útiles al construir escenarios evolutivos. Por otro lado, se puede recurrir a escenarios selectivos suficientemente generales en ambientes con cobertura vegetal densa y dinámica, como el del bosque tropical actual.

Un posible escenario es que la adecuación individual se encuentre limitada por la disyuntiva de producir más semillas, de tamaño pequeño, con baja sobrevivencia pero alta probabilidad de alcanzar hábitats favorables (en luz), y de producir menos semillas de tamaño grande, con alta sobrevivencia

en ambientes limitantes y baja dispersión (dinámica Smith-Fretwell, 1974). En *Psychotria*, la clara asociación entre la especie de semilla más pequeña la sobrevivencia más baja en la sombra y una distribución de adultos más restringida a lugares no sombreados en el bosque, así como las relaciones opuestas para la especie de semillas más grandes, sugiere que estas especies pueden representar soluciones extremas a dicha disyuntiva. En este esquema, una diferenciación más fina en la masa de las semillas entre las especies no extremas podría ser explicada por dinámicas Smith-Fretwell (S-F) distintas para cada especie las cuales condujeran a cada especie a un óptimo diferente. En el sistema de estudio, dos evidencias sugieren dicho escenario. Primero, en un ambiente lumínico común para todas las especies (sitios con dosel cerrado), las curvas de la ganancia de adecuación (sobrevivencia o reclutamiento) con respecto a la masa de la semilla de las especies no siguen una pendiente o tendencia general única (Fig. 1), contrariamente presentan fuerte variación aún considerando una escala logarítmica en masa de semillas. Segundo, la variación en la dirección (positiva o negativa) con que diferentes factores selectivos, como los granívoros operan sobre la masa de las semillas en el ambiente común del sotobosque, pueden representar una fuente de la variación en las dinámicas S-F. Este escenario podría explicar la existencia de especies con diferente masa de semillas aún en un ambiente de sombra homogénea o variable en espacio y tiempo. Es posible también que la variación en la masa de semillas entre especies sea producto de segregación entre micro-habitats lumínicos debido a competencia o bien limitaciones en la dispersión de las especies. La variación en la magnitud de estos dos riesgos ambientales en última instancia podrían también traducirse en diferentes dinámicas S-F (Fig. 2). Las observaciones de la distribución de adultos y plántulas de las especies de *Psychotria* entre ambientes lumínicos sugiere más una distribución difusa que una estructuración fina entre hábitats, sin embargo no se cuenta con datos precisos al respecto.

Un escenario completamente distinto a la diversidad en dinámicas S-F para explicar la amplia variación en masa de semillas en las comunidades, es la ocurrencia de dinámicas evolutivas dependientes de la frecuencia, dirigidas por procesos de competencia en ambientes heterogéneos (Rees y Westoby, 1997). En estos, dada la existencia de parches heterogéneos libres de competidores, una estrategia evolutiva de alta habilidad competitiva dada por semillas grandes, puede ser invadida por estrategias de colonización dadas por semillas pequeñas, dando lugar a una gama de estrategias con diferente masa de semilla. La ocurrencia de dinámicas competitivas dependientes de la frecuencia en bosques tropicales no han sido documentadas. De hecho la baja densidad de plántulas en el sotobosque bajo el dosel cerrado de la selva parece ser un escenario ambiental menos probable para interacciones competitivas interespecíficas, que los parches formados por claros.

Función de la masa de las semillas entre las especies.

Utilizando un enfoque más histórico que ecológico para explicar la variación en la masa de las semillas entre las especies, también se detectaron evidencias que sugieren que las semillas grandes pueden ser una adaptación para el reclutamiento en la sombra. Sin embargo, la importancia relativa de esta característica como determinante del éxito de las plántulas parece estar estructurada a lo largo de las relaciones de descendencia entre las especies.

Al controlar el posible efecto de la herencia filogenética mediante la utilización de contrastes independientes, se detectó evidencia significativa de patrones de evolución convergente a lo largo de los linajes, entre la masa de las semillas y el desempeño de plántulas en la sombra; emergencia, sobrevivencia y éxito de reclutamiento (Tabla 1-6, 7 y 8). La consistencia de los patrones de asociación entre masa de semilla y el desempeño de plántulas para las tres hipótesis filogenéticas propuestas, sugiere la posibilidad de adaptación en esta característica. Sin embargo, la robustez de

dichos patrones debe ser explorada utilizando un mayor número de contrastes, así como el análisis de otras características no relacionadas directamente con el establecimiento de las plántulas, para evitar el riesgo de equivocar la característica sobre la cual opera la selección, y también descartar la posibilidad de evolución de la masa de la semilla por procesos no adaptativos.

Explicaciones no adaptativas de la variación en masa de semillas. Algunos estudios comparativos sugieren que la selección vía características que favorezcan la dispersión como el tamaño de los frutos, puede explicar en mayor medida la variación en masa de semillas que el hábitat de establecimiento (Mazer, 1989; Kelly y Purvis, 1995; Leishman, Westoby y Jurado, 1995). Sin embargo, esto no descarta la adaptación a la sombra vía la masa de la semilla, pues la dispersión parece estar estrechamente relacionada con la disyuntiva entre el número y la masa de las semillas, dada en parte por presiones selectivas durante el establecimiento (Westoby, et al., 1992). Un caso extremo de variación no adaptativa en la masa de la semilla, es que el cambio en la altura de los árboles puede estar asociado, por alometría, a cambios en la masa de las semillas. Individuos grandes producen módulos más grandes; hojas, entrenudos, flores, frutos, etc (Thompson y Rabinowitz, 1989). Al igual que en muchas especies, también en el grupo estudiado, especies más altas tienden a presentar semillas con mayor masa. En el caso de Psychotria, sin embargo, el principio de alometría no parece dictar de manera inflexible la variación en otros módulos como el tamaño de las hojas o el tamaño de las inflorescencias (ver apéndice, Cap II), lo cual abre la posibilidad de variación debido a procesos selectivos. Es posible invocar una explicación adaptativa vía la masa de la semilla a la relación entre altura y masa de semillas. Si individuos con mayor altura poseen mayor energía y/o mayor capacidad para soportar semillas y frutos más pesados, y no existen presiones de sobrevivencia sobre los hijos, se esperaría que la adecuación se maximizara aumentando el número de semillas pequeñas; especies más altas producirían mayor número de semillas. En cambio si existen presiones

selectivas sobre la sobrevivencia de las plántulas, se esperaría un aumento en la masa de la semilla y dicho aumento sería mayor en tanto menor sea la limitación de soporte. Especies con individuos más altos presentarían semillas más pesadas.

La masa de la semilla como una adaptación a la sombra. Estudios anteriores han aportado evidencias de que la variación en masa de la semillas existente entre géneros puede ser adaptativa ante un ambiente de sombra.(Grubb y Metcalfe, 1996) o bien ante el riesgo de limitación en ganancia de carbono (Armstrong y Westoby, 1993). Sin embargo, el estudio de Psychotria representa la primera evidencia al interior de un género que sugiere adaptación a la sombra vía la masa de la semilla.

La exploración detallada de los contrastes a lo largo de las líneas filogenéticas, sugirió la hipótesis de que al interior del género Psychotria los procesos de adaptación a la sombra vía la masa de las semillas pueden estar restringidos a ajustes finos al interior de los linajes mayores, ubicados taxonómicamente como subgéneros. Esta restricción en la importancia relativa de la masa de las semillas en el desempeño de las plántulas no parece estar asociada con una disminución en el nivel de variación de la masa de las semillas a lo largo de los linajes. De hecho, la variación en esta característica tendió a disminuir desde la base de los árboles hacia las puntas, aunque no así la variación en el desempeño (sobrevivencia o reclutamiento). Es posible que esta tendencia sea producto de que especies cada vez más relacionadas comparten más atributos, y nichos más similares. En este escenario, variaciones relativamente pequeñas en un atributo particular pueden tener más peso en el desempeño que variaciones mayores entre especies no relacionadas. En síntesis estos resultados sugieren que el peso relativo de una característica particular puede depender no sólo de la magnitud de su variación, sino también del grado de control en la variación de otros atributos que potencialmente afectan la misma función. Así, dentro de ambos subgéneros de Psychotria, variaciones

en masa de semilla menores a un orden de magnitud pueden significar ajustes a la sobrevivencia de las plántulas bajo la sombra.

De manera interesante, la función de la masa de la semilla en la transición de semilla a plántula fue menos dependiente de efectos específicos al linaje, que la función sobre la sobrevivencia de las mismas. Es posible que esto se deba a que el mecanismo implicado en la emergencia sea meramente físico; semillas grandes se transforman en plántulas grandes, con mayor habilidad para vencer barreras físicas, y por tanto dependa más directamente de la masa de la semilla que la tolerancia a la sombra. Aún cuando esta función de la masa de las semillas se esperaría como una ventaja para cualquier ambiente lumínico, en el estudio presente este no fue el caso. En particular, se detectó una presión selectiva que limitó las ventajas de semillas grandes en los claros, esto es granívoros con preferencias hacia semillas grandes. En los bosques tropicales, la alta variación en la actividad de granívoros vertebrados entre los hábitats, detectado por otros estudios (ver Schupp, 1988a), sugiere que la función de la masa de la semilla durante la transición de semilla a plántula puede ser altamente variable entre hábitats.

Conclusiones generales

En este estudio se ha aportado evidencia de que la variación existente en la masa de la semilla al interior de un género tiene un significado adaptativo en el reclutamiento de plántulas en hábitats naturales con alta sombra. Primero, para todas las especies estudiadas, se detectó que en ambientes con alta sombra (naturales y controlados), las semillas grandes tienen mayor valor de adecuación (sobrevivencia y reclutamiento de plántulas) que las semillas pequeñas. Segundo, al nivel de las especies también se detectaron ventajas de semillas grandes para la sobrevivencia de plántulas en condiciones limitantes en luz, sugiriendo que existe un mecanismo común en la fisiología de la

tolerancia a la sombra, o bien que la masa de la semilla se encuentra correlacionada con otros atributos causales de la tolerancia a la sombra. Tercero, controlando el parentesco filogenético, se detectó evidencia de evolución convergente entre la masa de la semilla de las especies y el éxito de reclutamiento de plántulas en la sombra. En el contexto de otros estudios comparativos sobre la función de la masa de las semillas, el presente trabajo aporta dos aspectos: i) apoya la evidencia de una proporción importante de la variación en la masa de la semilla esta asociada a la filogenia, ii) contradice la propuesta de que la variación funcional (adaptativa) de la masa de la semilla ocurre sólo por arriba del nivel de géneros y familias (Kelly y Purvis, 1995 y Grubb y Metcalfe, 1996). Este trabajo indica que estudios experimentales al interior de géneros, pueden aportar información relevante en el entendimiento de la masa de las semillas como una adaptación al reclutamiento de plántulas.

Aspectos interesantes a investigar.

1.- Mecanismos implicados en la tolerancia a la sombra. Dos preguntas son centrales en esta área:

i) Por qué semillas grandes producen plántulas más tolerantes a la sombra?

ii) ¿Existe un mecanismo común o bien este varía entre grupos de especies? Particularmente interesante es la posible relación funcional entre masa de semilla y tasa relativa de crecimiento, como determinantes de la sobrevivencia, ya que la convergencia entre ambos caracteres ocurre entre y dentro de muchas familias.

iii) Los resultados en Psychotria revelan que la masa de las semillas esta correlacionada con la sobrevivencia de plántulas de un año de edad en condiciones de sombra. ¿existe un mecanismo asociado con la masa de la semilla, el cual permita el mantenimiento de un balance positivo de carbono aún en la fase autótrofa de las plántulas? Alternativamente, ¿es esta correlación producto de

covariación entre la masa de la semilla y otros atributos de las plántulas responsables de la alta sobrevivencia en la sombra?. Por ejemplo, bajas tasas de crecimiento, valores altos de área foliar y alta asignación de recursos a defensas anti-herbívoros en las plántulas?

2.- Significado del reclutamiento diferencial dependiente de la masa de las semillas. ¿Existe variación genética en la masa de la semilla que de lugar a procesos de selección natural por tamaños de semillas en los hábitats regenerativos del bosque? La utilización de métodos de descomposición de varianza entre miembros de distintas familias genéticas puede ser particularmente útil para árboles de larga vida.

3.- Correlaciones evolutivas entre especies. ¿La convergencia evolutiva entre masa de la semilla y éxito de reclutamiento en la sombra se mantiene al considerar un mayor número de especies y linajes dentro de Psychotria ? ¿Es esta una tendencia general para otros géneros?

4.- ¿La variación en masa de la semilla se encuentra evolutivamente correlacionada con otras características de las plantas no relacionadas con el éxito de reclutamiento de plántulas, tal que sugiera evolución por arrastre en la masa de la semilla y no adaptación?. Por ejemplo el caso de la tasa de crecimiento relativo de adultos.