

MECANISMOS DE DISPERSIÓN DE DIÁSPORAS EN UN BOSQUE PERTURBADO DE LA CUMACA, ESTADO CARABOBO, VENEZUELA

Dispersal mechanisms of diaspores of a disturbed deciduous forest at La Cumaca, Carabobo State, Venezuela

Carmen L. CONTRERAS y Carlos W. VARELA

*Departamento de Botánica,
Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología,
Universidad de Carabobo, Venezuela
ccclusa@gmail.com; cvarela2@uc.edu.ve*

RESUMEN

Se caracterizaron los mecanismos de dispersión de 43 especies de plantas de un bosque deciduo perturbado en La Cumaca (Carabobo, Venezuela), con base en los caracteres morfológicos de las diásporas. El fruto resultó la principal unidad de dispersión (72%, N = 31). La endozoocoria (ornitocoria, 23%, N = 10, mamalocoria 14%, N = 6, y granivocoria 12%, N = 5), y la anemocoria (27%, N = 13) fueron los mecanismos más representativos. Estos últimos, variaron significativamente con relación a la forma de vida ($F_{3,32} = 2,05$; $P < 0,0043$), siendo la ornitocoria más frecuente en arbustos y trepadoras, y la anemocoria en herbáceas. Para este bosque perturbado los animales, tanto silvestres como domésticos, parecen promover la diseminación de diásporas endozoocóricas; además, la estructura abierta del bosque y la alta proporción de especies herbáceas pueden favorecer la presencia de diásporas anemócoras en esta comunidad.

Palabras clave: comunidad vegetal, espectro de dispersión, frutos, perturbación antrópica, semillas

ABSTRACT

The dispersal mechanisms of 43 plant species, based on morphometric attributes of the diaspores, were characterized in a disturbed forest at La Cumaca (Carabobo, Venezuela). The fruit was the main dispersal unit (72%, N = 31). The endozoochory (ornitochory 23%, N = 10, mammalocory 14%, N = 6, and granivocory 12%, N = 5) and the anemochory (27%, N = 13) were the most

representative dispersal mechanisms. The latter varied significantly in relation to the life form ($F_{3,32} = 2.05$; $P < 0.0043$), the most common were ornithochory in shrubs and climbers, and anemochory in herbaceous plants. For this disturbed forest, both wild and domestic animals promote the dissemination of endozoochory diaspores. The open structure of the forest, coupled with the high proportion of herbaceous species, also favor the presence of anemochories diaspores in this community.

Key words: anthropic disturbance, dispersion spectrum, fruits, plant community, seeds

INTRODUCCIÓN

El estudio de la biología de dispersión de diásporas es clave para el entendimiento del éxito reproductivo de las plantas, y sus posibles consecuencias en la adaptación al medio ambiente. La dispersión es un proceso activo y dinámico, que determina los lugares en los cuales las unidades se van a establecer y, por ende, su probabilidad de supervivencia (Houle 1992). Además, conocer las estrategias de dispersión de las especies aporta información importante para caracterizar las interacciones entre los organismos, la organización de las comunidades y, en general, promover el conocimiento la biodiversidad (Guix 2010). Las investigaciones relativas al proceso de dispersión se han basado tradicionalmente en describir los caracteres morfológicos de las diásporas, relacionándolos con los posibles agentes dispersores, definiéndose de este modo, los mecanismos de dispersión (van der Pijl 1972; Howe & Smallwood 1982).

La proporción de los mecanismos de dispersión en un tipo particular de vegetación se conoce como el espectro de dispersión, el cual está influenciado por las características del ecosistema, la composición florística y las condiciones ambientales, entre otras (Arbeláez & Parrado-Rosselli 2005). De acuerdo a diversos autores, el espectro de dispersión varía en función de: 1) la complejidad y estructura de la vegetación (De Noir *et al.* 2002; Yamamoto *et al.* 2007), 2) las formas de vida (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983), y 3) variables ambientales y geográficas (Cavieres *et al.* 1999; Tabarelli *et al.* 2003; Silva & Roldal 2009; Buitron-Jurado & Ramírez 2014).

A partir de la década de los años 80, en Venezuela se han realizado estudios relativos a la distribución y frecuencia de los mecanismos de dispersión en diversas comunidades vegetales (Wikander 1984; Ramírez & Brito 1988; López & Ramírez 1989; Parisca & Ramírez 1989; Taisma & Ramírez 1996). No obstante, el espectro de dispersión reportado en estas investigaciones se encuentra restringido a formaciones vegetales donde las actividades antropogénicas no han generado un impacto o el mismo es relativamente bajo. En este sentido, la deforestación, el cambio del uso del suelo para diversos fines, entre otras actividades de origen antropogénico, podrían tener implicaciones en los patrones de frecuencia de las especies y, en consecuencia, en el proceso de dispersión de semillas dentro de la comunidad vegetal (Velázquez 2016).

Gran parte de las relaciones mutualistas entre organismos vegetales y animales constituyen redes complejas de interacciones entre sus componentes (Guix 2010), lo que permite asumir que, para la dispersión, una reducción en el número de especies que participan en dichas interacciones producto de la perturbación ambiental podría conllevar a que la interacción se vuelva inestable afectando de esta manera las especies zoocoras (Cantillo *et al.* 2008). Por otro lado, las modificaciones en la estructura vegetal alterarían las distancias de dispersión y los patrones de deposición de semillas de especies anemócoras, debido a posibles cambios en la turbulencia y patrones de la velocidad del viento (Montoya *et al.* 2008; Díaz 2010). En este sentido, se hace indispensable conocer y caracterizar la composición florística y los mecanismos de dispersión en las comunidades vegetales perturbadas, que deben ser analizadas en un contexto espacio-temporal.

Los bosques deciduos representan uno de los ecosistemas más intervenidos y vulnerables en Venezuela (Oliveira-Miranda *et al.* 2010). Estas formaciones vegetales que se encuentran principalmente en tierras bajas, han perdido gran parte de su extensión en algunas entidades por actividades como la agricultura, ganadería, incendios, deforestación y expansión urbana (Oliveira-Miranda *et al.* 2010; Portillo-Quintero *et al.* 2010). En el estado Carabobo los bosques deciduos han sido catalogados como ecosistemas en peligro de ser eliminados (Rodríguez *et al.* 2010). En este sentido, los bosques secos ubicados en la finca La Cumaca, municipio San Diego, en la cual se practicaron actividades agropecuarias

y de extracción minera durante más de dos décadas, se han visto severamente afectados causando gran impacto en la composición y estructura de la vegetación (Vera *et al.* 2010). Bajo este contexto, esta investigación pretende caracterizar el espectro de dispersión en función de caracteres morfológicos de las diásporas de un bosque deciduo perturbado del estado Carabobo ubicado en la mencionada finca, para lo cual se busca responder las siguientes interrogantes: ¿Cuáles son los mecanismos de dispersión de las especies en un fragmento de bosque deciduo con cierto grado de perturbación?, ¿Cuáles son las características morfológicas más importantes de las unidades de dispersión en este ambiente?, ¿Existe relación entre los mecanismos de dispersión y las formas de vida presentes en la comunidad?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Esta investigación se realizó en un bosque deciduo ubicado en la finca La Cumaca, localizada en la zona norte del municipio San Diego del estado Carabobo, en la zona centro-norte de Venezuela ($10^{\circ}17'51,92''$ N, $67^{\circ}57'0,59''$ O, 512 m snm). El clima de la región es marcadamente biestacional con un periodo de lluvias que abarca desde mayo a noviembre y una estación seca de diciembre hasta abril, presentándose una precipitación promedio de 852 mm al año y una temperatura media anual de 25°C (Malpica 2009). Los terrenos de la finca colindan con la vertiente sur del Parque Nacional San Esteban, zona caracterizada por los recurrentes incendios forestales naturales o intencionales, además de otras actividades antrópicas como la ganadería y la minería. Tiene una superficie de aproximadamente 465,86 ha, conformadas principalmente por bosques ribereños y bosques secos, sabanas arboladas y en general, por áreas intervenidas (Vera *et al.* 2010). Los bosques secos se presentan muy fragmentados, dominados principalmente por vegetación secundaria producto de la deforestación y actividades de extracción minera que se realizaron en la finca por más de 20 años (Vera *et al.* 2010). El área de estudio presenta un estrato inferior herbáceo-arbustivo que alcanza una altura aproximada de 5 m y un estrato superior arbóreo entre 5 y 15 m de alto.

Muestreo, formas de vida de las especies vegetales y tipo morfológico de las unidades de dispersión

El muestreo se realizó a lo largo de un transecto de medio kilómetro dentro del bosque, durante los meses de febrero a agosto del año 2013, con visitas quincenales al área de estudio. Muestras de las especies vegetales fueron recolectadas, identificadas y depositadas en el Herbario Helga Lindorf (LUC) de la Facultad Experimental de Ciencia y Tecnología de la Universidad de Carabobo. Las especies fueron clasificadas de acuerdo a la consistencia del tallo, ramificación y altura, como: 1) árboles, incluyen especies leñosas, en las cuales la ramificación ocurre por encima del suelo, con un porte mayor a los 3 m de alto y diámetro de los tallos mayor a 10 cm; 2) arbustos, corresponden a especies leñosas cuya ramificación se presenta a nivel del suelo, no mayores a los 3 m de alto y diámetro de los tallos menor a 10 cm; 3) trepadoras, incluyen especies leñosas y herbáceas volubles, que suben o trepan sobre otras; y 4) hierbas, plantas sin ninguna lignificación en sus órganos, con tallos cortos a nivel del suelo, con alturas no mayores a los 2 m.

Se recolectaron las unidades de dispersión (frutos y semillas) de todas las especies observadas. La caracterización morfológica se realizó en 30 unidades completamente desarrolladas (maduras) por especie, provenientes de diferentes individuos, utilizando un microscopio estereoscópico y una lupa de campo. Los frutos se clasificaron de acuerdo al tipo morfológico presentado por Lindorf *et al.* (2006), entre los que se encuentran: silicuas, legumbres, cápsulas (en todas sus variantes), aquenios, cipselas, cariopsides, sámaras, nueces, esquizocarpicos, drupas y bayas.

Características morfológicas de las unidades de dispersión

Las variables consideradas en este estudio para caracterizar la unidad de dispersión y que permitieron establecer los posibles agentes y mecanismos de diseminación de las especies en la comunidad fueron: forma, color, textura y olor. Las semillas y los frutos presentan una forma general que corresponde a una estructura tridimensional o plana conocida. Se describieron las figuras geométricas asociadas a las diásporas, de acuerdo a Harby (1976) y Kirkbride *et al.* (2003). En casos

donde las diásporas de una especie presentaban más de una forma geométrica se clasificaron como varias. Dentro de las formas más comunes que pueden presentar se encontraron: 1) elíptica, forma de elipse es decir, de contorno oval, angosto y redondeado en los extremos y más ancho en la mitad; 2) ovalada, ampliamente elíptica; 3) orbicular, de forma más o menos circular o redondeada; 4) globosa, que tiene una forma casi orbicular; 5) ovoide, con forma de huevo, basalmente más ancha; 6) oblonga, forma ovoide, pero más larga que ancha; 7) obovada, ovoide, pero con la parte más ancha en la zona apical; 8) samaroide, en forma de sámara, con extremos alargados; 9) reniforme, con forma de riñón; 10) falcada o falciforme, en forma de hoz; 11) enroscada, que forma una vuelta sobre sí misma; 12) alargada, más larga que ancha; 13) piriforme, parecida a una pera; 14) lanceolada, en forma de punta de lanza; 15) oblanceolada, que tiene forma inversamente lanceolada; 16) piramidal, en forma de pirámide, amplía en la base; 17) obtrulada, en forma de prisma con los costados basales más largos que los superiores; 18) cordiforme, en forma de corazón; 19) napiforme, en forma de nabo; 20) cuadrada, forma con cuatro ángulos o donde todos los lados tienen la misma longitud; 21) rectangular, forma con cuatro ángulos, donde los lados opuestos tienen la misma longitud; 22) mitaforme, con forma de manopla; 23) hipocrepiforme, con forma de herradura; 24) bastoniforme, con forma de bastón; 25) bilobulado o cordado, con dos lóbulos redondeados divididos por un seno más o menos profundo.

El color se estimó visualmente y de forma directa, en la propia planta o posteriormente en el laboratorio. Esta variable organoléptica se designó *s* que presentaron más de dos colores, una mezcla o combinación de los de acuerdo a la carta de colores de Pantone (2002). Se establecieron once categorías: amarillo, azul, blanco, gris, marrón, naranja, negro, rojo, verde, violeta y varios. En esta última se incluyeron las diáspora mismos.

La textura se estableció de acuerdo a lo propuesto por Navarro & Gálvez (2001) y Pérez-Cortéz (2007). En aquellos casos donde las diásporas de una especie presentaron más de dos tipos de textura se catalogaron como varias. Se consideró la siguiente clasificación: 1) lisa, no presenta ornamentaciones en la superficie (pericarpio o testa), completamente plana; 2) estriada, que tienen líneas, estrías sin ningún patrón; 3) reticulada, presenta nerviación dividida en forma de retículo o

red; 4) alveolada, presenta cavidades poco profundas y escasamente delimitadas; 5) costada, con costillas más o menos distanciadas, excepcionalmente anastomosadas y usualmente paralelas; 6) costada-nervada, cuando las costillas se ramifican; 7) surcado, costillas muy próximas y canales alternándose paralelamente; 8) acanalada, con surcos longitudinales; 9) crestada, con crestas distanciadas y excepcionalmente anastomosadas; 10) rugosa, con pliegues o arrugas, irregulares. Adicionalmente, se determinó la presencia o ausencia de tricomas (pelos) denominándose pubescente o glabra, respectivamente. Los apéndices se consideraron como modificaciones de la cubierta seminal y en algunos casos, del pericarpio del fruto; se tomaron en cuenta: alas, pelos, arilos y espinas, de acuerdo a lo propuesto por Lindorf *et al.* (2006). La variable organoléptica olor se determinó bajo el criterio de presencia o ausencia.

Características morfométricas de las unidades de dispersión

Las variables morfométricas consideradas fueron tamaño y biomasa seca. Para determinar el tamaño se midió el largo (eje mayor), ancho (eje medio) y grosor (eje menor) (l x a x gr), con un vernier de precisión de 0,05 mm y papel milimetrado siempre en este orden y expresado en milímetros. En las semillas el largo fue medido desde el extremo hilar hasta el calazal; el ancho fue medido en la porción media y más ancha de la semilla al igual que el grosor (Leython & Jáuregui 2008). Para los frutos, el largo se midió desde el extremo apical (punto de unión a la planta mediante el pedúnculo) hasta el extremo basal y la medida del ancho se tomó en la parte más amplia del fruto al igual que el grosor. La asignación de biomasa seca a las unidades de dispersión se estimó como el peso seco en gramos de 30 unidades por especie, provenientes de diferentes individuos (Ramírez 1993). Las diásporas fueron desecadas en una estufa a 60°C hasta alcanzar peso constante, y posteriormente pesadas en una balanza analítica con una sensibilidad de 0,0001 g.

Mecanismos de dispersión

Los mecanismos de dispersión se establecieron de acuerdo a la morfología de las unidades de dispersión, observaciones *in situ* sobre el comportamiento de los agentes dispersores y la revisión exhaustiva de la

literatura especializada. De acuerdo a esto, las especies se clasificaron en las categorías propuestas por van der Pijl (1972) y Howe & Smallwood (1982) en: 1) Autocoria, diásporas con dehiscencia explosiva, enrollamientos en un mismo plano, movimientos en espiral, entre otras adaptaciones; 2) Barocoria, diásporas que al llegar a la madurez se desprenden y caen a causa de su propio peso; 3) Anemocoria, diásporas de consistencia seca, pequeñas dimensiones y livianas, pueden exhibir estructuras accesorias como pelos flexibles o rígidos y expansiones aladas; 4) Epizocoria, diásporas con sustancias adhesivas o estructuras de fijación como ganchos, púas y espinas; 5) Ornitocoria, por lo general, diásporas carnosas, pequeñas a medianas, de coloraciones brillantes y llamativas (rojo, negro, blanco, azul, púrpura o una mezclas de éstos), sin olor, con o sin una excrescencia carnosa (arilo); 6) Mamalocoria, diásporas carnosas, medianas a grandes, de coloraciones generalmente opacas, con olores atrayentes; 7) Mirmecocoria, diásporas con elaiosoma (cuerpo graso localizado); 8) Granivocoria, diásporas que no muestran ninguna adaptación evidente, las cuales pueden ser dispersadas por aves, insectos y mamíferos.

Análisis estadísticos de los datos

Se obtuvieron las proporciones de los caracteres morfológicos y morfométricos de las unidades de dispersión, así como la de los modos de dispersión presentes en la comunidad estudiada. Para determinar la existencia de diferencias significativas entre los mecanismos de dispersión y las formas de vida, se aplicó un Análisis de Varianza (ANOVA) de una vía, previa normalización de los datos por la extracción de la raíz cuadrada (Sokal & Rohlf 1979). Se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis para evaluar las posibles diferencias entre las variables morfológicas (forma, color, textura, etc.), la forma de vida y el tipo morfológico con respecto a las variables morfométricas (tamaño y biomasa). En los casos donde las diferencias resultaron significativas se aplicaron pruebas de U de Mann-Whitney sobre cada par de grupos, y a éstas, se realizaron correcciones de significancia de Bonferroni, que ajusta los valores de p mediante la multiplicación por el número de pruebas, a fin de controlar la probabilidad de cometer el error tipo I a través de todas las pruebas (Hammer 1999-2012).

RESULTADOS

Unidad de dispersión

De las 43 especies estudiadas del bosque deciduo, 72% (N = 31) presentaron el fruto como unidad de dispersión, seguido de la semilla con 16% (N = 7), mientras que el mericarpo fue el menos frecuente con 12% (N = 5). Dentro de los tipos morfológicos del fruto se encontró que las cápsulas, bayas y legumbres fueron más frecuentes que los frutos de tipo silícula, utrículos y samaroides en el bosque deciduo estudiado, como se muestra en la Fig. 1. Se encontró que las dimensiones y biomasa seca de las unidades de dispersión variaron significativamente con relación a la forma de vida de las especies y los caracteres morfológicos de las diásporas (forma, color y textura), como se muestra en la Tabla 1. Debido a la alta disgregación de los datos, no se estableció una relación de orden del tamaño o peso con respecto a los caracteres morfológicos y las formas de vida, a pesar de encontrarse diferencias en las comparaciones *post hoc* (Tabla 1).

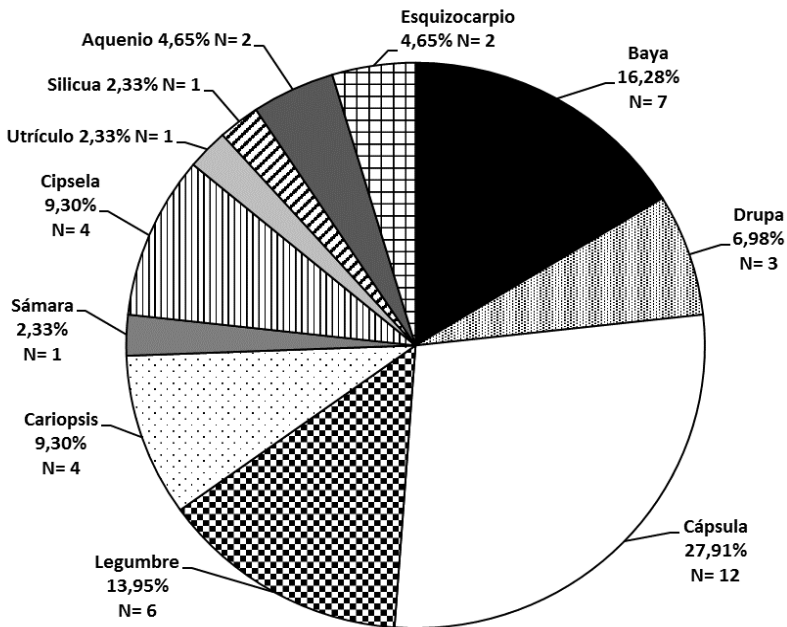


Fig. 1. Proporción de tipos morfológicos de frutos en el bosque deciduo La Cumaca.

Tabla 1. Resultado de los análisis de varianza no paramétricos (Kruskal-Wallis), valores H ($P < 0,001$) y Mann-Whitney con la corrección de Bonferoni del tamaño y peso de las diásporas, relativo a los caracteres morfológicos (* = $P < 0,001$, ** = $P < 0,01$).

| | | Diásporas (N = 1290) | | | | | |
|--------------------|----|----------------------|---|-------|---|-------|--|
| | | H | Fruto | H | Semilla | H | Mericarpo |
| Tamaño (mm) | | | | | | | |
| Forma | de | 558 | A*>T*>a*>h* | 181 | A*>T*>a*>h* | 82,3 | T*>a*>h* |
| Forma | | 750 | ACR=ELI*>GLO=ORB=SAM*>OBO*>OBL=AO=OVA*>PIR* | 101 | OBO=OVO*>REN=OBT*>VAR* | 136 | SAM*>CUA*>AO*>OBO* MAR |
| Color | | 181 | ROJ*>NAR*>MAR*(#VER*)=NEG*(#VIO*VER*)=VAR*(#VIO*AZU*)=AMA*(#VER*)=VIO*(#NEG*VAR*AZU*BLA*)=AZU*(#VAR*VER*BLA*)=BLA*(#VIO*AZU*)=VER*(#MAR*NEG*AMA*) | 152 | BLA=VAR*>MAR* | | |
| Textura | | 458 | Ru-gl=Es-pu=L-pu*(#Ru-gl*)=VAR>Al-pu*(#L-gl*Co-gl*)=Es-gl*(#L-gl*Co-gl*)=L-gl*(#Al-pu*Co-gl*)=C-gl*(#Al-pu*L-gl*)>Aca-pu* | 92,65 | L-gl*>Re-gl*>Es-gl*>L-pu* | 70,35 | Es-pu*>VAR |
| Peso (g) | | | | | | | |
| Forma | de | 637 | A*>T*>a*>h* | 195 | T*>A*>a*>h* | 70,63 | T*>a=h |
| Forma | | 673 | ACR=ELI*>GLO*(#SAM*)=ORB=SAM*(#GLO*)>OBO=AO*>OVA*>PIR=OBL* | 63,52 | OVO*>OBO=OBT=REN*>VAR* | 72,33 | AO=SAM*>AO=CUA* MAR |
| Color | | 176 | ROJ**>MAR*(#NEG*AMA*VIO*BLA*VER*)=NEG*(#MAR*NAR*AMA*BLA*VER*)=VAR*(#NAR*AZU*BLA*VER*)=NAR*(#NEG*VAR*AMA*VIO*AZU*BLA*VER*)=AMA*(#MAR*NEG*NAR*)=VIO*(#MAR*AZU*VER*NAR*)=AZU*(#VAR*NAR*VIO*VER*BLA*)=BLA*(#MAR*NEG*VAR*NAR*AZU*VER*)=VER*(#MAR*NEG*VAR*VIO*AZU*BLA*) | 167 | BLA=VAR*>MAR* | | |
| Textura | | 449 | Re-gl>Es-pu*(#Es-gl*L-pu*L-gl*)=Al-pu*(#VAR*)=VAR*(#Al-pu*Es-gl*L-gl*L-pu*)=Es-gl*(#Es-pu*VAR*L-gl*L-pu*)=L-gl*(#Es-pu*VAR*Es-gl*L-pu*)=L-pu*(#Es-pu*VAR*Es-gl*L-gl*)>Aca-pu=C-gl* | 96,95 | L-gl*>Re-gl=Es-gl*>L-pu* | 10,45 | Es-pu***>VAR |

A = árbol; a = arbusto; h = hierba; T = trepadora; ACR = alargadas curvadas o rectas; ELI = elíptica; GLO = globosa; ORB = orbicular; SAM = samaroides; OBO = obovada; AO = alargadas obovadas; OVA = ovalada; OVO = ovoide; OBL = oblonga; OBT = obtrulada; PIR = piriforme; AMA = amarillo; AZU = azul; BLA = blanco; MAR = marrón; NAR = naranja; NEG = negro; ROJ = rojo; VER = verde; VIO = violeta; ACA = acanalada; Al = alveolada; C = costada; Es = estriada; gl = glabra; L = lisa; pu = pubescente; REN = reniforme; Re = reticulada; Ru = rugosa; VAR = varias; N = número de muestra.

Con respecto a las dimensiones, en general se determinó que: 1) el tamaño de la unidad de dispersión aumentó desde hierbas a arbustos, trepadoras y árboles; 2) frutos con formas geométricas alargadas (curvas o rectas) y elípticas, de pericarpio rugoso, estriado o liso (glabros o pubescentes), con tonalidades rojas y naranjas presentaron mayores dimensiones, mientras que frutos piriformes, acanalados y pubescentes mostraron valores más bajos; 3) las semillas ovoides y obovadas, de testas glabras, blancas o con combinaciones de varias tonalidades fueron más grandes que las semillas con diferentes formas, pubescentes y color marrón; y 4) para los mericarpos samaroideos, de superficies estriadas y pubescentes, se reportaron las mayores dimensiones, a diferencia de los mericarpos obovados y de texturas variadas (Tabla 1).

Mecanismos de dispersión

Los mecanismos de dispersión dominantes a nivel comunitario, de acuerdo a las inferencias realizadas a partir de los caracteres morfológicos, fueron los mediados por agentes bióticos; se encontró que 62% de las diásporas analizadas presentaron características morfológicas y morfométricas que facilitan la dispersión por zoocoria, siendo las espe-

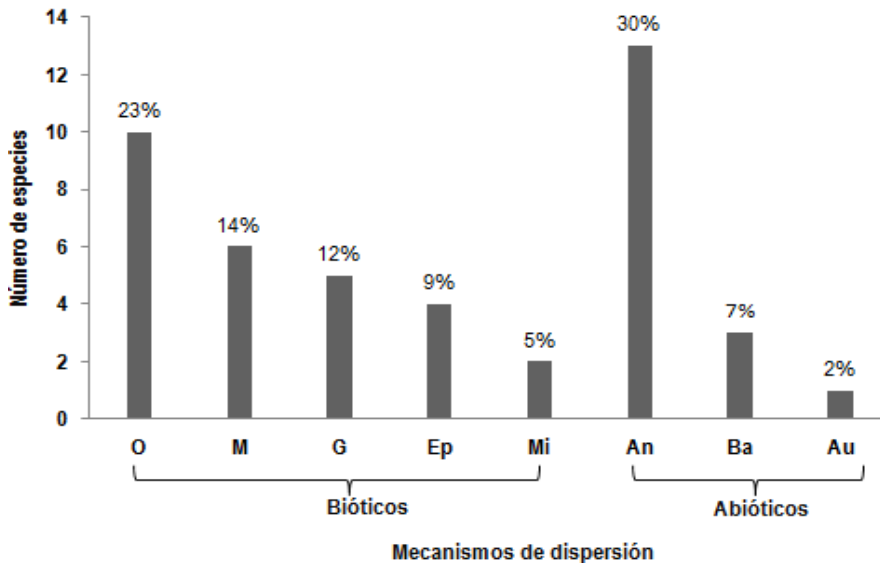


Fig. 2. Espectro de dispersión del bosque deciduo perturbado de La Cumaca, Carabobo. AN = anemocoria; Au = autocoria; Ba = barocoria; Ep = epizocoria; G = granivocoria; M = mamalocoria; Mi = mirmecocoria; O = ornitocoria.

cies endozoocoras (ornitocóricas, mamalocóricas, granivocóricas) las más importantes, seguidas de las epizoocoras y las mirmecocoras (Fig. 2). En cuanto a los modos de dispersión abióticos, se determinó que las diásporas anemocoras fueron las más representativas en esta comunidad vegetal (Fig. 2).

La frecuencia de un determinado mecanismo de dispersión varió con relación a los tipos morfológicos de frutos (Fig. 3). Se determinó que la ornitocoria (60%, N = 6) y la mamalocoria (40%, N = 4) fueron los modos de dispersión para frutos carnosos indehiscentes, mientras que los frutos carnosos-secos dehiscentes fueron exclusivamente ornitocóricos (Fig. 3). Los frutos de pericarpio seco presentaron mayor gama de dispersores potenciales, siendo esta variedad más evidente en los frutos secos dehiscentes. Para éstos, se encontró que la anemocoria fue el síndrome más importante con 25% (N = 4), seguido de la ornitocoria, mamalocoria, mirmecocoria y autocoria, cuyas proporciones fueron de 13% (N = 2) cada uno, mientras que apenas el 1% (N = 1) fue catalogado como epizoocórico (Fig. 3). En cuanto a los frutos secos indehiscentes,

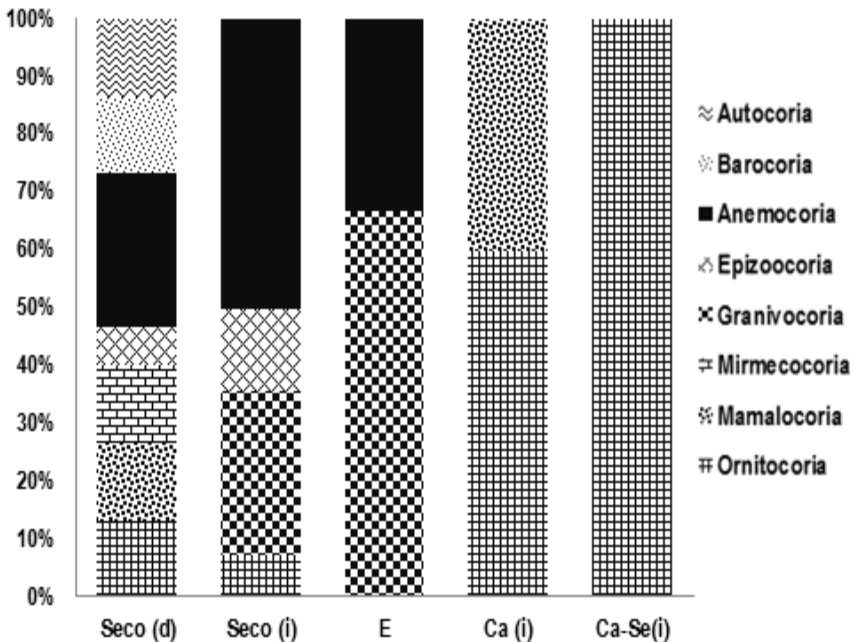


Fig. 3. Mecanismos de dispersión con relación al tipo morfológico de fruto. Ca = carnosos; d = dehiscente; E = esquizocarpo; i = indehiscente, Se = seco.

46% (N = 6) resultó ser anemocórico, 31% (N = 4) granivocórico, 15% (N = 2) epizoocórico y solo 8% (N = 1) fue ornitocórico. Los frutos parcialmente dehiscentes o esquizocárpicos fueron principalmente dispersados por animales granívoros (67%, N = 2) o presentaron adaptaciones a la anemocoria (33%, N = 1) (Fig. 3).

Mecanismos de dispersión y características de las unidades de dispersión

Las dimensiones y la biomasa seca de las unidades de dispersión variaron significativamente en función del posible agente dispersor (Tabla 2). En este sentido, los frutos barocoros presentaron los mayores valores de biomasa y tamaño, mientras que aquellos anemocoros y granivocoros mostraron los valores más bajos; las diásporas mamalocoras, autócoras, ornitocoras y epizoocoras mostraron valores intermedios (Tabla 2). Por otra parte, cuando la semilla fue la unidad de dispersión, aquellas transportadas por aves resultaron las más grandes y pesadas, mientras que las anemócoras correspondieron a las más pequeñas y livianas. Los mericarpos anemocoros y epizoocóricos mostraron valores altos de tamaño con relación a las unidades granivocoras, aunque estas últimas presentaron mayor biomasa seca.

Tabla 2. Resultado de los análisis de varianza no paramétricos (Kruskal-Wallis), valores H ($P < 0,001$) y Mann_Whitney con la corrección de Bonferroni del tamaño y peso de las diásporas relativo a los mecanismos de dispersión (* = $P < 0,001$, ** $P < 0,01$).

| Variable | Diásporas (N = 1290) | H | Mecanismo de dispersión |
|-------------|-------------------------|-------|---------------------------|
| Tamaño (mm) | Fruto | 479 | Ba*>M=Au***>O*>Ep*>AN*>G* |
| | Semilla | 175 | O*>Mi***>AN* |
| | Mericarpo | 104 | AN=Ep>G** |
| Peso (g) | Fruto | 483 | Ba*>M=Au***>O*>Ep*>AN=G* |
| | Semilla | 174 | O*>Mi***>AN* |
| | Mericarpo | 27,41 | G**>AN=Ep |

AN = anemocoria; Au = autocoria; Ba = barocoria; Ep = epizoocoria; G = granivocoria; M = mamalocoria; Mi = mirmecocoria; O = ornitocoria.

Mecanismos de dispersión y formas de vida

Los mecanismos de dispersión variaron significativamente con relación a la forma de vida de las especies estudiadas en el bosque seco de La Cumaca ($F_{3,32} = 2,05$; $P < 0,0043$). La Tabla 3 muestra las formas de vida, los caracteres morfológicos de las unidades de dispersión y el mecanismo de dispersión (tanto reportado en la bibliografía como el asignado en este trabajo) de las 43 especies de plantas estudiadas en el bosque seco perturbado de La Cumaca. Se encontró que 60% ($N = 3$) de las trepadoras presentaron diásporas con caracteres morfológicos que facilitan el transporte por agentes bióticos, siendo exclusivamente ornitocóricas, como los frutos inodoros y de color negro de la especie *Cissus alata*, o rojos brillantes como los de *Paullinia leiocarpa* y *P. fuscences* (Tabla 3), aunque en estas últimas la unidad de dispersión es la semilla, la cual presentó una excrecencia carnosa (arilo) de color blanco o amarillento. El 40% de las especies restantes ($N = 2$), representado por *Serjania atrolineata*, cuyos mericarpos presentaron apéndices alados, se catalogó como una especie anemócora, y *Phaseolus* sp. cuyos frutos una vez maduros, se abren mediante enrollamientos en espiral (observ. pers.) presentó la barocoria como estrategia de dispersión.

En las hierbas se encontraron porcentajes equivalentes entre diásporas anemocoras y granivocoras (43%, $N = 6$, para cada una). Dentro de las anemocoras se pueden señalar dos grupos: uno cuyas diásporas están constituidas por las semillas (*Blechum pyramidatum*, *Scoparia dulcis* y *Borreria latifolia*) o los frutos (Poaceae ND), que son relativamente pequeños (tamaños $< 0,0008$ mm) y livianos (pesos $< 0,0001$ g), y el otro grupo constituido por especies pertenecientes a la familia Compositae cuyas diásporas fueron frutos (cipselas) de escasas dimensiones y pesos, además de presentar apéndices a manera de penachos de pelos flexibles en la región apical (papus) (Tabla 3). De las especies herbáceas dispersadas por animales granívoros, 67% ($N = 4$) presentó el fruto como unidad de dispersión (*Lasiacis ruscifolia*, *Panicum maximum* y *Panicum* sp.) y 33% ($N = 2$) el mericarpo (*Eryngium foetidum* y *Stachytarpheta cayennensis*). Por último, la epizooecoria y ornitocoria resultaron los síndromes menos frecuentes para esta forma de vida, representado tan solo por 7% ($N = 1$) cada uno, los cuales correspondieron a *Cyathula achyranthoides* cuyos frutos poseen ganchos,

y *Scleria melaleuca* con frutos de color llamativo (Tabla 3).

De las especies arbustivas, 75% (N = 13) fueron dispersadas por agentes bióticos. Dentro de éstas, las especies pertenecientes a los géneros *Tournefortia*, *Lantana* y *Urera* presentaron frutos carnosos sin aroma, con tonalidades llamativas como el azul, blanco, violeta o naranja, catalogándose como diásporas ornitocóricas (Tabla 3), mientras que los frutos con olores atrayentes, de coloraciones verdes y naranjas, descritos para las especies de las familias Piperaceae y Solanaceae, se asociaron a la mamalocoria. Finalmente, la mirmecocoria y epizocoria representaron los mecanismos bióticos menos frecuentes, con 11% (N = 2) cada uno, para esta forma de vida. En el primer caso, la semilla fue la unidad de dispersión (*Chamissoa altissima* y *Melochia caracasana*) y en el segundo, el fruto y el mericarpo (*Mimosa pudica* y *Triumfetta semitriloba*). Los mecanismos abióticos estuvieron representados exclusivamente por especies anemocoras, con el fruto como diáspora.

La mitad de las especies de hábito arbóreo presentó diásporas que pueden ser transportadas tanto por agentes bióticos como abióticos. Dentro del 50% (N = 3) de las diásporas con adaptaciones a la zoocoria, las unidades de dispersión fueron frutos como en *Cassia fruticosa* y *Guazuma ulmifolia*, o semillas como en *Davilla kunthii*, los cuales presentaron características mamalocóricas (tonalidades marrones a negras y aromas atrayentes) y ornitocóricas (excrecencias carnosas en la cubierta seminal, con colores contrastantes). El otro 50% (N = 3) presentó la barocoria y la anemocoria como los síndromes designados a *Erythrina* sp., *Gliricidia sepium* y *Machaerium humboldtianum*, respectivamente (Tabla 3).

Es importante señalar que algunas especies mostraron diásporas cuyos apéndices y características morfológicas y morfométricas permitieron asignarlas a más de un mecanismo de dispersión. Un ejemplo claro de esto lo representan las especies *Guazuma ulmifolia* y *Pseudoelephantopus spicatus*, en la primera los frutos si bien exhibieron características mamalocóricas, gran número de éstos fueron recolectados del suelo, y presentaron altos valores de biomasa seca, por lo tanto, es factible considerar también la barocoria como posible mecanismo de dispersión. En la segunda, los frutos presentaron un vilano con pocos

Tabla 3. Caracteres morfológicos de las diásporas de 43 especies de plantas del bosque deciduo de La Cumaca y sus mecanismos de dispersión.

| Familia Especie | Forma de vida | Unidad de dispersión | Características de la unidad de dispersión (forma -textura -color) | Adaptación | Mecanismos de dispersión | |
|--|------------------|-------------------------|--|-------------------|--------------------------|---------------------------|
| | | | | | Referencias | Este trabajo |
| Acanthaceae | | | | | | |
| <i>Blechnum pyramidatum</i> (Lam.) Urb. | Hierba | Semilla | BO -L (pu) -MAR | Semillas livianas | M[1] | Anemocoria |
| Amaranthaceae | | | | | | |
| <i>Chamissoa altissima</i> (Jacq.) Kunth | Arbusto | Semilla | REN -R (gl) -BLA | Arilo | O, M[2] | Mirmecocoria |
| <i>Cyathula achyranthoides</i> (Kunth) Moq. | Hierba | Fruto | OBO alargada -Es (pu) - MAR | Ganchos | SR | Epizocoria |
| Apiaceae | | | | | | |
| <i>Eryngium foetidum</i> L. | Hierba | Mericarpo | OBO -Varias -MAR | SAA | SR | Gravinocoria |
| Boraginaceae | | | | | | |
| <i>Tournefortia hirsutissima</i> L. | Arbusto | Fruto | GLO -L (pu) -BLA | Color | O, M[2] | Ornitocoria |
| <i>T. maculate</i> Jacq. | Arbusto | Fruto | GLO -L (gl) -Varios | Color | SR | Ornitocoria |
| Cappareaeae | | | | | | |
| <i>Cleome spinosa</i> Jacq | Arbusto | Fruto | ALA (re) -Es (gl) -AMA | PM | SR | Autocoria |
| Compositae | | | | | | |
| <i>Milleria quinqueflora</i> L. | Hierba | Fruto | OBL -Es (gl) -NEG | Pelos | SR | Anemocoria |
| <i>Pseudoelephantopus spicatus</i> (Juss. ex Aubl.) C.F. Bake | Hierba | Fruto | OBO alargada -Aca (pu) - PAR | Pelos | SR | Anemocoria, Epizocoria |
| <i>Astro eupatorium</i> sp. | Arbusto | Fruto | OBL -Aca (pu) -AMA | Pelos | SR | Anemocoria |
| <i>Chromolaena odorata</i> (L.) R.M. King & H. Rob | Arbusto | Fruto | OBO alargada -Aca (pu) - MAR | Pelos | SR | Anemocoria |
| <i>Mikania</i> sp. | Hierba | Fruto | OBL -Aca (pu) -VER | Pelos | SR | Anemocoria |
| Cyperaceae | | | | | | |
| <i>Scleria melaleuca</i> Rchb. ex Schldl. & Cham. | Hierba | Fruto | SGLO -L (gl) -VIO | Color | O[3] | Ornitocoria |
| Dilleniaceae | | | | | | |
| <i>Davilla kunthii</i> A. St.-Hil. | Árbol | Semilla | OVO -Es (pu) -BLA | Arilo | SR | Ornitocoria |
| Fabaceae/Caesalpinioideae | | | | | | |
| <i>Cassia fruticosa</i> Mill. | Árbol | Fruto | ALA (cu) -Ru (gl) -MAR | Olor | SR | Mamalocoria |
| Fabaceae/Mimosoideae | | | | | | |
| <i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp. | Árbol | Fruto | ALA (re) -Es (gl) -MAR | Frutos pesados | Au[4], Ba[5] | Barocoria |
| <i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. | Arbusto | Mericarpo | CUA -Es (pu) -MAR | ML | SR | Anemocoria |

Tabla 3. Continuación

| Familia Especie | Forma de vida | Unidad de dispersión | Características de la unidad de dispersión (forma -textura -color) | Adaptación | Mecanismos de dispersión | |
|---|------------------|-------------------------|--|----------------------|--------------------------|---|
| | | | | | Referencias | Este trabajo |
| <i>M. pudica</i> L. Fabaceae/Papilionoideae | Arbusto | Mericarpo | CUA -Es (pu) -MAR | Ganchos | Ep[2] | Epizoocoria |
| <i>Eritrina</i> sp. <i>Machaerium humboldtianum</i> Vogel | Árbol | Fruto | SAM -Es (gl) -MAR | Alas | AN[6,7] | Anemocoria |
| <i>Phaseolus</i> sp. Lamiaceae | Trepadora | Fruto | ALA (re) -Es (pu) -MAR | Frutos pesados PM | SR | Barocoria Autocoria |
| <i>Hyptis pectinata</i> (L.) Poit. Malvaceae | Arbusto | Fruto | PIR -Es (g) -NEG | Frutos livianos | SR | Anemocoria |
| <i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. <i>Triumfetta semitriloba</i> Jacq. Piperaceae | Árbol | Fruto | ELP -Varias -NEG | Olor | Ba[5,7], M[3] | Mamalocoria Barocoria Epizoocoria |
| <i>Piper dilatatum</i> Rich. <i>P. marginatum</i> Jacq. Poaceae | Arbusto | Fruto | OBO -L (gl) -VER | Olor | M[8,9,10,15] | Mamalocoria |
| <i>Lasiacis ruscifolia</i> (Kunth) Hitchc. <i>Panicum maximum</i> Jacq. <i>Panicum</i> sp. ND | Arbusto | Fruto | OBO -L (gl) -VER | Olor | M[8,9,10,15] | Mamalocoria |
| Rubiaceae <i>Borreria latifolia</i> (Aubl.) K. Schum. Sapindaceae | Hierba | Fruto | OVA -L (gl) -VER | SAA | SR | Granivocoria |
| <i>Paullinia fuscescens</i> Kunth <i>P. leiocarpa</i> Griseb. <i>Serjania atrolineata</i> C. Wright Scrophulariaceae | Hierba | Fruto | OVA -Co (gl) -GRI | SAA | SR | Granivocoria |
| <i>Scoparia dulcis</i> L. Solanaceae | Hierba | Fruto | OVA -L (gl) -MAR | SAA | SR | Granivocoria |
| <i>Solanum hazenii</i> Britton <i>Solanum</i> sp. Sterculiaceae | Hierba | Fruto | OBL -Es (gl) -MAR | Frutos livianos | SR | Anemocoria |
| <i>Melochia caracasana</i> Jacq. | Hierba | Semilla | OBO -Es (gl) -MAR | Semillas livianas | SR | Anemocoria |
| | Trepadora | Semilla | OBO -L (gl) -MAR | Arilo | SR | Ornitocoria |
| | Trepadora | Semilla | OBO L (gl) -MAR | Arilo | O, M & I[11] | Ornitocoria |
| | Trepadora | Mericarpo | SAM -Es (pu) -MAR | Alas | AN[7,12] | Anemocoria |
| | Hierba | Semilla | Varias -R (gl) -MAR | Semillas livianas | SR | Anemocoria |
| | Arbusto | Fruto | ORB -L (pu) -VER | Olor | M[8,15] | Mamalocoria |
| | Arbusto | Fruto | GLO -Varias -NAR | Olor | SR | Mamalocoria |
| | Arbusto | Semilla | OBT -R (gl) -Varios | SAA | Mi[13] | Mirmecocoria |

Tabla 3. Continuación

| Familia Especie | Forma de vida | Unidad de dispersión | Características de la unidad de dispersión (forma -textura -color) | Adaptación | Mecanismos de dispersión | |
|--|------------------|-------------------------|--|------------|--------------------------|--------------|
| | | | | | Referencias | Este trabajo |
| Urticaceae | | | | | | |
| <i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd. | Arbusto | Fruto | OVO -L (pu) -BLA | Color | SR | Ornitocoria |
| Verbenaceae | | | | | | |
| <i>Lantana camara</i> L. | Arbusto | Fruto | GLO -L (gl) -AZU | Color | M,O [2] | Ornitocoria |
| <i>L. caracasana</i> Turcz. | Arbusto | Fruto | OBO -L (gl) -PUR | Color | SR | Ornitocoria |
| <i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich.) Vahl | Arbusto | Mericarpo | OBO alargada -Es (pu) -MAR | SAA | SR | Gravinocoria |
| Vitaceae | | | | | | |
| <i>Cissus alata</i> Jacq. | Trepadora | Fruto | GLO -L (gl) -NEG | Color | SR | Ornitocoria |

Aca = acanalada; Al = alveolada; ALA = alargada; AN = anemocoria; Au = autocoria; Ba = barocoria; Co = costada; Cu = curvo; CUA = cuadrada; ELP = elíptica; Ep = epizoocoria; Es = estriada; GLO = globosa; gl = glaba; GRI = gris; I = ictiocoria; L = lisa; M = mamalocoria; Mi = mirmecocoria; ML = mericarpo liviano; ND = no determinada; O = ornitocoria; OBL = oblonga; OBO = obovada; OBT = obtrulada; ORB = orbicular; OVA = ovalada; OVO = ovoide; PAR = pardo; PIR = piriforme; PM = proyección mecánica; pu = pubescente; PUR = púrpura; R = reticulada; re = recto; REN = reniforme; Ru = rugosa; SAA = sin adaptación aparente; SAM = samarideo; SGLO = subglobosa; SR = sin reporte. VIO = violeta. [1] = Heleno *et al.* 2011; [2] = Guevara *et al.* 1994; [3] = Taisma & Ramírez 1996; [4] Sánchez *et al.* 2009; [5] = Rodríguez *et al.* 2009; [6] = Catharino *et al.* 2006; [7] = Ibarra-Manríquez 1991; [8] = Galindo-Gonzales 1998; [11] = Parisca & Ramírez (1989); [12] = Griz & Machado 2001; [13] = Escala & Enrech 1991; [14] = Stevenson *et al.* (1997); [15] = Lumbreras 2012.

pelos, de los cuales dos se disponen enroscados hacia los extremos asemejándose a ganchos que fácilmente se pueden adherir a una superficie, por tanto, se puede interpretar como una estructura para facilitar su dispersión por epizocoria y anemocoria.

DISCUSIÓN

El espectro de dispersión obtenido muestra como la endozoocoria es el mecanismo de dispersión más importante entre las especies de plantas analizadas, lo que evidencia la importancia de los animales como agentes dispersores dentro de la comunidad (De Noir *et al.* 2002). En este sentido, la importante proporción de diásporas ornitocoras podría estar condicionada a la alta diversidad de aves presentes en la finca La Cumaca (W. Alvarado, com. pers.). En otros ecosistemas que presentan cierto grado de perturbación, este grupo de vertebrados es considerado importante en diferentes procesos ecológicos como la dispersión de semillas, debido a su gran diversidad, abundancia y capacidad para abarcar mayor área potencial de dispersión (gracias al vuelo), con respecto a otros vertebrados terrestres (Ávila *et al.* 2005; Ponce *et al.* 2012). Otro aspecto que permite suponer la significancia de las aves como potenciales dispersores en el área de estudio se relaciona con las diásporas granivocoras; éstas formaron parte del grupo más representativo junto con las mamalocoras dentro de los mecanismos bióticos en el bosque seco perturbado de La Cumaca. En este sentido, muchas de las características que presentan algunas unidades de dispersión granivocoras podrían ser asociadas a la diseminación por aves.

Con respecto a la alta incidencia de diásporas mamalocóricas, se pueden señalar dos aspectos importantes: los murciélagos como los principales dispersores de las diásporas de especies vegetales de los géneros *Piper* y *Solanum* encontradas en el área de estudio; estas especies presentaron frutos aromáticos (olor levemente desagradable, observ. pers.) de formas obovadas y globosas, coloración de verde a parduzca, textura lisa, expuestos fuera del follaje, de dimensiones relativamente reducidas y poco pesados. Dichas características presentes en las unidades de dispersión permitieron asociarlas a murciélagos frugívoros a los cuales se les ha atribuido un papel importante en procesos de regeneración en áreas perturbadas y patrones de sucesión vegetal ya que se alimentan de especies pioneras (Ávila *et al.* 2005; Loayza *et al.* 2006).

Por otro lado, la presencia de mamíferos domésticos en la finca, como los caballos y el ganado, podría estar vinculada a la dispersión de los frutos de *Guazuma ulmifolia*, *Cassia fruticosa* y *Gliciridia sepium*, ya que son grandes y pesados, de formas alargadas, con pericarpios texturizados, de tonalidades marrones a negras, de olores fuertes y agradables, que pueden o no estar expuestos del follaje. Estas especies arbóreas forman parte de un grupo botánico considerado con alto potencial forrajero para el ganado (Matteucci & Colma 1997; Esquivel *et al.* 2003). Se ha demostrado que el pastoreo ha generado cambios en la estructura y composición de la vegetación en ciertos sistemas manejados, provocando que especies forrajeras reduzcan o incrementen su número y cobertura (Hernández *et al.* 2000). En este sentido, muchas plantas forrajeras de sabanas intervenidas por pastoreo de ganado, cercanas al área de estudio, encontraron las condiciones físicas y bióticas del bosque decido favorable para la entrada y posterior establecimiento de estas plantas leñosas en la comunidad.

La alta proporción de las diásporas anemocóricas encontradas en esta comunidad es característica de los bosques secos la cual es promovida por las limitaciones hídricas y por la acción periódica de los vientos (Wikander 1984). Sin embargo, otros factores pueden generar el establecimiento de especies anemocóricas, por ejemplo, la estructura abierta de la comunidad; esta condición facilita la entrada de las corrientes de aire al interior del fragmento boscoso, y con ello, el ingreso de diásporas anemocoras (Martínez-Orea *et al.* 2009). La alta proporción de herbáceas, grupo que conformó el segundo más importante a nivel comunitario, más del 40% de las diásporas presentaron características morfológicas que favorecen el transporte por el viento.

Se ha observado que tanto el tamaño de la planta como la forma de vida o crecimiento muestran algunas correlaciones con el modo de dispersión (Wilson & Traveset 2000). De acuerdo a lo esperado, en los mecanismos de diseminación y las formas de vida vegetales establecidas en esta comunidad se encontró una predominancia de diásporas ornitocoras en las especies arbustivas y trepadoras, mientras que las herbáceas fueron principalmente anemócoras. Los resultados obtenidos en esta investigación son comparables con los espectros de dispersión reportados para otras comunidades estructuralmente parecidas. Arredon-

do-Amezcuca *et al.* (2015), para bosques caducifolios de Chamela en la costa occidental de México, encontraron que la zoocoria (principalmente la dispersión por aves) resultó más frecuente para las especies arbóreas y arbustivas, mientras que Gentry (1982) y Howe & Smallwood (1982) indican que muchos de los árboles de dosel y las lianas de bosques secos suelen ser dispersados por el viento. Conceição *et al.* (2011) reportaron, para comunidades perturbadas de sabanas arboladas en Brasil, que entre el 57 y 60% de las hierbas fueron anemocóricas, mientras que más del 50% de las especies arbustivas-arbóreas presentaron síndromes de dispersión zoocóricas. En diferentes bosques de la Sierra de Manantlán, al occidente de México, los síndromes de dispersión entre las formas biológicas de las plantas muestran que los árboles presentan mayor endozoocoria, los arbustos barocoria y las enredaderas anemocoria (Vázquez & Givnish 1998). En Venezuela, para un arbustal mesotérmico de la Guayana, al sur del país, López & Ramírez (1998) reportaron que las diásporas anemocóricas fueron características de las plantas herbáceas y las ornitocóricas de las arbustivas. Todas estas investigaciones indican que la asociación entre los modos de dispersión y la forma de vida de las especies puede ser un reflejo de la estructura fisonómica de la vegetación. Sin embargo, se ha encontrado que este patrón puede combinarse con otros mecanismos de dispersión menos frecuentes. Parisca & Ramírez (1989) señalan que, para un bosque ribereño del Amazonas, la mayoría de las especies leñosas, capaces de producir frutos grandes, presentan dispersión por vertebrados que incluye a los peces, mientras que Ramírez & Brito (1992) en una comunidad de morichal, y Taisma & Ramírez (1996) en un bosque de galería de los Llanos centrales venezolanos, reportan la hidrocoria como un mecanismo importante a nivel comunitario asociado tanto a especies leñosas zoocóricas como herbáceas anemocóricas. Lo anterior indica que, muy probablemente, muchas especies vegetales en diferentes ambientes podrían garantizar la colonización y el establecimiento mediante dos o más agentes dispersantes (Ramírez & Brito 1988).

En el bosque seco perturbado de La Cumaca las cápsulas y bayas se presentaron como los tipos de frutos más frecuentes, lo cual es relacionado principalmente con la endozoocoria y en menor proporción con mecanismos anemocóricos, autocóricos y barocóricos. Aun cuando

se desconocen cómo operan los factores que originan la gran variación morfológica encontrada en las diásporas, posiblemente esto influya en su dispersión (Molinari 1993). En este sentido, la existencia de clasificaciones de síndromes de dispersión en las que su determinación se basa en la morfología de las diásporas ha permitido, por un lado, obtener espectros y patrones de dispersión y, por otro, realizar comparaciones entre ambientes y taxas (Velázquez 2016).

Las unidades de dispersión en las angiospermas presentan una gran variación morfométrica relacionadas con el tamaño el peso de la diáspora (Molinari 1993; Velázquez 2016). Las diferencias encontradas en estas variables en el bosque de La Cumaca muestran como aquellas adaptadas a mecanismos barocóricos y mamalocóricos poseen los valores más grandes de biomasa con respecto a las otras aunque, en este último caso, no representa una regla general ya que las dimensiones y el peso de los frutos y semillas pueden estar afectados en función de las características morfológicas, fisiológicas y ecológicas del mamífero implicado en la asociación mutualista (Kalko *et al.* 1996; Lumbreras 2012).

Si bien inferir los mecanismos de dispersión a partir de la morfología de las diásporas puede ser imperfecto, este tipo de investigación es útil como una primera aproximación al proceso de la dispersión a nivel comunitario. En este sentido, es necesario para futuros estudios aumentar el esfuerzo de muestreo y las observaciones in situ, que permitan describir mejor el comportamiento de los dispersores, todo esto con el objetivo de tener una mayor apreciación del espectro de dispersión de diásporas en estos bosques deciduos altamente intervenidos.

BIBLIOGRAFÍA

- Arbelaés, M. & A. Parrado-Rosselli. 2005. Seed dispersal modes of the sandstone plateau vegetation of the Middle Caquetá River Region, Colombian Amazonia. *Biotropica* 37: 64-72.
- Arredondo-Amezcu, L., L. López-Toledo & G. Ibarra-Manríquez. 2015. Espectro de dispersión de la flora leñosa del bosque tropical caducifolio en el Neotrópico. *Bot. Sci.* 93(1): 143-152.

- Ávila, R., J. Cajas, A. Grajeda, O. Machuca & L. Benítez. 2005. Aves y murciélagos como dispersores de semillas en tres etapas sucesionales de la Ecorregión Lachuá, Alta Verapaz, Guatemala. Informe final de investigación. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala, Guatemala.
- Buitron-Jurado, G. & N. Ramirez. 2014. Dispersal spectra, diaspore size and the importance of endozoochory in the equatorial Andean montane forests. *Flora* 209(2014): 299-311.
- Cantillo, E., V. Castiblanco, D. Pinilla & C. Alvarado. 2008. Caracterización y valoración del potencial de regeneración del banco de semillas germinable de la Reserva Forestal Cárpatos (Guasca, Cundinamarca). *Revista Colomb. Forest.* 11: 45-70.
- Catharino, E., L. Bernacci, G. Durigan & J. Metzger. 2006. Aspectos da composição e diversidade do componente arbóreo das florestas da Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, S.P. *Biota Neotrop.* (Campinas) 6(2): 2-28.
- Cavieres, A., C. Papic & C. Castor. 1999. Variación altitudinal en los síndromes de dispersión de semillas de la región Andina de la cuenca del río Molina, Chile Central (33° S). *Gayana Bot.* 56 (2): 115-123.
- Conceição, G.M da, A.C. Ruggieri, E.O.Silva, E.C.Gomes & H.M.V.Roche. 2011. Especies vegetales y síndromes de dispersión del área de protección ambiental municipal de Inhamum, Caxias, Maranhão, Brasil. *Ambi-Agua, Taubaté* 6(2): 129-142.
- De Noir, A., S. Bravo & R. Abdala. 2002. Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Quebracho* 9: 140-150.
- Díaz, M. 2010. Variación aerodinámica, morfología y dispersión de semillas en *Swietenia humilis*. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás De Hidalgo. Michoacán, México.

- Escala, M. & N. Xena de Enrech. 1991. Estudio morfoanatómico de semillas mirmecócoras en un ecosistema semiárido venezolano. *Orsis* 6: 45-59.
- Esquivel, H., M. Ibrahim, C. Harvey, C. Villanueva, T. Benjamin & F. Sinclair. 2003. Árboles dispersos en potreros de fincas ganaderas en un ecosistema seco de Costa Rica. *Agroforest. Americas* 10(39-40): 24-29.
- Galindo-Gonzales, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y reparación del bosque tropical. *Acta Zool. Mex.* 73: 57-74.
- Gentry, A. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1-84.
- Gottsberger, G. & I. Silberbauer-Gottsberger. 1983. Dispersal and distribution in the Cerrado Vegetation of Brazil. *Sonderb. Naturwiss. Ver. Hamburg* 7: 315-352.
- Griz, L. & I. Machado. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in Caatinga, a tropical dry forest in the Northeast of Brasil. *J. Trop. Ecol.* 17: 303-321.
- Guevara, S., J. Meave, P. Casasola, J. Laborde & S. Castillo. 1994. Vegetación y flora de potreros en la Sierra de los Tuxtlas México. *Acta Bot. Mex.* 28: 1-27.
- Guix, J.C. 2010. La biodiversidad de las interacciones cuentan. *Quercus* 294(1): 82.
- Hammer, O. 1999-2012. *Past Paleontological Statistics Software, Version 2.17*. University of Oslo. Oslo, Noruega.
- Harby, I. 1976. Consideraciones generales sobre frutos y semillas de las Cucurbitaceae de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 2: 234-245.
- Heleno, R., S. Blake, P. Jaramillo, A. Traveset, P. Vargas & M. Nogales. 2011. Frugivory and seed dispersal in the Galapagos: What is the state of the art? *Integr. Zool.* 6: 110-128.
- Hernández, G., L. Sánchez, T. Carmona, M. Pineda & R. Cuevas. 2000. Efecto de la ganadería extensiva sobre la regeneración arbórea de los bosques de la Sierra de Manantlán. *Madera y Bosques* 6(2): 13-28.

- Houle, G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of North-Eastern North America. *J. Ecol.* 80: 99-108.
- Howe, H. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Kalko, E., E. Herre & C. Handley. 1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old-World tropics. *J. Biogeogr.* 23: 565-576.
- Kirkbride, J., C. Gunn & A. Weitzman. 2003. Fruits and seeds of genera in the subfamily Faboideae (Fabaceae). United States Department of Agriculture, Agricultural Research Services Technical Bulletin 1: 1-77.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfias & L. Gonzáles-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una Selva Calido-Húmeda de México. *Biotropica* 23(3): 242-254.
- Leythron, S. & D. Jáuregui. 2008. Morfología de la semilla y anatomía de la cubierta seminal de cinco especies de *Calliandra* (Leguminosae-Mimosoideae) de Venezuela. *Revista Biol. Trop.* 56(3): 1075-1086.
- Lindorf, H., L. Parisca & P. Rodríguez. 2006. *Botánica. Clasificación, estructura y reproducción*. Ediciones de la Biblioteca. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Loayza, A.P., R.S. Ríos & D.M. Larrea-Alcázar. 2006. Disponibilidad de recursos y dieta de murciélagos frugívoros en la estación Biológica Tunquini Bolivia. *Ecol. Bolivia* 41(1): 7-23.
- López, M. & N. Ramírez. 1998. Síndromes de dispersión de diásporas de una comunidad arbustiva de la Guayana Venezolana. *Ecotropicos* 11(1): 15-32.
- Lumbreras, R. 2012. Composición de la dieta de murciélagos frugívoros y nectarívoros (Chiroptera: Phyllostomidae) en el Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa, Guerrero, México. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.

- Malpica, F. 2009. Distribución espacial de nidos de *Nautitermes* sp. (Isótera: Termitas) en La Cumaca, Municipio San Diego-Edo. Carabobo. Trabajo Especial de Grado. Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología. Universidad de Carabobo. Valencia, Venezuela.
- Martínez-Orea, Y., S. Castillo & P. Guadarrama. 2009. La dispersión de frutos y semillas y la dinámica de comunidades. *Ciencias* 96: 38-41.
- Matteucci, S. & A. Colma. 1997. Agricultura sostenible y ecosistemas áridos y semiáridos de Venezuela. *Intercencia* 22(3): 123-130.
- Molinari, J. 1993. El mutualismo entre frugívoros y plantas de las selvas tropicales: aspectos paleobiológicos, autoecologías, papel comunitario. *Acta Biol. Venez.* 14(4): 1-44.
- Montoya, D., M. Zabala, M. Rodríguez & D. Purves. 2008. Animal versus wind dispersal and the robustness of tree species to deforestation. *Science* 320: 1502-1504.
- Navarro, R. & C. Gálvez. 2001. *Manual para la identificación de semillas y reproducción de especies vegetales autóctonas de Andalucía*. Tomo II. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Sevilla, España.
- Oliveira-Miranda, M., O. Huber, J.P. Rodríguez, F. Rojas-Suárez, R. De Oliveira-Miranda, M. Hernández-Montilla & S. Zambrano-Martínez. 2010. Riesgo de eliminación de los ecosistemas terrestres de Venezuela: Bosques deciduos. In: Rodríguez, J.P., F. Rojas-Suárez & D. Giraldo-Hernández (eds.). Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela, pp. 156-163. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas, Venezuela.
- Pantone (Matching System). 2002. Pantone. Coated color reference. Documento técnico. Carbonell. Madrid, España.
- Parisca, L. & N. Ramírez. 1989. Aspectos morfoanatómicos y ecológicos asociados a los síndromes de dispersión de un bosque ribereño del Amazonas Venezolano. *Acta Ci. Venez.* 40: 222-231.

- Pérez-Cortez, S. 2007. *Atlas morfológico de semillas en las especies del género Passiflora L. presentes en Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas, Venezuela.
- Ponce, M., G. Grilli & L. Galetto. 2012. Frugivoría y remoción de frutos ornitócoros en fragmentos del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina). *Bosque (Valdivia)* 1: 33-41.
- Portillo-Quintero, C., P. Lacabana & F. Carrasquel. 2010. Conversión de los bosques en la Cordillera de la Costa Central de Venezuela. In: Rodríguez, J.P., F. Rojas-Suárez & D. Giraldo (eds.). *Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela*, pp. 239-243. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas, Venezuela.
- Ramírez, N. 1993. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica* 25(1):46-30.
- Ramírez, N. & Y. Brito. 1988. Síndromes de dispersión de una comunidad de pantanos de palmeras (Morichal) en los Altos Llanos Centrales venezolanos. *Revista Chilena Hist. Nat.* 61: 53-60.
- Ramírez, N. & Y. Brito. 1992. Pollination biology in a palm swamp community in the Venezuelan Central Plains. *Bot. J. Linn. Soc.* 110: 277-302.
- Rodríguez, J.P., F. Rojas-Suarez & D. Hernández (eds.). 2010. *Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela*. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas, Venezuela.
- Rodríguez, J., P. Sinaca & J. Jamangapé. 2009. Frutos y semillas de árboles tropicales de México. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Instituto Nacional de Ecología (INE-EMARNAT). Distrito Federal, México.
- Sánchez, J., B. Muñoz & I. Montejo. 2009. Rasgos de semillas de árboles en un bosque siempreverde de la sierra del Rosario, Cuba. *Pastos & Forrajes* 32(2): 1-20.
- Silva, M. & M. Roldal. 2009. Padrões das síndromes de dispersão de plantas em áreas com diferentes graus de pluviosidade, PE, Brasil. *Acta Bot. Brasil.* 23: 1040-1047.

- Sokal, R. & F.J. Rohlf. 1979. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume. Madrid, España.
- Stevenson, P., M. Castellanos & L. Barreto. 1997. Estudio preliminar de dispersión de semillas por micos Churucos (*Lagothrix lagotrica*). *Universitas Scientiarum* 4(1): 23-30.
- Tabarelli, M., A. Vicente & D. Barbosa. 2003. Variation of seed dispersal spectrum of woody plants across a rainfall gradient in north-eastern Brazil. *J. Arid Environm.* 53: 197-210.
- Taisma, M.A. & N. Ramírez. 1996. Biología de la dispersión de especies asociadas a una comunidad ribereña del río Orinoco. *Acta Ci. Venez.* 47: 30-36.
- van der Pijl, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Vázquez, G. & T. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *J. Ecol.* 86: 999-1020.
- Velázquez, T. 2016. Síndromes de dispersión de semillas en tres comunidades de bosque mesófilo de montaña, en la zona centro de Veracruz. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México.
- Vera, J., J. Laurentin, L. Chiazzano, M. Henao, M. Henao, G. Díaz, A. Bustamante, M. DiCriscio, W. Alvarado & M. Hernández. 2010. Proyecto Sabana Ciudad Ecológica Ideal Bosque Parque. Inversiones Cumapira. C.A. Valencia, Venezuela.
- Wikander, T. 1984. Mecanismos de dispersión de diásporas de una selva decidua en Venezuela. *Biotropica* 16(4): 276-283.
- Wilson, M.F. & A. Traveset. 2000. The ecology of seed dispersal. In: Fenner, M. (ed.). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, pp. 85-110. CAB International. Wallingford, United Kingdom.

Yamamoto, L., L. Kinoshita & F. Martins. 2007. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecídua Montana, SP, Brasil. *Acta Bot. Brasil.* 21(3): 553-573.