

Ecología y conservación de
BOSQUES
Neotropicales

Manuel R. Guariguata - Gustavo H. Kattan
Editores

LUR
Libro Universitario Regional

Libro Universitario Regional, 2002

Ecología y conservación de bosques
neotropicales / Manuel R. Guariguata,
Gustavo H. Kattan, Editores. -- 1a. ed. --
Cartago : Ediciones LUR, 2002.

692 p. ilus.

Clasificación sugerida: 574.52642

ISBN 9968-801-11-9

1. Bosques 2. Ecología
3. Neotrópico 4. Ecosistemas naturales

Consejo Editorial del LUR

<i>Mario Castillo M., Presidente</i>	Costa Rica
<i>Rodrigo Carazo Odio</i>	Costa Rica
<i>José Castilho Marques Neto</i>	Brasil
<i>Luis Caraballo Vivas</i>	Venezuela
<i>Pedro Visconti Clava</i>	Perú
<i>Manuel Elkin Patarroyo</i>	Colombia
<i>José Ignacio Echeverría</i>	México

La publicación de esta obra se ha realizado dentro del convenio de cooperación gubernamental entre Costa Rica y Alemania, ejecutado por la Asociación de Editoriales Universitarias de América Latina y el Caribe (EULAC) y la Agencia de Cooperación Técnica Alemana (GTZ).

Centro de producción (pre-prensa): Editorial Tecnológica de Costa Rica.

© Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ)

Apartado postal 159-7050, Cartago, Costa Rica

Tel. (506) 550-2297 / 550-2392

Fax (506) 552-5354

Hecho el depósito de ley.

Impreso en Costa Rica.

Contenido

Presentación	11
<i>Ernesto Medina</i>	
Presentación	15
<i>Cristián Samper K.</i>	
Prefacio	17
Introducción	19
Sección I	
El bosque neotropical: pasado y presente	21
1. El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica	23
<i>Frederick N. Scatena</i>	
2. Paleocología de la flora boscosa	43
<i>Henry Hooghiemstra, Thomas Van der Hammen</i> <i>y Antoine Cleef</i> <i>Recuadro por Mark B. Bush</i>	
3. Biogeografía de los bosques neotropicales	59
<i>Gary S. Hartshorn</i>	
4. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura	83
<i>Paul E. Berry</i>	
5. El legado de la actividad humana en los bosques neotropicales contemporáneos	97
<i>Diana C. García-Montiel</i>	
Sección II	
Interacciones entre el ambiente abiótico y la vegetación	117
6. La luz solar: consecuencias biológicas y su medición	119
<i>Kevin P. Hogan y José Luis Machado</i>	

7. Procesos hidrológicos	145
<i>Jaime Cavelier y Gustavo Vargas</i>	
8. Reciclaje de nutrientes	167
<i>Florencia Montagnini y Carl F. Jordan</i>	
9. Los factores edáficos y la distribución de las plantas	193
<i>David B. Clark</i>	
Sección III	
Procesos ecofisiológicos	223
10. La adquisición de carbono en las plantas	225
<i>Robin L. Chazdon y Rebecca A. Montgomery</i>	
11. El flujo de agua en los árboles del dosel: mecanismos y patrones	251
<i>Guillermo Goldstein, Frederick C. Meinzer y José Luis Andrade</i>	
<i>Recuadro por Marco V. Gutiérrez</i>	
12. La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas	271
<i>Gerhard Zotz y José Luis Andrade</i>	
Sección IV	
Dinámica de poblaciones y comunidades	297
13. La estructura genética de las poblaciones de árboles	299
<i>John D. Nason</i>	
<i>Recuadro por Oscar J. Rocha</i>	
14. La regulación de las poblaciones de mamíferos	329
<i>Gregory H. Adler</i>	
15. Ecología de semillas	345
<i>James W. Dalling</i>	
<i>Recuadros por Kyle Harms, Eugene W. Schupp</i>	
16. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea	377
<i>Nigel M. Asquith</i>	
<i>Recuadros por Pierre-Michel Forget, Rodolfo Dirzo</i>	
17. Patrones fenológicos	407
<i>Guadalupe Williams-Linera y Jorge Meave</i>	
<i>Recuadro por S. Joseph Wright</i>	
Sección V	
Interacciones planta-animal	433
18. Interacciones entre microorganismos y plantas	435
<i>Gregory S. Gilbert</i>	
19. Herbivorismo y las defensas de las plantas	465
<i>John A. Barone y Phyllis D. Coley</i>	
20. Ecología de la polinización	493
<i>Carolina Murcia</i>	
21. Frugivoría	531
<i>Carla Restrepo</i>	

Sección VI

Efectos ecológicos de la influencia humana contemporánea	559
22. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies	561
<i>Gustavo H. Kattan</i>	
<i>Recuadros por Nicholas Brokaw, William F. Laurance, Luis M. Renjifo</i>	
23. Sucesión secundaria	591
<i>Manuel R. Guariguata y Rebecca Ostertag</i>	
<i>Recuadros por Peter Bellingham, Eduardo S. Brondizio,</i>	
<i>David Kaimowitz, Lawrence R. Walker</i>	
24. Teledetección del bosque	625
<i>Jesús Danilo Chinea</i>	
Lista de autores	647
Glosario	663
Índice	677

Ecología de semillas

James W. Dalling

Introducción

La biología reproductiva de las plantas (la producción, la dispersión y la germinación de sus semillas) constituye un elemento clave en el esclarecimiento de los patrones de distribución y abundancia de especies. La labor que deben realizar las semillas –nutrir a los embriones de las plantas, protegerlos y dispersarlos– supone una presión selectiva no solo fuerte sino incluso contradictoria: una cobertura gruesa, por ejemplo, puede proteger a la semilla de los patógenos, pero al mismo tiempo inhibir la distancia de dispersión (por el peso adicional). Con todo, las presiones de este tipo son, en gran parte, las responsables de la gran variedad de características reproductivas que exhiben las plantas y de los distintos “nichos de regeneración” (*sensu* Grubb 1977) que muestra cada especie. La “ecología de semillas” busca precisamente comprender la forma en las presiones selectivas afectan los patrones de regeneración de las plantas y la forma, también, en que las características de las semillas afectan los procesos de dispersión, colonización y establecimiento de las plántulas (ver además el capítulo 21).

De especial importancia resulta el tamaño de la semilla y de hecho es un tema al que se alude con frecuencia en este capítulo. Se exploran, en primer lugar, las posibles causas de la variedad de tamaños que presentan las semillas, así como las consecuencias demográficas –intraespecíficas e interespecíficas– de tal diversidad. Evidentemente se busca comprobar si ciertamente la capacidad regenerativa es el resultado de dos esfuerzos conjuntos: la maximización de las probabilidades de establecimiento de las plántulas en la penumbra del sotobosque tropical (lo que implica una semilla de mayor tamaño) y la maximización de las distancias de dispersión (lo que implica no solo un menor tamaño sino también un mayor número de

semillas). Se explora además la hipótesis de que algunos de los factores que restringen la regeneración de las plantas —en un momento y un sitio determinados— podrían ser, al mismo tiempo, los responsables de la gran diversidad de especies de árboles que se observa en los bosques tropicales (ver Recuadro 15.1).

El tamaño de la semilla

En los trópicos es común observar semillas de los tamaños más variados. Algunas son extremadamente diminutas, como las de las orquídeas (10^{-6} g) y las de algunas especies de árboles (10^{-4} - 10^{-3} g) (Foster & Janson 1985) (Fig. 15.1); otras, bien pueden sobrepasar los 10 g de peso solo en tejido de reserva (p. ej. Lord *et al.* 1997). Tal variación puede deberse a las necesidades regenerativas de cada especie en particular, al tamaño o a la forma de crecimiento de la planta, a las características del sitio (clima y suelo) o bien, a la historia filogenética de la especie. A continuación se discute cada uno de esos aspectos.

Exigencias regenerativas

Tanto en las comunidades boscosas de las zonas templadas como en las del trópico se ha observado que las especies pioneras tienden a presentar semillas más pequeñas que las especies tolerantes a la sombra (Troup 1921, Salisbury 1942, Foster & Janson 1985, Hammond & Brown 1995, Hewitt 1998). Pero, ¿por qué sucede esto? Las especies pioneras deben, a toda costa, dispersar sus semillas hacia los claros del bosque —claros que suelen ser efímeros y poco predecibles en el tiempo y en el espacio—; entonces, y partiendo del supuesto de que los recursos que pueden destinarse a la reproducción son limitados, una estrategia, de parte de estas plantas, para asegurarse una dispersión exitosa es aumentar el número de semillas por individuo (aun cuando esto signifique producir semillas más pequeñas) (Smith & Fretwell 1974). En las especies tolerantes a la sombra, en cambio, el tamaño de la semilla —mucho más grande— se encuentra estrechamente relacionado con las

demandas que exige la sobrevivencia en la penumbra del sotobosque. Una semilla de mayor tamaño produce plántulas capaces de emerger a través de gruesas capas de hojarasca (p. ej. Guzmán-Grajales & Walker 1991, Molofsky & Augspurger 1992), permite un crecimiento mucho más rápido (hacia los estratos más luminosos del bosque) (Foster 1986) y concede defensas estructurales, morfológicas y químicas contra patógenos y herbívoros (Foster 1986, Kitajima 1994; ver además capítulos 18 y 19). Advertimos, sin embargo, que, incluso tratándose de especies de semilla grande, es necesario distinguir entre “tolerancia a la sombra” (proceso que ocurre a nivel de plántula) y “tolerancia al daño” (proceso que ocurre a nivel de semilla),

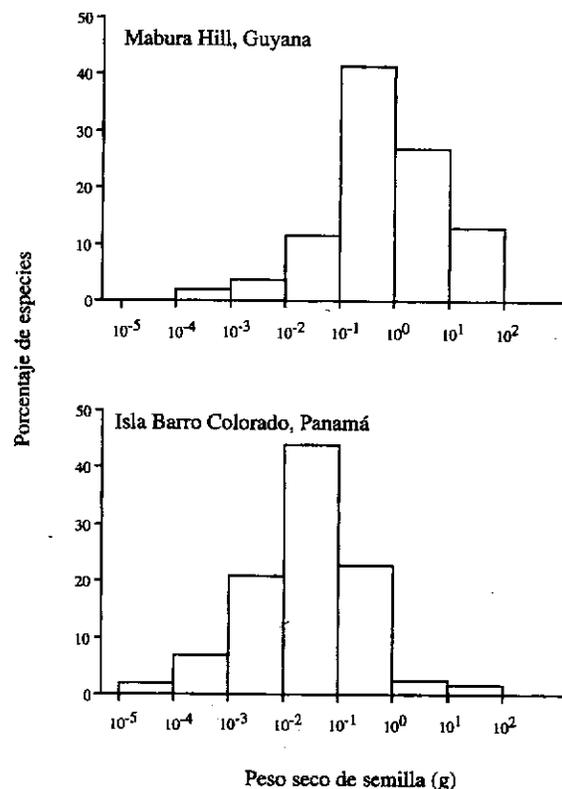


FIGURA 15.1 Variación en el tamaño de las semillas en dos bosques neotropicales, Mabura Hill en Guyana (Hammond & Brown 1995) y la Isla de Barro Colorado, en Panamá (Foster 1982). Como consecuencia de su tamaño, en Guyana la mayoría de las especies, sobre todo de árboles, es dispersada por mamíferos (Hammond *et al.* 1996), en cambio, en la Isla de Barro Colorado esa proporción es mucho menor (Hammond & Brown 1995).

RECUADRO 15.1 Limitación en la dispersión. Kyle E. Harms

La dispersión es el mecanismo por medio del cual las semillas de una planta logran llegar a un sitio adecuado para la germinación y el establecimiento de un nuevo individuo. Se dice que una población sufre de "limitación en la dispersión" cuando un aumento en el número de semillas dispersadas (adicional al producido normalmente en un tiempo y espacio dados) resulta en un aumento en el número de individuos nuevos en la población. Una población, entonces, que presente este tipo de limitación tendrá un tamaño y un rango de distribución menores a los de otra población sin tal limitación. Pero, las consecuencias de la limitación se manifiestan no sólo a nivel de la población sino a nivel de la comunidad de plantas. Por esto, la dispersión limitada, gracias al mecanismo de "ganar por ausencia" —el hecho de que un individuo de una especie dada ocupe un lugar dado no por ser el mejor competidor sino a falta de un individuo de otra especie en ese sitio— se ha propuesto como uno de los factores que contribuye a mantener la coexistencia de especies en comunidades de árboles tan diversas como el bosque neotropical.

Esta predicción se ha demostrado teóricamente y parte del supuesto de que existe un "compromiso" ("tradeoff") entre la capacidad de dispersión de una especie y su habilidad competitiva, compromiso que sería uno de los mecanismos responsables de mantener una diversidad alta en las comunidades vegetales —siempre y cuando las especies más competitivas sean las que tengan la peor capacidad de dispersión y viceversa— (Skellam 1951, Horn & MacArthur 1972, Hastings 1980, Tilman 1994). Hurtt y Pacalá (1995) también demostraron, a través de modelos matemáticos, que la limitación en la dispersión puede brindarles, a muchas especies, la oportunidad de coexistir indefinidamente en una comunidad diversa de plantas —por el ya mencionado mecanismo de "ganar por ausencia"—, *aun cuando* todas las especies de la comunidad sean las mejores competidoras en algún hábitat específico del espacio considerado.

Aunque escasa, existe evidencia empírica que apoya la presencia de dispersión limitada en el bosque neotropical. Dicha evidencia se ha obtenido por medio de estudios en los que se colocan trampas de semillas a lo largo de áreas boscosas extensas. Un diseño de esta naturaleza permite determinar cuán lejos puede dispersarse la semilla de una especie en el tiempo y en el espacio. Si solo unas pocas trampas capturan semillas de una especie dada, o si por el contrario, una trampa determinada atrapa semillas de un número reducido de especies con respecto a todas aquellas en estado reproductivo en la comunidad de estudio, entonces podría argumentarse que la limitación en la dispersión se encuentra operando. Para demostrar la existencia o no de limitación en la dispersión, en la Isla de Barro Colorado, en Panamá, se llevó a cabo un estudio de caso en una parcela (50 ha) de monitoreo permanente. Dicho estudio fue iniciado en 1987 por S. Joseph Wright. Allí, a lo largo de los senderos, se colocaron 200 trampas (0.5 m²) de 0.8 m de altura y con una luz de malla de 1 mm². Durante los primeros 8 años, se colectaron semanalmente todas las semillas, frutos y fragmentos de frutos ≥ 1 mm diámetro que cayeron en las trampas y se identificaron a nivel de especie. En ese intervalo se observó que, de un total de 108 especies de árboles del dosel presentes en la parcela, solo 16 lograron llevar semillas a las trampas y en esos se caso se trató, en promedio, de una única semilla. Es más, sólo 31 especies de árboles del dosel y del subdosel —de un total de 182 especies— presentaron semillas en más de 50 de las 200 trampas colocadas. Finalmente, se observó que la probabilidad de que una trampa recibiera al menos una semilla de una especie dada disminuía (para la mayoría de las especies) a medida que aumentaba la distancia de la trampa al individuo en estado reproductivo más cercano (Harms 1997). En otro estudio, realizado esta vez en el bosque de bajura del Parque Nacional Manú, en Perú, durante un período de 2 años y con 40 trampas similares a las usadas en Panamá, se capturaron semillas de 195 especies, pero sólo 13 de esas especies presentaron semillas en más de 8 trampas (Silman 1996). Estos dos estudios sugieren, en conjunto, que la mayoría de las especies examinadas podría padecer de limitación en la dispersión y apoyan parcialmente la hipótesis de que una diversidad alta es, en cierta medida, el resultado de una dispersión limitada en el tiempo y en el espacio.

Es importante tener en cuenta que hemos centrado nuestro análisis en el número de semillas dispersadas. De hecho, la definición de limitación en la dispersión ofrecida al principio se basa en la suposición de que si aumenta el número de semillas dispersadas y, al mismo tiempo, aumenta el reclutamiento de una especie dada, podría decirse que nos encontramos ante una dispersión limitada. Sin embargo, no debemos olvidar que el patrón espacial que presente la dispersión es otro factor que debe tomarse en consideración al intentar explicar la coexistencia de la gran variedad de especies que se observan en el bosque neotropical (Kitajima & Augspurger 1989). Por ejemplo, aun cuando, en una población dada, no cambie el número total de semillas dispersadas, un cambio en el patrón espacial de dispersión puede resultar en un aumento en el reclutamiento o en su rango de distribución. Y esto podría ser el resultado, ya sea de una mayor concentración de semillas en un sitio favorable o de una dispersión menos densa en un sitio en particular (una densidad baja incidiría en una mortalidad denso-dependiente también baja) (ver Fig. 19.3). En este caso, la tasa de reclutamiento de la población estaría limitada por el patrón espacial de dispersión y no por la cantidad de semillas dispersadas. Igualmente, si de manera aleatoria se añadiera una cantidad extra de semillas en el espacio ocupado por una población con dispersión limitada, el resultado no sería, necesariamente, un aumento en la tasa de reclutamiento, pues la población podría sufrir de una alta mortalidad denso-dependiente. Por estas razones, tanto (1) el

número de semillas dispersadas, como (2) el patrón espacial de dispersión y (3) su interacción con otros organismos (dispersores, depredadores) deben ser tomados en consideración al intentar evaluar, de manera crítica, si una población realmente sufre de limitación en la dispersión. La interacción entre estos tres factores es quizás el impedimento más grande para demostrar, en condiciones naturales, la existencia de limitación en la dispersión y para lograr un mayor entendimiento de los factores responsables de mantener la alta diversidad arbórea en el bosque neotropical.

como se explica en el Recuadro 15.2. Lamentablemente, hasta el momento se cuenta con pocos estudios experimentales que aclaren los beneficios que conlleva un mayor tamaño en la semilla como para determinar cuánto beneficia el tamaño la tolerancia a la sombra y cuánto la tolerancia al daño (Westoby *et al.* 1992).

Conviene señalar, sin embargo, que no todas las especies tolerantes a la sombra tienen semillas grandes. En efecto, en los bosques lluviosos del sureste de Asia y en Australia, Metcalfe y Grubb (1995) y Grubb y Metcalfe (1996) observaron un gremio de especies tolerantes a la sombra con semillas muy pequeñas (< 1 mg de peso seco). Estos autores llegaron a la conclusión de que el tamaño de la semilla juega un papel poco relevante dentro del grupo de factores que determina que una especie sea o no tolerante a la sombra. Advierten, eso sí, que el establecimiento de estas especies (tolerantes a la sombra y con semillas pequeñas) se encuentra restringido a sitios desprovistos de hojarasca (por lo general laderas pronunciadas) y donde no se presenten períodos secos prolongados (Metcalfe *et al.* 1998). Luego de estudiar varias especies de arbustos de la familia Melastomataceae (algunos de los cuales producen semillas muy pequeñas) Ellison *et al.* (1993) llegaron a conclusiones similares en la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica.

El medio ambiente

Por lo general se habla de una relación entre el tamaño de la semilla y el tamaño de la planta, de manera que conforme se pasa de hierbas a arbustos y de arbustos a árboles se observa un incremento en el peso promedio de las semillas (Baker 1972, Foster & Janson 1985, Rockwood 1985, Kelly 1995). Y esta relación se atribuye, ya sea a limitaciones físicas impuestas por la dispersión —difícilmente una semilla grande

liberada por una planta de porte pequeño podría viajar muy lejos— o a limitaciones estructurales —una planta pequeña solo puede soportar semillas de determinado tamaño. Sin embargo, en la mayoría de las especies estas limitaciones no siempre parecen condicionar el tamaño de las semillas (Thompson & Rabinowitz 1989). De hecho, en los bosques tropicales, algunas de las semillas más pequeñas pertenecen a los árboles del dosel (por ejemplo a ciertas especies de las familias Melastomataceae y Rubiaceae).

Se ha observado, además, que el peso promedio de las semillas es más alto en los bosques tropicales que en los bosques templados y subtropicales, incluso tomando en consideración aspectos como la filogenia y la forma de crecimiento (lo cual se discutirá más adelante) (Lord *et al.* 1997). Por otra parte, pareciera que a escala local y regional la disponibilidad de recursos (agua y nutrientes) afecta el tamaño de las semillas de las comunidades vegetales. Por ejemplo, en la Amazonia venezolana, Grubb y Coomes (1997) observaron que, en promedio, las semillas de los árboles del dosel de un bosque de *caatinga* (bosques que crecen en suelos pobres en nutrientes) eran más pequeñas que las de un bosque aledaño sobre suelos mucho más fértiles. No obstante, en la Guyana central, y en suelos también relativamente pobres en nutrientes, Hammond y Brown (1995) encontraron más especies con semillas grandes que en algunos bosques sobre suelos mucho más fértiles (en Panamá y en Perú) (Fig. 15.1). Tal diferencia obedecía, según ellos, a que los bosques de Panamá y Perú presentaban un régimen de perturbación natural (claros, derrumbes, erosión fluvial) mucho más dinámico que el de los bosques de Guyana. En este último sitio, la bajas tasas de perturbación favorecería la presencia de especies de semilla grande, debido probablemente a procesos de selección natural: la

RECUADRO 15.2 El tamaño de la semilla como una adaptación al daño físico. Kyle E. Harms

Salvo algunas excepciones, la gran mayoría de las especies de árboles de los bosques húmedos y lluviosos tropicales posee cierto grado de tolerancia a la sombra, al menos durante la fase de plántula (p. ej., Uhl *et al.* 1988) lo que les permite sobrevivir, incluso por largos períodos de tiempo, en el sotobosque (p. ej., De Steven 1994); ambiente que por su oscuridad le impone restricciones al crecimiento. Pero, además, en el sotobosque abundan los herbívoros (Denslow 1980, Clark & Clark 1985, Dirzo & Miranda 1991) y la caída de ramas y de hojas grandes (como las de las palmas) no es solo un fenómeno frecuente, sino un fenómeno capaz de causarles graves traumas físicos a las plantas (Aide 1987, Clark & Clark 1991). Cábria, entonces, pensar que las plantas, además de ser "tolerantes a la sombra", deberían ser, también, "tolerantes al daño".

En términos generales, se espera que cuanto más grande es una semilla mayor es, también, su capacidad para tolerar el daño físico (p.ej., remoción de tejidos o simples roturas), por la cantidad de reservas que tiene almacenadas, ya sea en los cotiledones o en los hipocótilos modificados. Esta predicción se basa en estudios que han señalado que producir una semilla grande —con una mayor cantidad de compuestos de reserva—, es una adaptación que confiere ciertas ventajas, por ejemplo, la de ser capaz de sobrevivir a la pérdida de cierta cantidad de tejido (ver ejemplos en Foster 1986, Armstrong & Westoby 1993, Dalling *et al.* 1997a, Harms & Dalling 1997). Ahora bien, las reservas contenidas en la semilla pueden utilizarse antes de la germinación o después de ésta, e incluso durante la fase de establecimiento de la plántula. En efecto, las probabilidades de supervivencia de una semilla dañada dependen en gran parte de la cantidad de reservas almacenadas, así como las probabilidades de supervivencia de una plántula dañada dependen de su capacidad de rebrotar. A la vez, la capacidad de una plántula de rebrotar depende de que la semilla, con una cantidad adecuada de reservas, se encuentre todavía adherida funcionalmente al tallo.

Sin embargo, el tamaño de la semilla no es, en sí mismo, garantía de una mayor tolerancia al daño físico. Otros factores son igualmente importantes. Uno de ellos es el grado de movilidad metabólica de las reservas almacenadas en la semilla. Otro, es más bien de tipo anatómico: muchas especies de palmas, por ejemplo, tienen semillas grandes, pero la mayoría de las plántulas y adultos muestran un solo punto de crecimiento (meristemo), y si éste se pierde, las probabilidades de supervivencia en el sotobosque son prácticamente nulas —aun cuando la semilla sea de gran tamaño—. Del mismo modo, dos semillas pueden mostrar un mismo peso, pero lo importante para tolerar mejor el daño físico es el tipo de material almacenado (lípidos o carbohidratos). Finalmente, la morfología misma de los cotiledones resulta importante. Harms y Dalling (1997), por ejemplo, observaron que las plántulas con cotiledones hipógeos toleraron mejor el daño físico que las especies con cotiledones epígeos.

falta de claros en el dosel pondría en desventaja a las especies con semillas pequeñas por su baja capacidad para germinar y crecer bajo la sombra.

La filogenia

En los últimos años se ha analizado el patrón de variación de las semillas desde un punto de vista filogenético y se ha observado que buena parte de esa variación, atribuida en principio a necesidades regenerativas relacionadas con la luz solar, encuentra explicación en el parentesco taxonómico: las especies de una misma familia tienden a producir semillas de un mismo tamaño (ya sea grandes o pequeñas) (Mazer 1990, Kelly & Purvis 1993, Lord *et al.* 1995). Así, al comparar una serie de géneros de plantas tolerantes a la sombra con otra serie de géneros pioneros, Grubb y Metcalfe (1996) observaron que los géneros típicamente tolerantes a la

sombra tendían a presentar semillas más grandes que los géneros típicamente pioneros (las observaciones se llevaron a cabo en los bosques lluviosos de las tierras bajas de Australia). Sin embargo, cuando compararon una serie de especies dentro un mismo género, observaron que las especies tolerantes a la sombra tendían a producir semillas de una masa similar a la de las especies pioneras. Para más detalles sobre la importancia de la filogenia en relación con estrategias ecológicas particulares consultar Westoby *et al.* (1995) y Harvey *et al.* (1995).

Los atributos de la plántula

El tamaño de la semilla también se puede correlacionar con una serie de atributos que presenta la plántula y que están determinados ya sea por su filogenia o por las exigencias ambientales. En efecto, tanto en los bosques

africanos como en los neotropicales (Hladik & Miquel 1990, Kitajima 1992, Garwood 1996) se ha observado una estrecha relación entre el tamaño de la semilla y la morfología de la plántula: las especies de semilla pequeña tienden a producir plántulas con cotiledones delgados y fotosintéticos, mientras que las especies de semillas más grandes producen cotiledones gruesos y no fotosintéticos (estos últimos fungen como reserva de carbohidratos y nutrientes minerales). Los cotiledones fotosintéticos resultan ventajosos en los claros del bosque (allí conviene crecer rápidamente pues el claro se puede cerrar en cualquier momento), pero una semilla pesada y con cotiledones de reserva está mejor equipada para sobrevivir en la penumbra (aunque esto signifique crecer más lentamente) (Kitajima 1996a, Fenner & Kitajima, en imprenta).

Variaciones en el tamaño de la semilla dentro de una misma especie

Por lo general, dentro de una misma especie el tamaño de las semillas es bastante similar. Sin embargo, no es raro encontrar especies que, con todo y tener semillas grandes, duplican y hasta triplican el tamaño de las mismas (p. ej., Janzen 1977, 1982). Es más, se han observado casos de árboles, como *Rheedia edulis*, que han llegado a producir semillas viables hasta dieciséis veces más grandes que el promedio (Dirzo & Domínguez 1986).

Aunque la variación intraespecífica en el tamaño de las semillas no se ha estudiado con gran detalle en los trópicos, en la zona templada se llegó a la conclusión —luego de estudiar 39 especies de árboles—, de que, a nivel de especie, la variación más significativa se observaba dentro de un mismo individuo (aunque en 37 especies la variación de un individuo a otro también fue significativa) (Michaels *et al.* 1988). Ahora bien, dentro de una misma especie, la variación en el tamaño de las semillas puede deberse a (1) variaciones en el número de semillas producidas por cada fruto (como ocurre con el árbol de Guanacaste, *Enterolobium cyclocarpum*) (Janzen 1982) o (2) a condiciones ambientales

particulares, por ejemplo, humedad del suelo (en cuyo caso las semillas estarían compitiendo por un recurso escaso). Tal es el caso de *Juglans major*, árbol de la zona templada (Stromberg & Patten 1990).

Varios estudios teóricos se han dedicado a explorar las ventajas y desventajas que ofrece la variación en el tamaño de las semillas. Uno de los primeros modelos, propuesto por Smith y Fretwell (1974), sugiere que los progenitores maximizarían su aptitud genética invirtiendo la misma cantidad de recursos en cada semilla, o sea, produciendo semillas de igual tamaño, y que, en caso de que ocurriera un cambio ambiental, por ejemplo, una disminución en la cantidad de recursos, lo que variaría sería el número de semillas producidas, no su tamaño. El modelo de Geritz (1995), en cambio, sugiere que la variación intraespecífica en el tamaño de las semillas podría ser el resultado, más bien, de la competencia intraespecífica o interespecífica que se desata al momento del establecimiento de las plántulas. Varios estudios empíricos apoyan el modelo de Geritz. Por ejemplo, en la Isla de Barro Colorado, en Panamá, se ha observado que los árboles de *Virola surinamensis* que producen semillas pequeñas muestran una tasa de remoción (por aves frugívoras) mucho más alta que los individuos que producen semillas más grandes, lo cual facilita su dispersión y disminuye su tasa de mortalidad (ver Fig. 16.3) (Howe & Vande Kerckhove 1981). Sin embargo, las semillas más grandes dan lugar a plántulas mucho más vigorosas (Howe & Richter 1982, Howe *et al.* 1985; ver también González 1993) y con mayores probabilidades de sobrevivir en el largo plazo que una plántula proveniente de una semilla pequeña. Este es, entonces, un caso claro de competencia intraespecífica donde a nivel de la población se favorece la variedad en el tamaño de las semillas. Algo similar se ha observado en la palma *Sabal palmetto* en la zona subtropical: las semillas grandes producen plántulas más vigorosas que las semillas pequeñas, pero al mismo tiempo tienen menos probabilidades de germinar porque ciertas especies de escarabajos (Bruchidae) las escogen para depositar en ellas sus huevos y asegurarse así una numerosa descendencia (Moegenburg 1996).

La forma de la semilla y la distribución espacial dentro del fruto

La variedad de formas de semillas de que hacen gala las diferentes especies es en buena parte el resultado de una serie de adaptaciones para lograr una dispersión exitosa: algunas semillas, por ejemplo, están dotadas de alas y plumas para ser llevadas por el viento, otras tienen garfios o apéndices, y otras eliosomas para ser dispersadas por animales (Harper *et al.* 1970). No obstante, muchas veces no es tanto el proceso de dispersión, sino las limitaciones del espacio en que se desarrolla la semilla (dentro del ovario de la flor) lo que finalmente influye en su forma. Tal es el caso de las familias Sterculiaceae (*Theobroma*), Lecythidaceae (*Gustavia*) y Palmae (*Phytelephas*), cuyas semillas tienen una forma poligonal típica.

En algunas plantas de alta montaña se ha observado que la forma de la semilla influye en las posibilidades de colonización de un determinado micrositio (Chambers *et al.* 1991). Otras veces, como en algunas especies de zona templada de Gran Bretaña, se ha visto que la forma está relacionada con la longevidad que puede alcanzar la semilla en el suelo luego de haber sido dispersada (Thompson *et al.* 1993): al parecer las semillas más redondas sobreviven más tiempo que las angulares (aunque este no fue el caso en Australia, donde se estudiaron semillas pertenecientes a un rango mucho más amplio de hábitats) (Leishman & Westoby 1998). La forma podría incluso disminuir, de manera indirecta, las posibilidades de que una semilla sea infestada por ejemplo por escarabajos, como ocurre con ciertas especies de Leguminosae (Janzen 1969, Center & Johnson 1974, Szentesi & Jermy 1995), pues los cuerpos redondos de estos insectos no pueden desarrollarse en las semillas planas características de esta familia.

Hasta el momento se le ha prestado relativamente poca atención a las consecuencias ecológicas que tiene la distribución espacial de las semillas dentro del fruto. En uno de los primeros estudios sobre este tema realizado en la

Isla de Barro Colorado, Augspurger y Hogan (1983) demostraron, al estudiar el árbol del dosel *Lonchocarpus pentaphyllus*, que los frutos que contienen muchas semillas se dispersan a una distancia mucho menor que los frutos que contienen una sola semilla. Pero, al mismo tiempo, los frutos que tenían varias semillas mostraban mayores probabilidades de contener por lo menos una semilla madura y viable. Por otra parte, Harms y Dalling (2000) mostraron, también en el mismo bosque, que la palma *Attalea butyracea* (= *Scheelea zonensis*) pueden eludir la depredación total, produciendo dos frutos, uno del que brotará una plántula y otro para que los escarabajos depositen en él sus huevos y destruyan la semilla.

Reservas alimenticias

Las reservas energéticas contenidas en una semilla –y que sirven para el establecimiento de las plántulas– son una función de la composición química de la reserva y de su peso específico. La cantidad de carbono almacenado, ya sea como lípido o como carbohidrato, varía mucho entre una especie y otra (Levin 1974, Barclay & Earl 1974). Los lípidos son el compuesto de almacenamiento por excelencia, pues su rendimiento energético por unidad de peso es casi el doble que el de los carbohidratos; sin embargo, en las plantas la vía metabólica para el desdoblamiento de los lípidos es poco eficiente desde el punto de vista bioquímico (Chapin 1989).

Luego de estudiar el contenido de lípidos de una serie de semillas, provenientes en su mayoría de plantas de la zona templada septentrional y que incluían diferentes formas de crecimiento, Levin (1974) encontró que, proporcionalmente, los árboles tenían un mayor contenido de lípidos que los arbustos y las herbáceas, y que ese contenido se podía correlacionar positivamente con el peso de la semilla. Convendría, sin embargo, volver a analizar los datos de Levin a la luz de la filogenia, pues el contenido de lípidos varía notablemente entre las distintas familias de plantas. Por otra parte, es de destacar la poca atención que se le ha prestado a la relación entre

la reserva de lípidos contenidos en la semilla y los distintos "síndromes de dispersión" (discutidos más adelante), pues se podría predecir que en las semillas dispersadas por el viento el contenido de lípidos sería alto —para minimizar el peso de la diáspora—.

Aunque en el neotrópico son pocos los estudios que han examinado en detalle el contenido de nutrientes minerales en las semillas, pareciera que éste varía de una especie a otra. Fenner (1983) y Pate *et al.* (1986), por ejemplo, observaron, en las familias Compositae y Proteaceae de la zona templada y subtropical, respectivamente, una correlación negativa entre el tamaño de la semilla y su concentración de minerales. Grubb (1996), por su parte, al estudiar diversas especies de árboles de los bosques lluviosos australianos, encontró una relación similar, pero esta vez entre la concentración de nitrógeno y el peso de la semilla. Ahora bien, la reserva de minerales que se encuentra dentro de la semilla puede ser suficiente como para cubrir, durante varios meses, los requerimientos de nitrógeno, fósforo y potasio de las plántulas (Brookes *et al.* 1980, Kitajima 1992). Y es muy posible, también, que durante el establecimiento de las plántulas, las semillas que presentan una mayor reserva de minerales deban invertir menos, desde el punto de vista metabólico, en la toma de nutrientes que las semillas con menores reservas alimenticias (Kitajima 1996b).

Depredación de semillas

De acuerdo con Janzen y Vázquez-Yanes (1991) cerca de la mitad de las semillas producidas por más del 90% de todas las especies de árboles del bosque tropical mueren antes de germinar presas de animales y hongos. Incluso las que se encuentran protegidas por una cubierta dura o un endocarpio son atacadas por insectos y vertebrados. Ejemplo de esto son la palma *Scheelea zonensis* (Bradford & Smith 1977), el árbol emergente *Dipteryx panamensis* (De Steven & Putz 1984), la palma de tagua o "marfil vegetal", *Phytelphas aequatorialis*, que tiene un endospermo duro (Johnson *et al.* 1995), o bien,

aquellas que se encuentran químicamente protegidas, como el árbol del dosel *Virola surinamensis*, cuyas semillas contienen taninos (Howe *et al.* 1985).

Las semillas pueden ser depredadas *antes de la dispersión*, es decir, cuando están en pleno proceso de desarrollo, o bien, maduras pero todavía en el árbol, o incluso cuando ya han caído al suelo pero no han sido dispersadas todavía por un agente secundario (como se explicará más adelante). También, pueden ser depredadas *luego de la dispersión* (pero antes de la germinación). Entre los organismos que depredan las semillas antes de la dispersión figuran los escarabajos, las avispas, las moscas y las polillas en su etapa larval. Estos animales se desarrollan dentro de semillas y frutos que se encuentran en proceso de maduración, y, por lo general tienden a especializarse en una o unas cuantas especies hospederas (p.ej., Janzen 1980, De Steven 1981, Harms & Aiello 1995, Johnson *et al.* 1995; ver también el capítulo 21). Aunque la depredación previa a la dispersión es más evidente y más fácil de cuantificar en las especies de semilla grande, también la padecen las especies de semilla pequeña. Greig (1993), por ejemplo, en la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica, observó cómo las diminutas semillas (<10⁻³g) de los arbustos del género *Piper* les servían de alimento a los insectos de los órdenes Hemiptera y Coleoptera.

Si bien los depredadores de semillas tienden a consumirlas en su totalidad, algunos, como los roedores caviomorfos (Morris 1962, Forget 1990; ver Recuadro 16.1) y las hormigas de hojarasca (Levey & Byrne 1993) pueden actuar como dispersores. Por otra parte, el consumo parcial de semillas (por parte de herbívoros y depredadores), podría ser más común de lo que hasta ahora se ha informado en la literatura (Dirzo 1984, Harms & Dalling 1997). Incluso es muy posible que algunas especies se encuentren adaptadas para germinar pese a que parte de sus tejidos hayan sido comidos (Steele *et al.* 1993, Dalling *et al.* 1997a, Harms *et al.* 1997; ver Recuadro 15.2).

El efecto que la depredación de semillas tiene en el crecimiento de la población depende, en gran medida, de los factores que determinan el

reclutamiento de las plántulas. Si un reclutamiento exitoso se cifra más en la *cantidad* de semillas producidas por la población que en la *disponibilidad* de micrositios para germinar y establecerse, entonces, indiscutiblemente, el número de semillas constituirá un factor importante. Por ejemplo, en el caso de las especies pioneras —especies que dependen de un claro en el bosque para crecer y reproducirse—, si los micrositios para establecerse son escasos, lo más probable es que la competencia entre individuos reproductores resulte en un “exceso” de semillas con respecto al número de micrositios disponibles. En esas circunstancias, sin embargo, la pérdida de hasta el 95% de las semillas (debido, por ejemplo, a la depredación post-dispersión) tendría un efecto negligible en el reclutamiento de plántulas (p.ej., Andersen 1989). Lamentablemente, son pocos los estudios que, de una forma bien planeada y con una visión de largo plazo, se han dedicado a examinar estos supuestos a la luz de la dinámica de las poblaciones de plantas (Louda 1989, Crawley 1997) y mucho menos en las numerosas especies del bosque húmedo y lluvioso neotropical.

La depredación de semillas también parece ejercer una fuerte influencia (presión selectiva) sobre algunos de los atributos del ciclo de vida de las plantas. En Costa Rica, por ejemplo, al estudiar una posible relación entre las características de las semillas (de varias especies de leguminosas) y la depredación que sufrían a manos de cierta especie de escarabajos, Janzen (1969) encontró que las especies más atacadas producían frutos menos pesados y con más semillas, y, además mostraban un “índice reproductivo” (expresado por Janzen en gramos de semilla por m³ de dosel) mayor que el de las especies que se encontraban libres de escarabajos. Janzen interpretó estos patrones como dos estrategias evolutivas adoptadas por las leguminosas. Las especies cuyas semillas eran atacadas por los escarabajos disminuían el peso de las semillas, pero al mismo tiempo aumentaban su número con el fin de saciar al depredador y esperar que por lo menos una parte de su producción escapara a la depredación. Las otras especies, en cambio, evitaban la infestación destinando parte de los recursos disponibles para la producción de

semillas a la fabricación de compuestos secundarios disuasivos (ver capítulo 19).

Otra estrategia para evitar la depredación masiva es recurrir a la producción, también masiva, de frutos. En este caso, la población entera produce sus semillas de manera sincrónica luego de un intervalo no reproductivo mayor a un año (p.ej., Boucher 1981). La falta de semillas entre una fructificación y otra limitaría las poblaciones de depredadores de semilla. Al mismo tiempo, la “superabundancia” durante la producción sincrónica los mantendría saciados. Al respecto, se han observado casos extremos de poblaciones que tienen ciclos de fructificación de 120 años; situación que normalmente se asocia al monocarpismo (muerte de la planta luego de un único episodio reproductivo), como ocurre con muchas especies de bambú del sureste asiático y algunas del neotrópico (Janzen 1976), incluido el árbol del dosel *Tachigalia* (= *Tachigali*) *versicolor* (Leguminosae; Foster 1977). Es preciso, sin embargo, valorar con mucho cuidado la hipótesis del “depredador satisfecho” que se esgrime para explicar la producción supra anual y sincrónica de semillas. Esta supuesta “saciedad” aún debe ser probada en muchas de especies que exhiben una producción masiva de frutos. La producción sincrónica de semillas bien podría ofrecer ventajas más importantes para la perpetuación de la especie (revisado por Kelly 1994). Por ejemplo, en algunas especies de árboles de la zona templada, la floración sincrónica parece estar dirigida más bien a lograr una polinización eficiente y no tanto a saciar a los depredadores (Nilsson & Wästljung 1987, Norton & Kelly 1988). Sin embargo, en el caso de *Hybanthus prunifolius* (arbusto neotropical polinizado por abejas) se ha demostrado experimentalmente (Augsburger 1981, 1990) que la reproducción sincrónica se traduce no solo en una mayor producción de semillas sino en una menor depredación de éstas.

Igualmente importante resulta el momento en que ocurre la depredación —antes o después de la dispersión—, pues incide en el patrón de distribución espacial de las plántulas. La depredación previa a la dispersión reduce el tamaño efectivo de la producción de semillas e

indirectamente reduce la distancia a la que éstas pueden dispersarse para establecerse en un sitio apropiado (las probabilidades de que una semilla llegue a un sitio apropiado son proporcionales al número de semillas liberadas) (Harper 1977, Dirzo & Domínguez 1986; ver Fig. 15.2). Otro efecto indirecto de la depredación previa a la dispersión podría ser una disminución en la visitación de los dispersores de semillas (una producción reducida podría resultarles poco atractiva) (Dirzo & Domínguez 1986).

Por su parte, en la depredación posterior a la dispersión influyen numerosos factores físicos y bióticos, lo cual puede producir patrones de reclutamiento muy variados. Por ejemplo, las condiciones ambientales de un determinado sitio (el que se encuentre al descubierto o cubierto por una gruesa capa de hojarasca) contribuyen a destacar o a ocultar la presencia de las semillas (es decir, las hacen más obvias o menos obvias para el depredador) (Shaw 1968, Schupp 1988a,b; Willson 1988, Schupp & Frost 1989). Otros antecedentes de la dispersión pueden afectar no solo la notoriedad de las semillas sino su apariencia, haciéndolas más o menos atractivas (p.ej., si han sido defecadas o regurgitadas). Pero, la depredación se ve afectada, sobre todo, por la densidad que presenten las semillas de una especie y por la distancia a la que se encuentren unos individuos de otros (p. ej., Forget 1992, 1993). Estos dos efectos —densidad y distancia—, conocidos también como el modelo de Janzen y Connell (discutido en detalle en los capítulos 18 y 19) resultan cruciales porque podrían ser, en gran parte, los responsables de la gran diversidad de especies de árboles que se observa en los bosques tropicales. Como la mayoría de las semillas cae debajo del progenitor, un reclutamiento bajo en ese sitio (la densidad y la notoriedad podrían provocar una depredación alta) reduce, en gran medida, las posibilidades de que esa especie domine a nivel local y le abre el espacio a otras especies para que recluten aquí sus plántulas. Aunque el modelo de Janzen-Connell (ver una descripción en la Fig. 19.3) se propone sobre todo a nivel de plántulas y brinzales, también se puede aplicar a la depredación de semillas. En

efecto, en numerosos estudios se ha encontrado una alta depredación de semillas en las cercanías del árbol materno (p. ej., Howe & Primack 1975, Janzen *et al.* 1976, Wright 1983, Clark & Clark 1984, Ramírez & Arroyo 1987, Terborgh *et al.* 1993). Pero, tampoco podemos generalizar. Podría darse el caso de que la saciedad de los depredadores locales (provocada por la superabundancia de recursos cerca del árbol materno) resultara en una densidad-dependencia negativa en la depredación, es decir, en una depredación de semillas inversamente proporcional a la cercanía del árbol progenitor (Schupp 1988a, Augspurger & Kitajima 1992, Burkey 1994). Por último, es importante tener en cuenta que el tipo de depredador (vertebrado o invertebrado) también influye en que se produzca o no el patrón propuesto por Janzen y Connell.

Dispersión de semillas

La variedad de adaptaciones morfológicas de que hacen gala las plantas para dispersar sus semillas es realmente asombrosa en el trópico. En teoría tales adaptaciones se han desarrollado para: (1) escapar de los depredadores y de los patógenos que pueblan las cercanías del árbol progenitor (Fig. 19.3); (2) colonizar los sitios más favorables para la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas (sitios que, como los claros del dosel, suelen ser poco predecibles en el espacio y en el tiempo); (3) efectuar una dispersión lo más "directa" posible, garantizándoles a las semillas la llegada a un sitio de reclutamiento favorable, que *puede o no* ser predecible en el tiempo y en el espacio (Howe & Smallwood 1982). Obviamente, las tres presiones selectivas pueden darse de manera simultánea. Las especies pioneras, por ejemplo, dependen en grado extremo de la *colonización* de sitios efímeros e impredecibles (p.ej., derrumbes y claros del dosel) y para ello han recurrido a adaptaciones como producción copiosa de semillas pequeñas, reproducción precoz y continua, y latencia (en sus semillas) (Swaine & Whitmore 1988). Aún así, las semillas de algunas de estas especies pioneras padecen altos grados de depredación cerca de los árboles maternos

(Dalling *et al.* 1998), lo que las obligaría a recurrir a estrategias de *escape*. Por último, las semillas también pueden ser dispersadas *directamente* hacia los claros del bosque por el viento (Augspurger & Franson 1988) o llevadas a un sitio apropiado para la germinación y el establecimiento por las hormigas (Levey & Byrne 1993).

Síndromes de dispersión de semillas

Existen ciertas características reproductivas que se repiten en diferentes especies de plantas y que se reconocen como "síndromes de dispersión", ya que facilitan ese proceso por medio de ciertos vectores. Son pocas las familias de plantas que presentan, todas, un fruto de una morfología determinada o un síndrome de dispersión único (p. ej., Dipterocarpaceae, Myrsinaceae, Myristicaceae). Lo común, es más bien, observar una gran variedad de síndromes de dispersión, tanto en familias pequeñas (p. ej., Lecythidaceae, unas 280 especies) como en géneros grandes (p. ej., *Cordia*, unas 250 especies). En los bosques húmedos y lluviosos neotropicales, más del 50 % de las plantas son dispersadas por animales frugívoros (Howe & Smallwood 1982), proporción mayor que la observada en las zonas templadas (Jordano 1992) y los encargados de realizarla son, por lo general, aves y mamíferos, o incluso peces (p.ej., en los bosques ribereños del Amazonas) (Gottsberger 1978, Goulding 1980, Kubitzki & Ziburski 1993).

Los árboles emergentes y los del dosel superior, así como las lianas, suelen recurrir al viento como agente de dispersión (Gentry 1982), vector que al parecer es más común en las especies que necesitan de mucha luminosidad para germinar y crecer (p. ej., las lianas y algunas leguminosas) (Augspurger y Franson 1988) que en las tolerantes a la sombra. Aunque algunos árboles de semilla grande son dispersados por el viento (p. ej., Dipterocarpaceae, Ashton 1982; Leguminosae, Augspurger 1986), estas semillas, sin embargo, no se dispersan bien, y metabólicamente son más costosas de producir que una semilla pequeña con alas o penachos,

cualidades que favorecen una dispersión más efectiva al permitir regular la velocidad de descenso (Greene & Johnson 1993).

En los bosques tropicales la función matemática para la dispersión de semillas (densidad de semillas vs. distancia de la fuente de semillas) se ha estudiado poco, de ahí que resulte difícil cuantificar la efectividad relativa de los diferentes agentes de dispersión. Con los escasos datos que se han publicado sobre patrones espaciales de dispersión, Willson (1993) llegó a la conclusión tentativa de que, en promedio, las semillas dispersadas por el viento se desplazan a mayores distancias que las dispersadas por vertebrados. Advertimos, sin embargo, que los estudios de dispersión deben tomarse con suma cautela pues si la dispersión se ha evaluado en hábitats abiertos o con el viento a favor podrían obtenerse distancias de dispersión más altas de lo normal. Lo mismo es válido para los estudios de dispersión por vertebrados, solo que en este caso se suele subestimar la distancia máxima de dispersión. En este último caso se ha observado que cuando los estudios le han prestado más atención a la *conducta* del frugívoro que al desplazamiento mismo del animal, se han logrado registrar distancias de dispersión relativamente grandes. En efecto, al estudiar la dispersión de semillas de arbustos pioneros por aves frugívoras, Murray (1988) observó que únicamente de un 20 a un 36 % de las semillas era depositado cerca (a 30 m) de la madre, el resto caía a más de 300 m (este estudio se realizó en un bosque montano de Costa Rica, y en él se correlacionaron, por medio de radiotransmisores, el desplazamiento de las aves y el tiempo que tardaban las semillas en pasar por el tracto digestivo de éstas). Julliot (1996), por su parte, encontró que los monos aulladores (*Alouatta seniculus*) excretaban las semillas ingeridas a una distancia promedio de 260 m del individuo paterno, mientras que Fragoso (1997) informó que los tapires (*Tapirus terrestris*) podían excretar las semillas de palma ingeridas a unos 2 km de distancia del grupo de palmas más cercano. Por otra parte, un pequeño número de árboles y arbustos tropicales dispersa sus semillas en forma balística o explosiva, p. ej.

Hura crepitans, Euphorbiaceae (Swaine & Beer 1977) y *Pentaclethra maculosa*, Leguminosae (Hartshorn 1983), pero la distancia máxima de dispersión es probablemente menor que la que alcanzan las especies que son dispersadas por el viento o por animales, aunque ciertamente las semillas dispersadas por la gravedad misma pueden presentar una distribución espacial más uniforme (Willson 1993).

Al evaluar las variables "densidad de semillas" frente a "distancia del árbol materno" se observa que cada especie muestra un patrón de dispersión de semillas distintivo (Fig. 15.2); sin embargo, existe toda una serie de otros aspectos que también contribuyen a la variabilidad de patrones que exhiben incluso especies con un mismo síndrome. La dirección de los vientos, por ejemplo, podría ser la responsable de la distribución espacial asimétrica que muestran algunas semillas (dispersadas por el viento) alrededor del árbol materno (Augsburger & Kitajima 1992). Lo mismo se puede decir de las semillas dispersadas por vertebrados: una distribución espacial heterogénea bien podría ser el resultado de los hábitos de alimentación y anidación de los dispersores (aves o mamíferos) (p. ej., Fleming & Heithaus 1981, Howe 1989, Julliot 1996) o de la costumbre de los animales de evitar los campos abiertos (Gorchov *et al.* 1993, Cardoso da Silva *et al.* 1996). Las consecuencias del comportamiento del dispersor en el éxito de la dispersión de semillas se discuten ampliamente en los Recuadros 15.3 y 15.4.

Dispersión secundaria

Aunque los ecólogos le han prestado más atención a la dispersión inicial, la dispersión secundaria, o sea, la trayectoria que siguen las semillas después de llegar al suelo también incide en el patrón de distribución espacial que muestran las plantas (Chambers & MacMahon 1994). Los roedores caviomorfos (*Dasyprocta*, *Myoprocta*), por ejemplo, pueden transportar semillas a varias decenas de metros de distancia y enterrarlas allí (Hallwachs 1986, 1994; ver Recuadro 16.1 para más información sobre la historia natural de estos animales). Roedores pequeños (*Heteromys*, *Proechimys*) también son

capaces de realizar dispersión secundaria (Adler & Kestell 1998, Brewer & Rejmánek 1999).

Las "hormigas de hojarasca" (*Pheidole*, *Ectatomma*) también son dispersores secundarios importantes, especialmente en los bosques de bajura. Dichas hormigas remueven las pequeñas semillitas que se encuentran en las deposiciones fecales de los frugívoros (Kaufmann *et al.* 1991) y las depositan en sitios apropiados para la germinación y el establecimiento de las plántulas. Aunque ciertamente muchas de las semillas recogidas por estas hormigas son depredadas, también es cierto que algunas logran sobrevivir. En Costa Rica, por ejemplo, en la Estación Biológica La Selva, Levey y Byrne (1993) encontraron semillas del género *Miconia* en aproximadamente una tercera parte de las colonias de hormigas de hojarasca examinadas, y observaron que las plántulas que emergían de estos montículos crecían mucho más rápido y

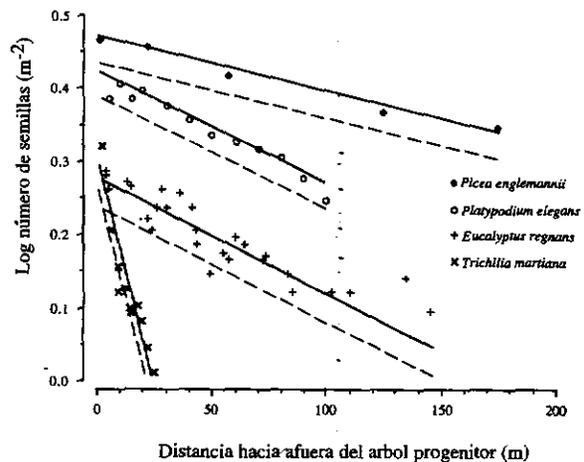


FIGURA 15.2 Curvas de dispersión de semillas, ajustadas estadísticamente, para cuatro especies de árboles: *Trichilia*, *Eucalyptus*, *Platypodium* y *Picea* (según Dirzo & Domínguez 1986). La línea punteada representa la curva de dispersión esperada en condiciones de depredación previa a la dispersión (se espera una reducción de un 50% en la producción de semillas) y suponiendo que no hay cambios en el índice de visitación de los dispersores. Si la producción de semillas se reduce en un 50%, las especies estudiadas presentarían la siguiente reducción en sus patrones de dispersión espacial: *Trichilia*, hasta 3 m, *Eucalyptus*, hasta 10 m, *Platypodium*, hasta 19 m, y *Picea*, hasta 48 m.

RECUADRO 15.3 La eficacia del agente dispersor: un modelo conceptual jerárquico. Eugene W. Schupp

Mucho se ha hablado de la "eficacia" del agente dispersor, pero lo cierto es que el término se emplea de una manera poco clara y sistemática. Para muchos autores, palabras como "eficacia," "eficiencia," "confiabilidad" y "calidad" apuntan a un mismo concepto, para otros, tienen significados distintos (Schupp 1993). Aunque esto puede parecer un asunto trivial, la carencia de sistematicidad terminológica impide una plena comprensión de las consecuencias ecológicas y evolutivas de la interacción entre plantas y dispersores. A partir de estas consideraciones y tomando en cuenta las ideas desarrolladas por otros (p. ej., Herrera & Jordano 1981) se plantea en este recuadro el concepto de "eficacia del dispersor". Con ello se espera aportar un marco conceptual adecuado para evaluar el efecto de los dispersores de semillas en la dinámica poblacional de las plantas (Schupp 1993). Una aproximación similar ha sido de gran utilidad para estudiar los sistemas de polinización (p. ej., Herrera 1987, 1989).

La eficacia del dispersor se define como la contribución del dispersor al éxito reproductivo de las plantas y se mide como el número de plantas adultas que resultan reclutadas por la actividad misma de los dispersores. Aunque esto es bastante difícil de estimar, es una labor de gran importancia. En efecto, del análisis de los patrones de reclutamiento de plántulas se puede aprender bastante, pero las consecuencias demográficas de la dispersión van más allá de la simple germinación y establecimiento de una plántula (Grubb 1977, Hubbell & Foster 1990, Schupp 1993, 1995; Herrera *et al.* 1994, Jordano & Herrera 1995, Schupp & Fuentes 1995); de ahí que resulte fundamental estudiar, también, el reclutamiento de adultos.

El cuadro que se presenta a continuación resume los principales componentes de la eficacia de un dispersor (modificado de Schupp 1993). Desde la perspectiva de la población de plantas, la eficacia de la población de dispersores es igual a la cantidad (número) de semillas que éstos dispersan multiplicada por la calidad del proceso de dispersión, es decir, por la probabilidad de que las semillas dispersadas sobrevivan y produzcan, en última instancia, un nuevo adulto:

$$\text{Eficacia} = \text{Cantidad} \times \text{Calidad}$$

En la eficacia, el componente de cantidad está determinado por (1) el número de visitas que la población de dispersores realiza a la planta para consumir frutos o semillas, y por (2) el número promedio de semillas que éstos dispersan por visita. El componente de calidad está determinado por (1) el tipo de tratamiento que recibe la semilla oralmente o en el tracto digestivo del dispersor (destruye la semilla, o la regurgita o defeca intacta) y por (2) el patrón espacial de dispersión de la semilla (agrupada o esparcida, en sitios adecuados o no adecuados para la germinación). A su vez, cada uno de estos cuatro determinantes se encuentra condicionado por las características del dispersor y de la planta. Por ejemplo, el número promedio de semillas dispersadas por visita es una función de (1) el número de semillas consumidas o manipuladas por visita y (2) la probabilidad de que la semilla consumida o manipulada sea dispersada lejos del árbol materno. Al mismo tiempo, estos dos eventos están determinados por las características del dispersor (dieta y tamaño del pico, por ejemplo) y por las características de la planta misma (tamaño del fruto, disposición espacial de la semilla en el fruto, disposición espacial del fruto en la rama).

Nótese que nos encontramos ante un marco conceptual flexible: si bien el concepto de eficacia se ha desarrollado desde la perspectiva de las interacciones que tienen lugar entre una población vegetal y las poblaciones de dispersores que se alimentan de ella, también es posible considerarlo a escala de individuos, poblaciones o comunidades, y, asimismo, puede visualizarse tanto desde la perspectiva de los dispersores como de las plantas. Igualmente, la eficacia de la dispersión puede analizarse desde el punto de vista de los beneficios que una población de plantas recibe de una comunidad de frugívoros, o bien, desde la perspectiva de los beneficios que una planta individual recibe dentro de una población.

Aunque no se trata de la única aproximación válida, esta visión jerárquica de la eficacia del dispersor resulta de gran utilidad porque proporciona un marco conceptual lógico para organizar los estudios teóricos y empíricos sobre dispersión de semillas y obliga a reconocer la multitud de factores que, en conjunto, contribuyen al "éxito" de la dispersión de semillas. Cuando se utiliza este marco conceptual, resulta evidente, por ejemplo, lo arriesgado que resulta determinar la importancia relativa de los dispersores de una planta partiendo únicamente de un estimado sobre el número de semillas dispersadas por especie (es decir, partiendo únicamente del componente cuantitativo de la eficacia). Más aún, este marco conceptual constituye un medio para cuantificar y comparar la eficacia de diferentes especies de dispersores y para investigar los atributos que hacen que un dispersor sea más o menos eficaz.

Más allá de los aportes mencionados, este marco conceptual proporciona un fundamento sólido para lanzar preguntas de matiz ecológico y evolutivo sobre los sistemas de dispersión. ¿Estará, por ejemplo, la eficacia del dispersor determinada por un atributo en particular?; ¿el hecho de ser cuantitativamente eficaz hace a un dispersor cualitativamente eficaz?; ¿qué consecuencias tendría para una población de plantas un cambio en el gremio de dispersores (fenómeno que fácilmente podría suscitarse por una alteración del hábitat, la fragmentación o la cacería excesiva)?; ¿depende la persistencia de las plantas de los servicios de una o unas pocas especies de dispersores, aun cuando les sirvan de alimento a un

grupo mucho más grande de dispersores potenciales? Preguntas como estas, y otras más, adquieren un mayor significado dentro del contexto de la eficacia del dispersor. Después de todo, la visión de la eficacia es valiosa no tanto por las respuestas que pueda brindar sino por las preguntas que ayuda a formular.

Principales componentes de la eficacia del dispersor según una visión jerárquica (modificado de Schupp 1993).

Cantidad de semillas dispersadas

- Número de visitas del dispersor (para alimentarse)
- Abundancia local del dispersor
- Dieta
- Regularidad (confiabilidad) espacial y temporal de las visitas
- Número de semillas dispersadas por visita
- Número de semillas manipuladas (ingeridas, capturadas)
- Probabilidad de dispersión de una semilla manipulada

Calidad de la dispersión

- Tipo de tratamiento en la boca y el tracto digestivo
- Las semillas se destruyen, se dañan, o pasan intactas
- Se altera la latencia, el porcentaje de germinación
- Calidad del sitio en que es depositada la semilla
- Patrones de movimiento del dispersor
- Hábitat, microhábitat y selección del micrositio
- Patrones espaciales y temporales de movimiento
- Patrones de deposición
- Patrones temporales de deposición
- Variación en la dieta

mostraban una mayor tasa de supervivencia que las que crecían en otros sitios.

Un caso particular de dispersión secundaria es el que realizan los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae). Estos escarabajos localizan cualquier deposición fecal fresca y la entierran a profundidades que van de 2 a 12 cm, donde es consumida por sus larvas (Estrada & Coates-Estrada 1991). Pareciera, sin embargo, que las semillitas que se encuentran en las heces pueden sobrevivir el desarrollo larval (Estrada & Coates-Estrada 1991) y contribuir, por tanto, a crear un "banco de semillas" en el suelo (ver sección siguiente). A diferencia de los roedores caviomorfos, pareciera que ni las hormigas ni los escarabajos coprófagos transportan las semillas muy lejos (menos de 5 m), aunque ciertamente las "hormigas cortadoras" (*Atta*) constituyen una excepción: ellas pueden transportar un fruto o una semilla a más de 100 m de distancia (Farji Brenner & Silva 1996, Roberts & Heithaus 1986, Dalling & Wirth 1998).

Latencia de semillas

Aunque en los bosques húmedos y lluviosos tropicales es bastante común que las semillas germinen poco después de la dispersión (p. ej., Ng 1977, González 1991, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1990a), algunas especies presentan ya sea una germinación tardía, una latencia condicional o una combinación de ambas. La germinación de una semilla puede retrasarse por varias causas, entre ellas: baja capacidad de absorción de agua por parte de la semilla, inmadurez fisiológica del embrión y presencia de factores químicos que controlan de manera endógena la germinación. Sin embargo, cuando una semilla presenta latencia condicional, la germinación depende más bien de ciertas señales ambientales, tales como la luminosidad y la temperatura, las cuales señalarían, precisamente, el momento apropiado para que la plántula brotara. Los diferentes tipos de latencia de semillas en las plantas de los bosques tropicales se describen en detalle en la Tabla 15.1.

RECUADRO 15.4 La eficacia del dispersor: cómo determinarla. Eugene W. Schupp

Cuantificar acertadamente la eficacia del dispersor es una labor extremadamente compleja. Supone integrar el estudio detallado del comportamiento del dispersor y de los patrones espaciales de deposición de semillas con el estudio demográfico de las plantas que brotan de las semillas dispersadas. La mayoría de los estudios tratan solamente algunos aspectos de la eficacia y si bien son valiosos para responder algunas preguntas específicas, es preciso llevar a cabo estudios más completos.

Diseñar un estudio para cuantificar la eficacia del dispersor requiere varias cosas, entre ellas, conocimiento del sistema ecológico, intuición biológica e imaginación. Ciertamente no existen reglas fijas, pero es necesario contar con un mínimo de información. Resulta fundamental, en primer lugar, conocer a fondo la población de dispersores y su comportamiento. Aspectos como el número de dispersores potenciales, la tasa de visita a los árboles en fruto y el comportamiento de forrajeo (tiempo que permanecen las semillas en el pico o tracto digestivo, si las semillas son ingeridas o tiradas directamente al suelo, tiempo que permanece el dispersor en los árboles) pueden dar una idea de la cantidad de semillas dispersadas, así como del por qué una determinada especie de dispersor es o no cuantitativamente importante para la planta.

Resulta importante, además, conocer los patrones de movimiento que siguen a la ingestión de frutos o semillas, como una forma de estimar los patrones espaciales de deposición de semillas, aspecto especialmente relevante. En efecto, de acuerdo con Janzen (1970) y Connell (1971), el patrón espacial de deposición afecta de manera distinta la supervivencia de las semillas y las plántulas, según sea su densidad y la distancia a la que se encuentre el árbol materno (ver Fig. 19.3). Este patrón podría, entonces, utilizarse para estimar la supervivencia relativa de las semillas en función de la distancia a la que son dispersadas. Sin embargo, independientemente de que exista una relación entre la supervivencia de semillas dispersadas y la distancia del árbol materno, el patrón de deposición de semillas dispersadas por animales es muy heterogéneo, y, en muchos casos, la supervivencia de las semillas no depende exclusivamente de la distancia del árbol materno. De hecho, a veces resulta más importante el sitio al que llegue la semilla (claro reciente, claro maduro, sotobosque sombrío) que la distancia misma a la que se encuentre el árbol materno. Es más, incluso dentro del mismo sotobosque pueden darse condiciones distintas para la supervivencia de la semilla, por cuanto la topografía ejerce una clara influencia sobre la estructura de la vegetación y el movimiento de las aves (Loiselle & Blake 1999). También es importante tomar en consideración la presencia o ausencia de árboles que sirven de dormitorio para monos (Julliot 1997) o, en el caso de los tapires, la ubicación de los sitios preferidos para defecar (Fragoso 1997). Sin embargo, lo esencial, ya sea que los patrones de deposición de semilla sean vistos en función de la distancia de la fuente semillera o como parches discretos, es que las características escogidas para analizar determinado patrón sean cuantificables—tanto las relativas al arribo de la semilla como al establecimiento de la planta—.

Una vez escogidos los aspectos con los que se va a trabajar, los patrones espaciales de deposición puede cuantificarse de distintas maneras. Cuando se trata de especies de semilla grande, el patrón de deposición de los dispersores puede ubicarse directamente en un mapa (Janzen *et al.* 1976), sin olvidar que los roedores pueden reducir y/o redistribuir su patrón. Al respecto, los patrones de deposición que crean los roedores se han estudiado siguiendo semillas marcadas con hilos (Forget 1996, Adler & Kestell 1998), localizadores magnéticos (Alverson & Díaz 1989), o radioisótopos (Vander Wall 1997). Otros métodos han dirigido su atención al movimiento de los dispersores. En España, por ejemplo, para estimar el patrón de deposición de semillas de *Prunus mahaleb* se recurrió a la observación directa del vuelo de las aves y esa información se combinó con datos sobre el número de semillas consumidas por visita (Jordano & Schupp 2000). En un bosque de bajura en Costa Rica, Loiselle y Blake (1999) estimaron los patrones de dispersión de semillas colectando aves (con redes situadas en diferentes hábitats del bosque) y semillas provenientes de material fecal y regurgitaciones. En un bosque montano, también en Costa Rica, Wenny (2000) realizó observaciones directas del vuelo en 4 especies de aves, localizando luego las semillas regurgitadas, defecadas, o botadas desde el pico, y anotando el tipo de hábitat en el que ellas caían. Por último, se han desarrollado modelos que combinan los patrones de movimiento del dispersor (con radiolocalizadores) y el tiempo que permanecen las semillas en el tracto digestivo (Murray 1988, Sun *et al.* 1997).

Ahora bien, además de estudiar detalladamente la forma en que son dispersadas las semillas, es necesario llevar a cabo un estudio demográfico de las plántulas que brotan de esas semillas y esto debe hacerse, también, en función de las condiciones ambientales en que ocurre el establecimiento de los nuevos individuos. Recordemos que las probabilidades de que una semilla llegue a un determinado lugar, o que sobreviva en él, pueden ser bajas, pero, a nivel de plántula, las probabilidades de supervivencia podrían ser altas, o viceversa. Muchos investigadores consideran que el análisis de la eficacia de la dispersión debería terminar en la fase de establecimiento de la plántula, dado que los estadios siguientes (brinza, adulto) se encuentran tan distantes en el tiempo que lo que le ocurra a un individuo de mayor tamaño, en términos de su desempeño dentro de la población, tiene poco que ver con lo que le ocurrió a nivel de dispersión años atrás. Este argumento sugiere que la fase de establecimiento implica haber traspasado cierto umbral crítico y que lo que ocurra luego no tendrá mayor

influencia en las probabilidades de permanencia del individuo a largo plazo. Sin embargo, aunque las probabilidades de que un juvenil pase a una clase de tamaño superior están determinadas tanto por 359 eventos predecibles como impredecibles, así como por diferentes procesos, las consecuencias de los eventos iniciales de su dispersión se verán reflejadas, con mucha frecuencia (por no decir siempre) a lo largo de todo el ciclo de vida de la planta (ver Schupp 1993). Esto no significa que las investigaciones a nivel de semilla y plántula tengan poco valor. Ya que en estos dos estadios tiene lugar la mayor mortalidad a nivel de población, este tipo de trabajo contribuye a un mayor conocimiento de la dinámica poblacional de las especies vegetales. Sin embargo, el hecho de que un análisis demográfico a largo plazo (el cual incorpora clases de tamaño mayores y éstas obviamente crecen y mueren a tasas mucho más lentas que las semillas y las plántulas) presente mayores dificultades no debe ser razón para justificar la ausencia de análisis de eficacia de dispersión luego de la fase de plántula.

La combinación de datos experimentales de supervivencia de semillas y plántulas y datos "estáticos" de patrones demográficos (distribución de clases de tamaño) en individuos de mayor tamaño puede aportar información complementaria. Por otra parte, si se unen los datos obtenidos a nivel de semillas con los que arrojen las observaciones sobre la dinámica poblacional de plántulas y brinzales a plazos de 5-10 años (p. ej., De Steven 1994, Forgel 1997) se podría obtener un panorama más certero sobre la eficacia de la dispersión. La clave, de nuevo, es diseñar los estudios demográficos teniendo en cuenta las características más importantes del patrón de deposición de semillas. Verdaderamente llama la atención la escasez de estudios que vinculen los patrones espaciales de dispersión de semillas con sus consecuencias a largo plazo en las poblaciones de plantas (Howe 1989, Herrera *et al.* 1994, Schupp & Fuentes 1995).

La germinación tardía, por su parte, es bastante común en los bosques estacionales. En efecto, una semilla depositada en la estación seca podría verse imposibilitada para absorber agua del suelo hasta comienzos de la estación lluviosa. Y lo mismo aplica para una semilla dispersada a finales de la estación húmeda: su germinación podría ser pospuesta hasta inicios de la siguiente estación húmeda (para garantizarles a las plántulas el crecimiento necesario para sobrevivir a la estación seca siguiente). De hecho, en la Isla de Barro Colorado, donde la estación seca se puede prolongar unos cuatro meses, Garwood (1983) observó que más de la mitad de las semillas de 185 especies de plantas dicotiledóneas postergaron la germinación por al menos cuatro semanas. Son raros los casos en que la germinación se posterga por más de un año, a excepción, quizás de las palmas (Braun 1968, Koebernik 1971). En Panamá, por ejemplo, la palma *Scheelea zonensis* dio pocas muestras de germinación hasta dos años después de que las semillas fueron dispersadas, pero luego continuó germinando regularmente por períodos de cuatro meses (a principios y mediados de la estación húmeda), proceso que se prolongó hasta cuatro años después de la dispersión (Harms & Dalling 1995).

Latencia condicional

En los trópicos, la latencia condicional (conocida también como latencia fisiológica,

latencia facultativa o latencia forzada) se encuentra generalmente restringida a las semillas de especies pioneras (árboles, arbustos, lianas y malezas), las cuales dependen de un claro o de un terreno baldío para establecer sus plántulas. Dos mecanismos parecen estar asociados a la ruptura de la latencia condicional: la germinación regulada por la luz y la germinación regulada por la temperatura. La germinación regulada por la luz -y desencadenada por los fitocromos (pigmentos vegetales)- se descubrió inicialmente en las semillas de la lechuga, pero ha sido ampliamente estudiada en las plantas de los bosques tropicales por Carlos Vázquez-Yanes y Alma Orozco-Segovia (Orozco-Segovia & Vázquez Yanes 1992). Al parecer este es el mecanismo que normalmente emplean las especies pioneras de semilla pequeña, los higueros estranguladores y los helechos para detectar una abertura en el dosel (Vázquez-Yanes & Smith 1982, Pérez-García *et al.* 1982, Titus *et al.* 1990). Ahora bien, la germinación estimulada por los fitocromos no depende tanto de la cantidad de luz sino de su calidad, específicamente de la razón entre luz roja (R; longitudes de onda 655-665 nm) y luz roja lejana (RL; longitudes de onda 725-735 nm) (ver detalles en el capítulo 6). Cuando la luz solar pega en forma directa, su razón R:RL es cerca de 1.2, mientras cuando pasa a través del dosel o de la hojarasca, mucha de la luz roja se filtra y la razón puede ser menor a 0.5 (Vázquez-Yanes *et*

TABLA 15.1 Tipos de latencia seminal presentes en los bosques tropicales. La terminología es de Roberts (1973), Harper (1977), Fenner (1985), Garwood (1989), y Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1993).

Terminología	Mecanismo	Duración	Observaciones	Ejemplos
Ia "Recalcitrante" (no hay latencia)	La absorción de humedad da inicio a la germinación. Semillas con alto contenido de humedad (40 a 70%)	Ninguna	Común. Muchas especies de árboles presentan germinación sincrónica. Semillas sensibles a la deshidratación; difíciles de almacenar	Cerca de 65% de las especies de árboles de Malasia (Ng1980) Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1990a)
Ib "Latencia breve"	Suele presentar un bajo contenido de humedad o estructuras especializadas	Semanas	Requiere de suelos húmedos que propicien la absorción de agua.	<i>Swietenia</i> (Alvarenga & Flores 1988), <i>Cavanillesia</i> (Garwood 1985)
II "Germinación tardía" o latencia "innata"	Cubierta seminal impermeable, madurez tardía del embrión o control hormonal de la germinación	Meses o años	En algunas especies podría interrumpirse al pasar por el tracto digestivo de un animal o al perforarse la cubierta seminal. La naturaleza de la latencia puede variar en las semillas de una misma cohorte (heteromorfismo críptico)	Muchas leguminosas y palmas (Koebernik 1971, Garwood 1983, Harms & Dalling 1995)
III Germinación "condicional", "facultativa", "forzada" o "ambientalmente regulada"	Germinación inducida por fluctuaciones en la temperatura o por la calidad de la luz (fitocromos)	Meses o años	Especies pioneras, dependientes de claros y malezas. La germinación se "dispara" gracias a condiciones ambientales favorables para el establecimiento de las plántulas.	Temperatura: <i>Heliocarpus</i> y <i>Ochroma</i> (Vázquez-Yanes 1974) Luz: <i>Cecropia</i> (Vázquez-Yanes & Smith 1982)
IV "Latencia secundaria" o "latencia inducida"	El estímulo ambiental para la germinación aparece después de un periodo de enterramiento o almacenamiento	Meses o años	¿Poco común en los bosques tropicales? Muy conocida en los bosques templados	<i>Piper</i> (Orozco-Segovia & Vázquez-Yanes 1989) <i>Amaranthus</i> (Washitani 1985)

al. 1990). Cuando la razón R:RL es alta, los fitocromos que hasta el momento se encontraban bioquímicamente inactivos (Pr) se activan (Pfr) e inducen la germinación.

La sensibilidad a la luz de algunas semillas ha sido comparada con la de una película

fotográfica, pues la irradiación necesaria para activar el fitocromo e inducir la germinación es muy baja (menos de 0.01% a pleno sol) (Bliss & Smith 1985; Orozco-Segovia *et al.* 1993a). Tal sensibilidad permite que el mecanismo funcione incluso en semillas que se encuentran enterradas

a varios milímetros de profundidad. Al parecer, la razón R:RL necesaria para interrumpir la latencia se encuentra estrechamente relacionada con las demandas particulares de cada especie (Fig. 15.3). Por ejemplo, las semillas de *Cecropia obtusifolia* (especie pionera típica del bosque húmedo y lluvioso neotropical) permanecen latentes cuando se les expone a una razón R:RL baja, pero germinan cuando la razón es alta (como ocurre en los claros del dosel o cuando se remueve la hojarasca del piso del bosque). Otras especies, en cambio, como *Buddleja cordata* (arbusto de alta montaña y expuesto a una luminosidad constante) presentan semillas que pueden germinar incluso cuando son expuestas a razones R:RL muy bajas, ya que la luz no es un recurso limitante para su regeneración (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1990b). En este punto vale la pena destacar que el grado de latencia condicional – en semillas cuya germinación está regulada por la luz– puede variar entre los individuos de una misma especie. Tal variación dependerá del tiempo que haya estado enterrada una semilla (p. ej., *Piper umbellatum*; Orozco-Segovia & Vázquez-Yanes 1989), de si ha pasado o no por el tracto digestivo de un dispersor (p. ej., *Cecropia obtusifolia*; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1986) y de la calidad de la luz ambiental

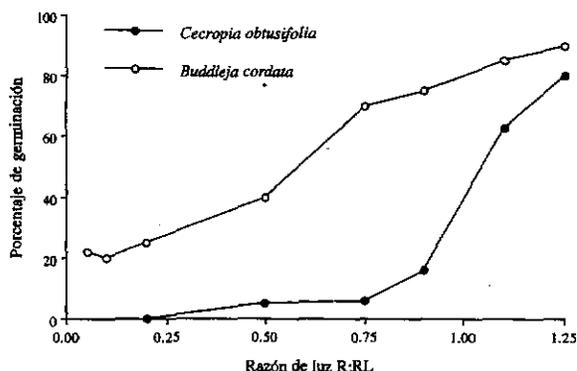


FIGURA 15.3 Germinación de dos especies pioneras de semilla pequeña según sea la razón luz solar roja: luz roja lejana (R:RL) prevaleciente. Una razón R:RL alta se relaciona con un ambiente abierto; una razón R:RL baja con condiciones de sombra, como las que se dan en el sotobosque y debajo la capa de hojarasca (según Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1990b).

que haya prevalecido durante su desarrollo en el fruto (“efecto materno”; p.ej., *Piper auritum*; Orozco-Segovia *et al.* 1993b).

Por su parte, la germinación regulada por la temperatura parece haber recibido menos atención que la germinación basada en el sistema de fitocromos y su base fisiológica no está muy clara aún (Mayer & Poljakoff-Mayber 1989). Cuando se forma un claro en el bosque y los rayos de luz pegan directamente en el suelo, la temperatura de la superficie puede aumentar hasta 10 grados en menos de una hora, y hasta 3 o 4 grados a unos 6 cm de profundidad (en relación con el sotobosque). Las semillas de algunas especies parecieran “despertar” de su latencia cuando las altas temperaturas derriten la capa suberizada de células que recubre a las semillas y les otorga permeabilidad (Vázquez-Yanes & Pérez-García 1976, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). En otros casos, las fluctuaciones en la temperatura parecen afectar la actividad enzimática o la permeabilidad de la membrana de aquellas semillas que carecen de una cubierta seminal dura (Hand *et al.* 1982).

Ahora bien, es muy posible que, en el suelo, los cambios de temperatura constituyan una señal mucho más confiable para germinar que la luz misma, particularmente para las especies pioneras de semilla relativamente grande (más de 1 mg de masa seminal) (Bliss & Smith 1985; sin embargo, ver Wesson & Waering 1969). De hecho, ya se ha logrado el establecimiento exitoso de especies pioneras como *Ochroma pyramidale* (peso de la semilla: 4.8 mg) y *Apeiba membranacea* (2.2 mg), en cámaras de crecimiento, donde las semillas se habían enterrado a unos 6 cm de profundidad (J. Dalling, datos sin publicar). Es más, se demostró que los índices de germinación fueron mayores cuando la temperatura no permanecía estática sino que más bien fluctuaba.

Banco de semillas

Como consecuencia de la latencia, en el suelo se acumula una gran cantidad de semillas. A esta acumulación se le denomina “banco de semillas”, población que por lo general se encuentra

dominado por las semillas de unas pocas especies de árboles y arbustos pioneros en estado de latencia condicional (p. ej., Hall & Swaine 1980, Hopkins & Graham 1983, Lawton & Putz 1988, Dalling & Denslow 1998). El banco de semillas constituye la vía más importante para la regeneración de las especies pioneras, más importante incluso que el número de semillas dispersadas ("lluvia de semillas"). Así lo han confirmado los estudios de Putz y Appanah (1987) en los bosques lluviosos de bajura del sureste asiático y los de Lawton y Putz (1988) en los bosques montanos de Costa Rica. Con todo, en los bosques tropicales existen algunos hábitats que pese a ser adecuados para el establecimiento de especies pioneras (por su gran cantidad de luz), carecen casi por completo de un banco de semillas: tal es el caso de aquellas superficies que se encuentran desprovistas de vegetación por causa de los derrumbes (Guariguata 1990). En otros casos, la "lluvia de semillas" podría constituir una fuente de propágulos más importante para la regeneración de un bosque que el propio banco de semillas (por ejemplo en pastizales que han sido sometidos a fuegos constantes o cultivados por largos períodos de tiempo) (p.ej., Aide & Cavellier 1994, Aide *et al.* 1995; ver detalles en el capítulo 23).

La densidad del banco de semillas parece variar mucho de una localidad a otra, pero no se sabe a ciencia cierta si esta variación obedece a las características intrínsecas de los sitios estudiados o a las metodologías empleadas (Garwood 1989, Dalling *et al.* 1995) (ver Recuadro 15.5). Pero, en términos generales la densidad del banco de semillas parece ser mucho menor en los bosques primarios (mediana: 380 semillas m^{-2}) que en los bosques secundarios (mediana: 1650 semillas m^{-2}) (Garwood 1989). Esa diferencia podría atribuirse a varias razones: una mayor densidad de especies pioneras en los bosques jóvenes (cuyas semillas además poseen latencia); un mayor número de semillas aportadas por las malezas presentes en los campos y en los pastizales que suelen circundar a los bosques secundarios; y, finalmente, el uso que se le haya dado a la tierra en cada localidad (Uhl *et al.* 1981, Purata 1986, Quintana-Ascencio *et al.* 1996). La

influencia de la vegetación circundante en la composición del banco de semillas de un bosque sucesional se hizo evidente al realizar una comparación entre bosques secundarios de Panamá y bosques secundarios (de igual edad) del Caribe costarricense. El banco de semillas de los bosques secundarios (15-20 años) de Costa Rica estaba dominado por hierbas y ciperáceas, arbustos y lianas: estas especies constituyeron más del 75% de la riqueza y abundancia encontradas, situación que se explica por la presencia de pastizales y campos baldíos aledaños (Dupuy & Chazdon 1998). En Panamá, en cambio, los bosques secundarios estaban rodeados de bosques primarios y de bosques secundarios muy viejos. Allí, el banco de semillas estaba dominado por semillas de árboles; de hecho, las hierbas, las ciperáceas y las lianas constituyeron menos del 10% de la abundancia total encontrada y menos del 36 % de la riqueza de especies (Dalling & Denslow 1998).

A escala de unos pocos metros cuadrados, los bancos de semilla son muy heterogéneos, no solo en cuanto a densidad sino en cuanto a composición de especies, y constituyen, además, un testimonio silencioso de árboles ya desaparecidos pero que dejaron allí su semilla (p. ej., Saulei & Swaine 1988). En efecto, como la densidad de semillas decrece exponencialmente conforme nos alejamos del árbol materno (Willson 1993, Laman 1996, Dalling *et al.* 1998; ver Fig. 15.2), y como normalmente las especies pioneras producen un gran número de semillas (Álvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1992), las posibilidades de que se acumulen grandes cantidades de semillas debajo de la copa del árbol (o a unos pocos metros de ella) son muchas. De hecho, en la Isla de Barro Colorado, en Panamá, bajo la copa de los árboles pioneros *Miconia argentea* y *Cecropia insignis* se contaron 9 000 y 1 600 semillas m^{-2} , respectivamente (a 3 cm de profundidad), densidad que disminuyó radicalmente a los 30 m de distancia del árbol materno (500 y 300 semillas m^{-2} , respectivamente) (Dalling *et al.* 1998).

La densidad –y la diversidad– del banco de semillas también disminuyen considerablemente en función de la profundidad (aunque se pueden

RECUADRO 15.5 Metodologías para el estudio de los bancos de semillas.

Muchas de las preguntas sobre la regeneración de los bosques tropicales pueden esclarecerse a la luz de los bancos de semillas. Desde hace ya algún tiempo los ecólogos los examinan con el fin de comprender mejor el origen de las comunidades vegetales que brotan en ambientes alterados (por causas antrópicas o naturales) y los patrones demográficos y de dispersión de semillas de las diferentes especies. Sin embargo, a pesar de los estudios realizados es difícil a veces establecer algún tipo de generalización porque en términos generales no se han empleado metodologías estandarizadas.

Al estudiar un banco de semillas, entonces, una primera consideración resulta vital: la relativa al método de muestreo utilizado. Desafortunadamente pocos estudios han logrado caracterizar de manera adecuada la abundancia de semillas presente en el suelo, así como su composición. En ocasiones el número de repeticiones ha sido muy reducido, en otras, las muestras individuales han sido muy grandes, y en otras se han presentado ambos problemas. Ciertamente las semillas que se encuentran en el suelo presentan una distribución espacial muy heterogénea, pero las semillas de cada especie en particular tienden a estar agrupadas (esto refleja, en parte, la distribución de los árboles en fruto, árboles que en última instancia son los "formadores" de los bancos de semillas). Por lo tanto, al estimar la densidad del banco de semillas de una comunidad de plantas, es mejor tomar muchas muestras pequeñas que pocas grandes por unidad de área (ver ejemplos en Bigwood & Inoye 1988, Benoit *et al.* 1989, Butler & Chazdon 1998).

La profundidad a la que se tomen las muestras también afecta el cálculo de la densidad del banco de semillas. Recordemos que la densidad de semillas disminuye conforme aumenta la profundidad (Putz 1983, Young 1985, Dalling *et al.* 1998). De 43 estudios que se han realizado en los trópicos sobre bancos de semillas, éstos han tomado muestras a 2, 3, 5, 6, 10, 12 y hasta 20 cm de profundidad (Garwood 1989); sin embargo, el criterio utilizado para seleccionar una determinada profundidad no se ha justificado adecuadamente. Si el objetivo del estudio es, por ejemplo, examinar los factores que influyen en el establecimiento temprano de una especie (y no tanto averiguar la densidad o la composición florística del banco de semillas), entonces conviene variar las profundidades de muestreo para determinar, así, hasta que punto una plántula es capaz de emerger con éxito hasta la superficie.

En realidad, la mayoría de los estudios de bancos de semillas intenta estimar la fracción de semillas que es capaz de germinar en determinadas condiciones ambientales y no necesariamente la cantidad total de semillas viables en la muestra. Por lo general, esta técnica se lleva a cabo en un invernadero, donde las muestras de suelo reciben el riego necesario y se les expone a una luminosidad alta. Cada plántula que emerge se anota y se identifica. Este método tiene la ventaja de que las muestras se pueden procesar rápidamente, además de que muchas veces es más fácil identificar una plántula que una semilla. Es necesario, además, que las plántulas cuenten con las mejores condiciones para emerger y esto se logra extendiendo finamente las muestras de suelo (≤ 5 mm de profundidad) (Dalling *et al.* 1995). En general, la mayoría de las plántulas emerge al cabo de seis semanas de exposición a luz intensa.

Otra técnica consiste en pasar la muestra por una serie de tamices para separar así las semillas, pero esta labor se dificulta cuando las semillas son muy pequeñas o el suelo muy rico en humus. En este último caso, se puede lograr que la materia orgánica salga a flote agregando una solución saturada de cloruro de calcio, pero la viabilidad de las semillas podría verse afectada. Esta técnica, sin embargo, podría resultar provechosa en estudios de semillas de especies individuales; en particular de las que presentan latencia innata (condición que impide la germinación en un ambiente de invernadero). La viabilidad de las semillas extraídas puede probarse luego por medio de la germinación en cámaras controladas o por medio de una tinción con cloruro de tetrazolio (si hay actividad respiratoria dentro del embrión, este indicador tiñe la semilla de color rojo) (Moore 1973).

encontrar semillas viables a 20 cm de profundidad: Cheke *et al.* 1979, Enright 1985, Dalling *et al.* 1997b). Sin embargo, varían aún más con los cambios estacionales –a una misma profundidad–. En efecto, la densidad de semillas que presenta un bosque a unos 3 cm de profundidad puede llegar a triplicarse a lo largo del año (Chandrashekhara & Ramakrishnan 1993, Dalling *et al.* 1997b). A nivel de árbol individual (en especies pioneras, por ejemplo) puede aumentar hasta diez veces de una estación a otra

(Dalling *et al.* 1998). Cabe aclarar que a profundidades mayores a los 3 cm, se observa una variación estacional menor en la densidad de semillas (Fig. 15.4), lo que sugiere una longevidad mucho mayor para las semillas que se encuentran enterradas a mayor profundidad.

Por otra parte, se ha observado que la limitada cantidad de reservas que poseen las semillas pequeñas las inhibiría de producir una plántula capaz de atravesar una capa de hojarasca muy gruesa (Molofsky & Augspurger 1992). Por esta

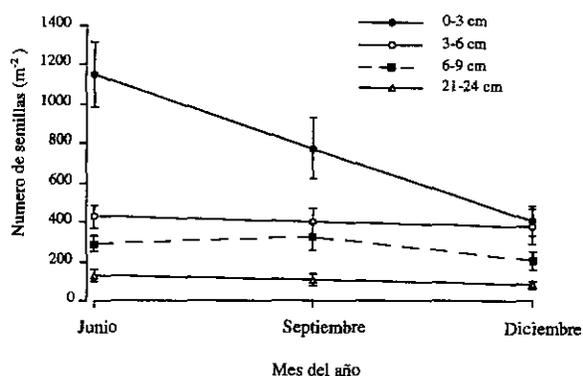


FIGURA 15.4 Densidad media del banco de semillas (± 1 error estándar) en el bosque de la Isla de Barro Colorado, Panamá. Las mediciones se efectuaron en 1993 a cuatro profundidades distintas y en tres períodos diferentes (según Dalling *et al.* 1997b).

razón, Garwood (1989) considera poco probable que una semilla enterrada a gran profundidad tenga mucha injerencia en la regeneración vegetal que tiene lugar en los claros, excepto, por supuesto, cuando el suelo ha sido removido (como cuando un árbol es arrancado de raíz). Efectivamente, en los claros es muy común observar aglomeraciones de plántulas pioneras donde el suelo mineral ha quedado al descubierto, justo debajo de las raíces expuestas del árbol caído (Brandani *et al.* 1988, Putz 1983, Riera 1985). No hay que descartar, sin embargo, la posibilidad de que tal preferencia obedezca a otras razones, por ejemplo a una irradiación mayor (Putz 1983) o a una menor competencia subterránea (Grubb 1996).

Longevidad de las semillas en el suelo

La longevidad de las especies presentes en el banco de semillas juega un papel preponderante. Influye no solo en la recuperación de zonas que han sido alteradas a gran escala, por el paso de un huracán (p. ej., Frangi & Lugo 1991) o porque han caído presas de la deforestación (capítulo 23), sino que tiene consecuencias, a escala evolutiva, en la estructura genética de las poblaciones (Templeton & Levin 1979; Hairston Jr. & De Stasio Jr. 1988). Pese a esto, existen pocos datos confiables sobre la longevidad que puede

alcanzar una semilla. Tampoco se ha observado una relación obvia entre la longevidad de la semilla y sus características, o las características del sitio en que se encuentran. Aún así, es muy probable que las semillas de los bosques tropicales de bajura tengan los índices de longevidad más bajos, por la gran cantidad de depredadores y patógenos que habitan en sus suelos (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993).

En un principio, se intentó medir la longevidad de las semillas en condiciones de laboratorio o bien en condiciones semi-naturales (semillas enterradas en latas o vasijas de cerámica llenas de tierra) (Castro Acuña & Guevara Sada 1978, Holthuijzen & Boerboom 1982). Sin embargo, esta técnica exagera la longevidad real de las semillas. Para obtener una estimación real es necesario enterrar las semillas directamente en el suelo del bosque y dejarlas expuestas a los depredadores, a los patógenos y a las condiciones microambientales prevalecientes, tal y como le ocurre a una semilla que ha sido dispersada en forma natural (Vázquez-Yanes & Smith 1982). Un método que se acerca bastante a este ideal consiste en enterrar las semillas dentro de un malla de tejido de nylon. Es más, con este método se ha observado que la latencia condicional —inducida por el enterramiento— se encuentra normalmente restringida a las especies pioneras (Hopkins & Graham 1987) y que las mismas especies pioneras muestran grandes diferencias en cuanto a la longevidad que pueden alcanzar sus semillas. Unas pueden sobrevivir unos cuantos meses, otras un año y otras un poco más (Perez-Nasser & Vázquez-Yanes 1986, Dalling *et al.* 1997b, Guariguata 2000).

La supervivencia a corto plazo de las semillas puede estimarse también tomando muestras directamente del banco de semillas en el suelo entre una fructificación y otra y para cada especie en particular, y repitiendo el proceso varias veces. Al mismo tiempo debe controlarse la entrada o "lluvia" de semillas al suelo. Por su parte, para estimar la supervivencia a largo plazo sería conveniente establecer parcelas permanentes de estudio para comparar la densidad de semillas que se presenta en aquellos sitios que alguna vez estuvieron poblados por

especies "formadoras de bancos de semillas" con aquellos que nunca tuvieron este tipo de especies. Utilizando métodos como estos, Alvarez-Buylla y Martínez Ramos (1990) y Dalling *et al.* (1997b, 1998) mostraron, en México y Panamá, respectivamente, que la longevidad de las semillas de las especies pioneras igualmente varía según la especie de que se trate. Algunas como las de *Cecropia obtusifolia* y *C. insignis* mostraron una longevidad menor a la esperada (al cabo de un año se observó una mortalidad > 90%), otras, como las de *Trema micrantha* mostraron que pueden sobrevivir por lo menos una década.

Ahora bien, una longevidad tan dispar en semillas de especies con estrategias ecológicas similares —como las pioneras— podría ser el resultado de un distinto grado de vulnerabilidad al ataque de patógenos y depredadores, y no tanto el producto de un mecanismo fisiológico destinado a regular la duración de período de latencia (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). En efecto, en los bosques de Panamá se ha observado que la mayoría de las semillas de *Miconia* y *Cecropia* (especies pioneras) mueren presa de los hongos patógenos que se encuentran en el suelo (Dalling *et al.* 1998; Fig. 15.5). Dicha susceptibilidad no se ha examinado en otras especies pioneras, pero el hecho de que algunas de estas especies tengan una cubierta seminal gruesa podría ser un indicio de que buscan algún tipo de protección contra los agentes patógenos. Estas semillas, sin embargo, podrían resultar atractivas para una gama todavía mayor de depredadores y el enterramiento podría no ser suficiente protección para escapar de ellos. Para terminar, cabe agregar que para una especie pionera una cubierta seminal gruesa podría obstaculizar la pronta germinación de las semillas recién dispersadas, aun cuando se encontraran en un claro apropiado (Dalling *et al.* 1997b).

Pautas para investigaciones futuras

Hemos pasado revista a mucho de lo que se conoce acerca de la dispersión, la depredación y la germinación de semillas en los bosques

húmedos y lluviosos neotropicales. Ha quedado claro, creemos, que este conocimiento se basa en el estudio de unas cuantas especies y de unos pocos lugares, de ahí que sea difícil establecer algún tipo de generalización. Sobre las repercusiones de las características morfológicas y ecológicas de las semillas en los patrones de regeneración, tanto a nivel interespecífico como intraespecífico, también se sabe poco. Sin embargo, se espera que en el futuro, y con el apoyo metodologías estandarizadas se pueda obtener mayor información sobre las

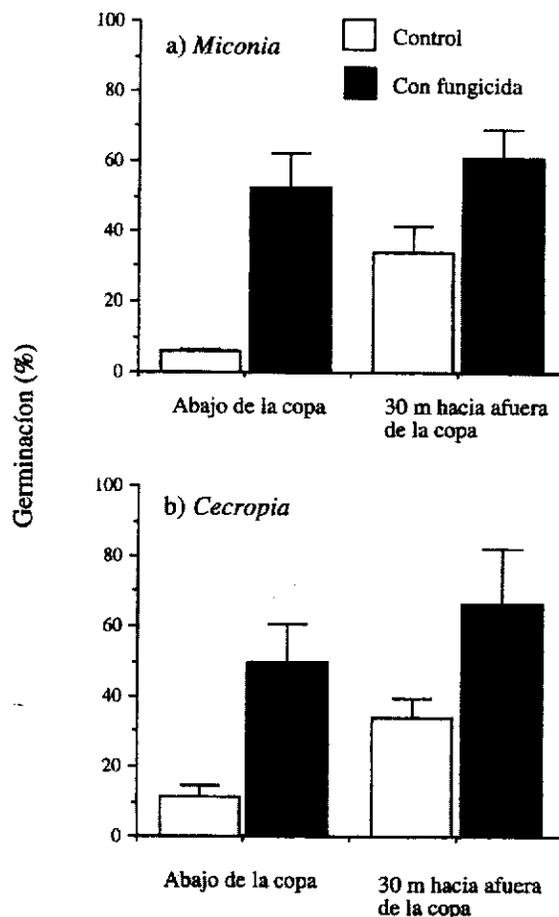


FIGURA 15.5 Germinación promedio (indicativa de la viabilidad de las semillas) luego de seis meses de enterramiento (+ 1 error estándar). Isla de Barro Colorado, Panamá. Se trabajó con dos grupos de semillas de árboles pioneros, a uno se le aplicó fungicida y el otro se dejó tal cual. Las semillas se introdujeron en bolsas de nylon semipermeables y se enterraron, unas bajo la copa del árbol y otras a 30 m del individuo adulto coespecífico más cercano (según Dalling *et al.* 1998).

adaptaciones que a nivel local realizan las semillas, y sobre los factores genéticos y ambientales que influyen en tales adaptaciones.

Ciertamente la dispersión secundaria y la depredación de semillas arrojan un mayor conocimiento sobre la biología poblacional de las plantas de los bosques neotropicales (p.ej., Levey & Byrne 1993, Horvitz & Schemske 1994), sin embargo, los mecanismos que regulan el "destino final" de una semilla en el suelo continúan siendo un misterio. Es posible que los patógenos sean los que en última instancia determinen los patrones de reclutamiento de las plántulas (a escala local), y es posible, también, que de acuerdo con la vulnerabilidad de los genotipos seminales, forjen la estructura genética de las poblaciones adultas. Pero es realmente poco lo que se sabe acerca de esto y mucho el trabajo por hacer: resta aún identificar el tipo de patógenos de que se trata, determinar su abundancia, su distribución y su especificidad hospedera.

Por otra parte, es preciso que la ecología de semillas adopte una visión mucho más amplia; una visión que contemple, en su totalidad, el ciclo de vida de las plantas. De esa forma, las diferentes etapas del proceso de regeneración (polinización, maduración del fruto, dispersión, latencia, germinación, establecimiento de plántulas) podrán ser vistas como partes indisolublemente ligadas a un todo. Son pocas las ocasiones en que esto se ha logrado (Schupp & Fuentes 1995; ver también Herrera *et al.* 1994, quien brinda un ejemplo de la zona templada, y los estudios realizados por Henry Howe y sus colaboradores sobre la ecología de semillas del árbol del dosel, *Virola surinamensis*, en Panamá). Sin embargo, si partimos de un marco de referencia más amplio, la influencia que ejercen las características de la semilla en la demografía de las plantas se hará evidente y estaremos más cerca de llegar a entender los mecanismos que mantienen la diversidad de especies en los bosques tropicales.

Es importante, además, que los ecólogos interesados en el manejo de bosques se interesen también por el estudio de las semillas. Aspectos como la dispersión y la germinación de semillas resultan potencialmente cruciales para guiar el manejo del bosque como en el caso de la tala

selectiva de la madera (Guariguata & Pinard 1998) como para llevar a cabo faenas de recuperación del bosque en pastizales abandonados y donde la sucesión secundaria procede muy lentamente (Cardoso da Silva *et al.* 1996). Igualmente, un mayor conocimiento de los patrones de latencia que presentan las semillas nos puede ayudar a encontrar la mejor manera de almacenarlas (aspecto importante para los programas de restauración) y un mayor conocimiento de los bancos de semillas nos puede ayudar a predecir con más certeza los patrones de regeneración que cabría esperar en un bosque secundario.

Literatura citada

- Adler, G. H., & D. W. Kestell. 1998. Fates of neotropical tree seeds influenced by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Biotropica* 30: 677-681.
- Aide, T. M. 1987. Limbfalls: a major cause of sapling mortality for tropical forest plants. *Biotropica* 19: 284-285.
- Aide, T. M., & J. Cavelier. 1994. Barriers to tropical lowland forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2: 219-229.
- Aide, T. M., J.K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario, & M. Serrano. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77: 77-86.
- Alvarenga, S., & E. M. Flores. 1988. Morfología y germinación de la semilla de caoba, *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae). *Revista de Biología Tropical* 36: 261-267.
- Alvarez-Buylla, E. R., & M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84: 314-325.
- Alvarez-Buylla, E. R., & M. Martínez-Ramos. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax - pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80: 275-290.
- Alverson, W. S., & A. G. Díaz. 1989. Measurement of the dispersal of large seeds and fruits with a magnetic locator. *Biotropica* 21: 61-63.
- Andersen, A. A. 1989. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? *Oecologia* 81: 310-315.
- Armstrong, D. P., & M. Westoby. 1993. Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* 74: 1092-1100.

- Augspurger, C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62: 775-788.
- Augspurger, C. K. 1986. Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. *American Journal of Botany* 73: 353-363.
- Augspurger, C. K. 1990. Una Señal para la Floración Sincrónica. Pp. 201-218 en E. G. Leigh, Jr., A.S. Rand, & D.M. Windsor, editores. *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama.
- Augspurger, C. K., & S.E. Franson. 1988. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a Neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 4: 239-252.
- Augspurger, C. K., & Hogan, K. P. 1983. Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphylus*: Leguminosae). *American Journal of Botany* 70: 1031-1037.
- Augspurger, C. K., & K. Kitajima. 1992. Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology* 73:1270-1284
- Ashton, P. S. 1982. Dipterocarpaceae. *Flora Malesiana Series 1*, 9: 237-552.
- Baker, H. G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53: 997-1010.
- Barclay, A. S., & F. R. Earl. 1974. Chemical analyses of seeds III. Oil and protein content of 1253 species. *Economic Botany* 28: 178-236.
- Benoit, D. L., N.C. Kenkel, & P.B. Cavers. 1989. Factors influencing the precision of soil seed bank estimates. *Canadian Journal of Botany* 67: 2833-2840.
- Bigwood, D. W., & D.W. Inouye. 1988. Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology* 69: 497-507.
- Bliss, D., & H. Smith. 1985. Penetration of light into the soil and its role in the control of seed germination. *Plant, Cell and Environment* 8 475-483.
- Boucher, D. H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical lowland oak. *Oecologia* 49: 409-419.
- Bradford, D. F., & C.C. Smith. 1977. Seed predation and seed number in *Scheelea* palm fruits. *Ecology* 58: 667-673.
- Brandani, A., G.S. Hartshorn, & G.H. Orians. 1988. Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 4:99-119.
- Braun, A. 1968. Cultivated palms of Venezuela. *Principes* 12:39-103.
- Brewer, S. W., & M. Rejmánek. 1999. Small rodents are significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science* 10: 165-174.
- Brookes, P. D., D.L. Wingston, & W.F. Bourne. 1980. The dependence of *Quercus robur* and *Q. petraea* seedlings on cotyledon potassium, magnesium, calcium, and phosphorus during the first year of growth. *Forestry* 53: 167-177.
- Burkey, T. V. 1994. Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. *Oecologia* 97: 533-540.
- Butler, B., & R.L. Chazdon. 1998. Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rain forest. *Biotropica* 30: 214-222.
- Cardoso da Silva, J. M., C. Uhl, & G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* 10: 491-503.
- Castro Acuña, R., & S. Guevara Sada. 1976. Viabilidad de semillas en muestras de suelo almacenado de "Los Tuxtles", Veracruz. Pp. 233-249 en A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, & S. del Amo Rodríguez, editores. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Compañía Editorial Continental, México, D. F.
- Center, T. D., & C.D. Johnson. 1974. Coevolution of some seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) and their hosts. *Ecology* 55: 1096-1103.
- Chambers, J. C., & J.A. MacMahon. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 263-292.
- Chambers, J. C., J.A. MacMahon, & J.H. Haefner. 1991. Seed entrapment in alpine ecosystems: effects of soil particle size and diaspore morphology. *Ecology* 72: 1668-1677.
- Chandrashekhara, U. M., & P.S. Ramakrishnan. 1993. Germinable soil seed bank dynamics during the gap phase of a humid tropical forest in the Western Ghats of Kerala, India. *Journal of Tropical Ecology* 9: 455-467.
- Chapin, F. S. 1989. The cost of tundra plant structures: evaluation of concepts and currencies. *American Naturalist* 133: 1-19.
- Cheke, A. S., W. Nanakorn, & C. Yankoses. 1979. Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in northern Thailand. *Biotropica* 11: 88-95.
- Clark, D. A., & D.B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- Clark, D. B., & D. A. Clark. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66: 1884-1892.

- Clark, D. B., & D. A. Clark. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79: 447-457.
- Connell, J. H. 1971. On the role of enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pp. 298-312 *en* P.J. den Boer & G.R. Gradwell, editores. *Dynamics of populations*. Center for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- Crawley, M. J. 1997. Plant-herbivore dynamics. Pp. 401-474 *en* M. J. Crawley, editor. *Plant Ecology*. Second Edition. Blackwell Science, UK.
- Dalling, J. W., M.D. Swaine, & N.C. Garwood. 1995. Effect of soil depth on seedling emergence in tropical soil seed bank investigations. *Functional Ecology* 9: 119-121.
- Dalling, J. W., & J.S. Denslow. 1998. Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panama. *Journal of Vegetation Science* 9: 669-678.
- Dalling, J. W., & R. Wirth. 1998. Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Journal of Tropical Ecology* 14: 705-710.
- Dalling, J. W., K.E. Harms, & R. Aizprúa. 1997a. Seed damage tolerance and seedling resprouting ability of *Prioria copaifera* in Panamá. *Journal of Tropical Ecology* 13: 481-490.
- Dalling, J. W., M.D. Swaine, & N.C. Garwood. 1997b. Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panamá. *Journal of Tropical Ecology* 13: 659-680.
- Dalling, J. W., M.D. Swaine, & N.C. Garwood. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer tree species in moist tropical forest. *Ecology* 79: 564-578.
- Denslow, J. S. 1980. Notes on the seedling ecology of a large-seeded species of Bombacaceae. *Biotropica* 12: 220-222.
- De Steven, D. 1981. Predispersal seed predation in a tropical shrub (*Mabea occidentalis*, Euphorbiaceae). *Biotropica* 13:146-150.
- De Steven, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 10: 369-383.
- De Steven, D. & F.E. Putz. 1984. Impact of mammals on early recruitment of the tropical canopy tree *Dipteryx panamensis* in Panama. *Oikos* 43:207-216.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. Pp. 141-165 *en* R. Dirzo & J. Sarukhán, editores. *Perspectives on plant population ecology*. Sinauer Associates, U.S.A.
- Dirzo, R., & C.A. Dominguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. Pp. 237-249 *en* A. Estrada & T. H. Fleming, editores. *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk, The Netherlands.
- Dirzo, R., & A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. Pp. 237-287 *en* P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes, & W. W. Benson, editores. *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley, USA.
- Dupuy, J. M., & R.L. Chazdon. 1998. Long-term effects of forest regrowth and selective logging on the seed bank of tropical forests in NE Costa Rica. *Biotropica* 30: 223-237.
- Ellison, A. M., J. S. Denslow, B.A. Loiselle, & D. Brenés. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* 74: 1733-1750.
- Enright, N. 1985. Evidence of a soil seed bank under rain forest in New Guinea. *Australian Journal of Ecology* 10: 67-71.
- Estrada, A., & R. Coates-Estrada. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 7:459-474.
- Farji Brener, A. G., & J. F. Silva. 1996. Leaf-cutter ants' (*Atta laevigata*) aid the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *Journal of Tropical Ecology* 12: 163-168.
- 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. 1985. *Seed ecology*. Chapman and Hall, U.K.
- Fenner, M. & K. Kitajima. *En imprenta*. Seed and seedling ecology. *en* F. I. Pugnaire, & F. Valladares, editores. *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, USA.
- Fleming, T. H., & E.R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13:45-53.
- Forget, P.-M. 1990. Seed dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae), a rodent-dispersed tree species in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 6:459-468.
- Forget, P.-M. 1992. Seed removal and seed fate in *Gustavia superba* (Lecythidaceae) *Biotropica* 24: 408-414.
- Forget, P.-M. 1993. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. *Oecologia* 94: 255-261.
- Forget, P.-M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 12: 751-761.

- Forget, P.-M. 1997. Ten-year seedling dynamics in *Vouacapoua americana* in French Guiana: a hypothesis. *Biotropica* 29: 124-126.
- Foster, R. B. 1977. *Tachigalia versicolor* is a suicidal Neotropical tree. *Nature* 268: 624-626.
- Foster, R. B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. Pp. 151-172 en E. G. Leigh Jr., E. G., A.S. Rand, & D.M. Windsor, editores. *The ecology of a tropical forest*. Smithsonian Institution Press, U.S.A.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review* 52: 260-299.
- Foster, S. A., & C.H. Janson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.
- Fragoso, J. M. V. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology* 85: 519-529.
- Garwood, N. C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama. *Ecological Monographs* 53: 159-181.
- Garwood, N. C. 1985. The role of mucilage in the germination of cuipo, *Cavanillesia platanifolia* (H. & B.) H.B.K. (Bombacaceae), a tropical tree. *American Journal of Botany* 72:895-905.
- Garwood, N. C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. Pp 149-209 en M. A. Leck, V. T. Parker, & R. L. Simpson, editores. *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, USA.
- Garwood, N.-C. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. Pp. 59-129 en M. D. Swaine, editor. *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO/Parthenon Publishing, France.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15:1-84.
- Geritz, S. A. H. 1995. Evolutionary stable seed polymorphism and small-scale spatial variation in seedling density. *American Naturalist* 146: 685-707.
- González, E. 1991. Recolección y germinación de semillas de 26 especies arbóreas del bosque húmedo tropical. *Revista Biológica Tropical* 39: 47-51.
- González, E. 1993. Effect of seed size on germination and seedling vigor of *Virola koschnyi* Warb. *Forest Ecology and Management* 57:275-281.
- Gorchov, D. L., F. Cornejo, C. Ascorra, & M. Jaramillo. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio* 107/108: 339-349.
- Gottsberger, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazonia. *Biotropica* 10: 170-183.
- Goulding, M. 1980. *The fishes and the forest*. University of California Press, USA.
- Greene, D. F., & E.A. Johnson. 1993. Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos* 67: 69-74.
- Greig, N. 1993. Predispersal seed predation on five *Piper* species in tropical rainforest. *Oecologia* 93:412-420.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52:107-145.
- Grubb, P. J. 1996. Rainforest dynamics: the need for new paradigms. Pp. 215-233 en P. S. Edwards, W.E. Booth, & S.C. Choy, editores. *Tropical Rainforest Research: Current issues*. Kluwer, The Netherlands.
- Grubb, P. J., & D.A. Coomes. 1997. Seed mass and nutrient content in nutrient-starved tropical rain forest in Venezuela. *Seed Science Research* 7: 269-280.
- Grubb, P. J. & 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.
- Guariguata, M. R. 1990. Landslide disturbance and forest regeneration in the upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Ecology* 78: 814-832.
- Guariguata, M. R. 2000. Seed and seedling ecology of tree species in neotropical secondary forests: management implications. *Ecological Applications* 10: 145-154.
- Guariguata, M. R., & M.A. Pinard. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. *Forest Ecology and Management* 112: 87-99.
- Guzmán-Grajales, S. M., & L.R. Walker. 1991. Differential seedling responses to litter after Hurricane Hugo in the Luquillo Experimental forest, Puerto Rico. *Biotropica* 23: 407-414.
- Hairton, N. G. Jr., & B.T. De Stasio Jr. 1988. Rate of evolution slowed by a dormant propagule pool. *Nature* 336: 239-242.
- Hall, J. B., & M.D. Swaine. 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. *Biotropica* 12: 256-263.
- Hallwachs, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*): the inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae) Pp. 285-304 en A. Estrada & T.H. Fleming, editores *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, The Netherlands.
- Hallwachs, W. 1994. The clumsy dance between agoutis and plants: scatterhoarding by Costa Rican dry forest agoutis. Ph.D. dissertation, Cornell University, USA.
- Hammond, D. S., & V.K. Brown. 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, and soil type in wet neotropical forests. *Ecology* 76: 2544-2561.
- Hammond, D. S., S. Gourlet-Fleury, P. van der Houwen, H. Ter Steege, & V. K. Brown. 1996. A compilation of known

- Guianan timber trees and the significance of their dispersal mode, seed size and taxonomic affinity to tropical rain forest management. *Forest Ecology and Management* 83: 99-116.
- Hand, D. J., G. Craig, M. Takaki, & R.E. Kendrick. 1982. Interactions of light and temperature on seed germination of *Rumex obtusifolius* L. *Planta* 156: 457-468.
- Harms, K. E. 1997. Habitat-specialization and seed dispersal-limitation in a Neotropical forest. Ph.D. Dissertation. Princeton University, New Jersey, USA.
- Harms, K. E., & A. Aiello. 1995. Seed-boring by tropical clearwing moths (Sessidae): Abberant behavior or widespread habit? *Journal of the Lepidopterist's Society* 49:43-48.
- Harms, K. E., & J.W. Dalling. 1995. Observations on the seasonal consistency of germination timing for *Scheelea zonensis*. *Principes* 39:104-106.
- Harms, K. E., & 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.
- Harms, K. E., & J.W. Dalling. 2000. A bruchid beetle and a viable seedling from a single diaspore of *Attalea butyracea*. *Journal of Tropical Ecology* 16: 319-325.
- Harms, K. E., J.W. Dalling, & R. Aizprúa. 1997. Regeneration from cotyledons in *Gustavia superba* (Lecythidaceae). *Biotropica* 29: 234-237.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, UK.
- Harper, J. L., P.H. Lovell, & K.G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 327-356.
- Hartshorn, G. S. 1983. *Pentaclethra macroloba*. Pp. 301-303 en D. H. Janzen, editor. *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press, USA.
- Harvey, P. H., A.F. Read, & S. Nee. 1995. Why ecologists need to be phylogenetically challenged. *Journal of Ecology* 83:535-536.
- Hastings, A. 1980. Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theoretical Population Biology* 18: 363-373.
- Herrera, C. M. 1987. Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50: 79-90.
- Herrera, C. M. 1989. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plant-pollinator system. *Oecologia* 80:241-248.
- Herrera, C.M., & P. Jordano. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs* 51: 201-221.
- Herrera, C. M., P. Jordano, L. López-Soria, & J.A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- Hewitt, N. 1998. Seed size and shade-tolerance: a comparative analysis of North American temperate trees. *Oecologia* 114: 432-440.
- Hladik, A., & S. Miquel. 1990. Seedling types and plant establishment in an African rain forest. Pp. 261-282 en K. S. Bawa, K. S. & M. Hadley, editores. *Reproductive ecology of tropical forest plants*. UNESCO/Parthenon Publishing, France.
- Holthuijzen, A. M. A. & J.H.A. Boerboom. 1982. The *Cecropia* seedbank in the Surinam lowland rain forest. *Biotropica* 14:62-68.
- Hopkins, M. S., & A.W. Graham. 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rain forests in North Queensland, Australia. *Biotropica* 15: 90-99.
- Hopkins, M. S., & A.W. Graham. 1987. The viability of seeds of rain forest species after experimental soil burials under tropical wet lowland forest in north-eastern Australia. *Australian Journal of Ecology* 12: 97-108.
- Horn, H. S. and R. H. MacArthur. 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology* 53: 749-752.
- Horvitz, C. C. & D.W. Schemske. 1994. Effects of dispersers, gaps and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology* 75: 1949-1958.
- Howe, H. F. 1989. Scatter and clump dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79: 417-426.
- Howe, H. F., & R.B. Primack. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree *Casearia nitida* (Flacourtiaceae) *Biotropica* 7:278-283.
- Howe, H. F., & W. Richter. 1982. Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*: a within and between tree analysis. *Oecologia* 53: 347-351.
- Howe, H. F., & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Howe, H. F., & G.A. Vande Kerckhove. 1981. Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology* 62:1093-1106.
- Howe, H. F., E.W. Schupp, & L.C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66:781-791.
- Hubbell, S.P., & R.B. Foster. 1990. Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. Pp. 522-541 en A.H. Gentry, editor.

- Four neotropical rainforests. Yale University Press, USA.
- Hurt, G. C. and S. W. Pacala. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* 176: 1-12.
- Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347-91.
- Janzen, D. H. 1977. Variation in seed size within a crop of a Costa Rican *Mucuna andreana* (Leguminosae). *American Journal of Botany* 64: 347-349.
- Janzen, D. H. 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *Journal of Ecology* 68: 929-952.
- Janzen, D. H. 1982. Variation in average seed size and fruit seediness in a fruit crop of a Guanacaste tree (Leguminosae: *Enterolobium cyclocarpum*). *American Journal of Botany* 69:1169-1178.
- Janzen, D. H., & C. Vázquez-Yanes. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. Pp. 137-157 *en* A. Gómez-Pompa, T. C. Whitmore, & M. Hadley. editores. Rain forest regeneration and management. UNESCO, France and Parthenon Press, UK.
- Janzen, D. H., G.A. Miller, J. Hackforth-Jones, C.M. Pond, K. Hooper, & D.P. Janos. 1976. Two Costa Rican bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae) *Ecology* 57: 1068-1075.
- Johnson, C. D., S. Zona, & J.A. Nilsson. 1995. Bruchid beetles and palm seeds: recorded relationships. *Principes* 39: 25-35.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. Pp. 105-156 *en* M. Fenner, editor. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. Commonwealth Agricultural Bureau International, UK.
- Jordano, P., & C.M. Herrera. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *EcoScience* 2: 230-237.
- Jordano, P., & E.W. Schupp. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70: 591-615.
- Julliot, C. 1996. Seed dispersal by Red Howling Monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *International Journal of Primatology* 17: 239-258.
- Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal of red howler monkeys *Alouatta seniculus* in the understory of tropical rain forest. *Journal of Ecology* 85: 431-440.
- Kaufmann, S., D.B. McKey, M. Hossaert-McKey, & C.C. Horvitz. 1991. Adaptations for a two-phase seed dispersal system involving vertebrates and ants in a hemiepiphytic fig (*Ficus microcarpa*: Moraceae). *American Journal of Botany* 78: 971-977.
- Kelly, C. K. 1995. Seed size in tropical trees: a comparative study of factors affecting seed size in Peruvian angiosperms. *Oecologia* 102: 377-388.
- Kelly, C. K. & 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, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution* 9:465-470.
- Kitajima, K. 1992. The importance of cotyledon functional morphology and patterns of seed reserve utilization for the physiological ecology of neotropical tree seedlings. Ph.D. dissertation, University of Illinois, USA.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.
- Kitajima, K. 1996a. Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedlings. Pp. 193-210 *en* M. D. Swaine, editor. The ecology of tropical forest tree seedlings. UNESCO/Parthenon Publishing, France.
- Kitajima, K. 1996b. Ecophysiology of tropical tree seedlings. Pp 559-591 *en* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, & A. P. Smith, editores. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, USA.
- Kitajima, K. and C. K. Augspurger. 1989. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. *Ecology* 70: 1102-1114.
- Koebornik, J. 1971. Germination of palm seed. *Principes* 15: 134-137.
- Kubitzki, K., & A. Ziburski. 1994. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica* 26: 30-43.
- Laman, T. G. 1996. *Ficus* seed shadows in a Bornean rain forest. *Oecologia* 107: 347-355.
- Lawton, R. O., & F.E. Putz. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69: 764-777.
- Leishman, M. R., & M. Westoby. 1998. Seed size and shape are not related to persistence in the soil in Australia in the same way as in Britain. *Functional Ecology* 12: 480-502.
- Levey, D. J., & M.M. Byrne. 1993. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74:1802-1812.

- Levin, D. A. 1974. The oil content of seeds: An ecological perspective. *American Naturalist* 108: 193-206.
- Loiselle, B.A., & J.G. Blake. 1999. Dispersal of melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. *Ecology* 80: 330-336.
- Lord, J. M., M. Westoby, & M. Leishman. 1995. Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche conservatism and adaptation. *American Naturalist* 146: 349-364.
- Lord, J. M., J. Egan, T. Clifford, E. Jurado, M. Leishman, D. Williams, & M. Westoby. 1997. Larger seeds in tropical floras: consistent patterns independent of growth form and dispersal mode. *Journal of Biogeography* 24: 205-211.
- Louda, S. M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. Pp. 25-51 *en* M. A. Leck, V. T. Parker, & R. L. Simpson, editores. *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, USA.
- Mayer, A. M., & Poljakoff-Mayber, A. 1989. The germination of seeds. Pergamon Press, Oxford, U.K.
- Mazer, S. J. 1990. Seed mass of Indiana Dune genera and families: taxonomic and ecological correlates. *Evolutionary Ecology* 4: 326-357.
- Metcalf, D. J., & P.J. Grubb. 1995. Seed mass and light requirements for regeneration in South-east Asian rain forest. *Canadian Journal of Botany* 74: 516-520.
- Metcalf, D. J., P.J. Grubb, & I.M. Turner. 1998. The ecology of very small-seeded shade tolerant trees and shrubs in lowland rain forest in Singapore. *Plant Ecology* 134: 131-149.
- Michaels, H. J., B. Benner, A.P. Hartgerink, T.D. Lee, S. Rice, M.F. Willson, & R.I. Bertin. 1988. Seed size variation: magnitude, distribution, and ecological correlates. *Evolutionary Ecology* 2: 157-166.
- Moegenburg, S. M. 1996. *Sabal palmetto* seed size: causes of variation, choices of predators, and consequences for seedlings. *Oecologia* 106: 539-543.
- Molofsky, J., & C.K. Augspurger. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73: 68-77.
- Moore, R. P. 1973. Tetrazolium staining for assessing seed quality. Pp. 347-366 *en* W. Heydecker, editor. *Seed ecology*. Pennsylvania State University Press, USA.
- Morris, D. 1962. The behavior of the green acouchi (*Myoprocta pratti*) with special reference to scatterhoarding. *Zoological Society of London Proceedings* 139: 701-732.
- Murray, K. G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs* 58: 271-298.
- Ng, F. S. P. 1977. Germination ecology of Malaysian trees. III. *Malaysian Forester* 36: 54-65.
- Ng, F. S. P. 1980. Germination ecology of Malaysian woody plants. *Malaysian Forester* 43: 406-437.
- Nilsson, S. G. & U. Wästljung. 1987. Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology* 68: 260-265.
- Norton, D. A. & D. Kelly. 1988. Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. (rimu) (Podocarpaceae) in New Zealand: the importance of economies of scale. *Functional Ecology* 2: 399-408.
- Orozco-Segovia, A. & C. Vázquez-Yanes. 1989. Light effect on seed germination in *Piper* L. *Acta Oecologica* 10: 123-146.
- Orozco-Segovia, A. & C. Vázquez-Yanes. 1992. Los sentidos de las plantas: la sensibilidad de las semillas a la luz. *Ciencia* 43: 399-411.
- Orozco-Segovia, A., M.E. Sanchez-Coronado, & C. Vázquez-Yanes. 1993a. Light environment and phytochrome-controlled germination in *Piper auritum*. *Functional Ecology* 7: 585-590.
- Orozco-Segovia, A., M.E. Sanchez-Coronado, & C. Vázquez-Yanes. 1993b. Effect of maternal light environment on seed germination in *Piper auritum*. *Functional Ecology* 7: 395-402.
- Pate, J. S., E. Rasins, J. Rullo, & J. Kuo. 1986. Seed nutrient reserves of Proteaceae with special reference to protein bodies and their inclusions. *Annals of Botany* 57: 747-770.
- Pérez-García, B., A. Orozco-Segovia, & R. Riba. 1982. El banco de esporas de helechos en el suelo de Los Tuxtlas, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 43: 89-92.
- Pérez-Nasser, N., & C. Vázquez-Yanes. 1986. Longevity of buried seeds from some tropical rainforest trees and shrubs of Veracruz, México. *Malaysian Forester* 94: 352-356.
- Purata, S. E. 1986. Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology* 2: 257-276.
- Putz, F. E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer species on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64: 1069-1074.
- Putz, F. E., & S. Appanah. 1987. Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. *Biotropica* 19: 326-333.
- Quintana-Ascencio, P. F., M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, G. Domínguez-Vázquez, & M. Martínez-Icó. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 28: 192-209.
- Ramírez, N. & M. K. Arroyo. 1987. Variación espacial y temporal en la depredación de semillas de *Copaifera*

- pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en Venezuela. *Biotropica* 19:32-39.
- Riera, B. 1985. Importance des buttes de déracinement dans la régénération forestière en Guyane Française. *Revue Ecologie (Terre, Vie)* 40:321-329.
- Roberts, E. H. 1973. Predicting the storage life of seeds. *Seed science and technology* 1: 499-514.
- Roberts, T. J., & R.E. Heithaus. 1986. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. *Ecology* 67: 1046-1057.
- Rockwood, L. L. 1985. Seed weight as a function of life form, elevation and life zone in neotropical forests. *Biotropica* 17: 32-39.
- Salisbury, E. J. 1942. The reproductive capacity of plants. Bell, London, U.K.
- Saulei, S. M., & M.D. Swaine. 1988. Rain forest seed dynamics during succession at Gogol, Papua New Guinea. *Journal of Ecology* 76: 1133-1152.
- Schupp, E. W. 1988a. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76: 525-530.
- Schupp, E. W. 1988b. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78.
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality, and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Schupp, E. W., & E.J. Frost. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and in the understory. *Biotropica* 21:200-203.
- Schupp, E.W., & M. Fuentes. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *EcoScience* 2:267-275.
- Shaw, M. W. 1968. Factors affecting the regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales. II. Acorn losses and germination under field conditions. *Journal of Ecology* 56: 647-666.
- Silman, M. 1996. Regeneration from seed in a neotropical rain forest. Ph.D. Dissertation, Princeton University, Princeton, New Jersey, USA.
- Skellam, J. G. 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38: 196- 218.
- Smith, C. C., & S.D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108: 499-506.
- Steele, M. A., T. Knowles, K. Bridle, & E.L. Simms. 1993. Tannins and partial consumption of acorns: Implications for dispersal of oaks by seed predators. *American Midland Naturalist* 130: 229-238.
- Stromberg, J. C. & D.T. Patten. 1990. Variation in seed size of a southwestern riparian tree, Arizona walnut (*Juglans major*) *American Midland Naturalist* 124: 269-277.
- Sun, C., A. R. Ives, H. J. Krauter, & T. C. Moermond. 1997. Effectiveness of three turacos as seed dispersers in a tropical montane forest. *Oecologia* 112: 94-103.
- Swaine, M. D., & T. Beer. 1977. Explosive seed dispersal in *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae). *New Phytologist* 78: 695-708.
- Swaine, M. D., & T.C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Szentesi, A., & T. Jermy. 1995. Predisersal seed predation in leguminous species: seed morphology and bruchid distribution. *Oikos* 73: 23-32.
- Templeton, A. R., & D.A. Levin. 1979. Evolutionary consequences of seed pools. *American Naturalist* 114: 232-249.
- Terborgh, J., E. Losos, M.P. Riley, & M. Bolaños Riley. 1993. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. *Vegetatio* 107/108: 375-386.
- Thompson, K., & D. Rabinowitz. 1989. Do big plants have big seeds? *American Naturalist* 133: 722-728.
- Thompson, K., S.R. Band, & J.G. Hodgson. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* 7 236-241.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16.
- Titus, J. H., N.M. Holbrook, & F.E. Putz. 1990. Seed germination and seedling distribution of *Ficus pertusa* and *F. tuerckheimii*; Are strangler figs autotoxic? *Biotropica* 22:425-428.
- Troup, R. S. 1921. The silviculture of Indian trees. Vol. 1. Oxford University Press, UK.
- Uhl, C., K. Clark, H. Clark, & P. Murphy. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 69: 631-649.
- Uhl, C., K. Clark, N. Dezzio, & P. Marquirino. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology* 69: 751-763.
- Vander Wall, S. B. 1997. Dispersal of singleleaf piñon (*Pinus monophylla*) by seed-caching rodents. *Journal of Mammalogy* 78:181-191.
- Vázquez-Yanes, C. 1974. Studies on the germination of seeds of *Ochroma lagopus* Swartz. *Turrialba* 24: 176-179.
- Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1986. Dispersal of seeds by animals: effect on light controlled dormancy in *Cecropia obtusifolia*. Pp. 71-77 en A. Estrada, & T. H. Fleming, editores. *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk, The Netherlands.

- Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1990a. Seed dormancy in the tropical rain forest. Pp. 247-259 *en* K.S. Kawa, & M. Hadley, editores. Reproductive ecology of tropical forest plants. UNESCO, France, and Parthenon Press, UK.
- Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1990b. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. *Oecologia* 83: 171-175.
- Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rain forest. *Annual review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.
- Vázquez-Yanes, C. & B. Pérez-García. 1976. Notas sobre la morfología y la anatomía de la testa de las semillas de *Ochroma lagopus* Sw. *Turrialba* 26:310-311.
- Vázquez-Yanes, C. & H. Smith. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytologist* 92: 477-485.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincon, M.E. Sánchez-Coronado, P. Huante, J.R. Toledo, & V.L. Barradas. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.
- Washitani, I. 1985. Field fate of *Amaranthus patulus* seeds subjected to leaf-canopy inhibition of germination. *Oecologia* 66: 338-342.
- Wenny, D. G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a Neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70: 331-351.
- Wesson, G., & P.F. Wareing. 1969. The induction of light sensitivity in weed seeds by burial. *Journal of Experimental Botany* 20: 414-425.
- Westoby, M., E. Jurado, & M. Leishman. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 368-372.
- Westoby, M., M.R. Leishman, & J.M. Lord. 1995. On misinterpreting the 'phylogenetic correction'. *Journal of Ecology* 83: 531-534.
- Willson, M. F. 1988. Spatial heterogeneity of post-dispersal survivorship of Queensland rainforest seeds. *Australian Journal of Ecology* 13: 137-146.
- Willson, M. F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio* 107/108: 261-280.
- Wright, S. J. 1983. The dispersion of eggs by a bruchid beetle among *Scheelea* palm seeds and the effect of distance to the parent. *Ecology* 64:1016-1021.
- Young, K. R. 1985. Deeply buried seeds in a tropical wet forest in Costa Rica. *Biotropica* 17: 336-338.