



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"EFECTOS DE LA DENSIDAD, LA DISTANCIA AL ARBOL PROGENITOR
Y LA DEPREDACION, EN EL CRECIMIENTO Y SOBREVIVENCIA DE
PLANTULAS DE NECTANDRA AMBIGENS (BLAKE)"

T E S I S

que para obtener el título de:

B I O L O G O

presenta

MARIA BEATRIZ CORDOVA CASILLAS

MEXICO, D. F.

JUNIO 1979





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A M I S P A D R E S

I N D I C E

	Página
PROLOGO	
INTRODUCCION	1
ANTECEDENTES	6
1 . Vigor de la plántula como función del tamaño de la semilla	9
2 . Luz	12
3 . Densidad	20
4 . Distancia al árbol progenitor	25
5 . Defoliación y depredación	33
6 . Daños físicos accidentales	34
OBJETIVOS	36
MATERIALES	
1 . Descripción del área de estudio	37
2 . Descripción de la especie estudiada	37
METODOLOGIA	
1 . Diseño experimental	41
2 . Obtención de datos en el laboratorio	47
RESULTADOS Y DISCUSION	48
1 . Efectos de la densidad	
1.1 En la sobrevivencia	49
1.2 En los cambios de biomasa	51
1.3 En los cambios de área foliar	53

	Página
2 . Efectos de la distancia al árbol progenitor	
2.1 En la sobrevivencia	57
2.2 Cambios en biomasa	57
2.3 Cambios en el área foliar	60
3 . Sobrevivencia y crecimiento en condiciones "estables" y "perturbadas"	
3.1 Sobrevivencia	67
3.2 Cambios en biomasa	69
3.3 Cambios en el área foliar	69
4 . Efecto de la exclusión a posibles depredadores	
4.1 En la sobrevivencia	79
4.2 Cambios en la biomasa	86
4.3 Cambios en el área foliar	86
CONCLUSIONES	94
BIBLIOGRAFIA	95
APENDICE	103

PROLOGO

En el Laboratorio de Ecología del Instituto de Biología, de la Universidad Nacional Autónoma de México, desde hace algún tiempo, se vienen realizando investigaciones con el objeto de conocer los Mecanismos de Regulación de Especies Forestales Mexicanas, para tratar de obtener patrones generales a nivel autoecológico y sinecológico.

Nectandra ambigens es un árbol dominante de la Selva Alta Perennifolia de la región de "Los Tuxtlas" en el sureste de México, y el presente estudio forma parte de un amplio proyecto sobre la autoecología de esta especie.

Este trabajo surge como un primer intento para tratar de determinar cuáles son los factores que están involucrados en la regulación de la población y cuál es la importancia relativa de cada uno de ellos, en las diferentes fases del ciclo de vida de la especie.

Mi profundo agradecimiento para el Doctor José Sarukhán, director del proyecto y paciente asesor de este trabajo. Igual

mente, mi reconocimiento para los valiosos comentarios del M. en C. Daniel Piñero al presente estudio y para los miembros del Jurado M. en C. Víctor Toledo M., M. en C. William López-Forment y M. en C. Alfredo Pérez Jiménez.

Quisiera hacer patente mi agradecimiento para los compañeros Fernando Vite, Miguel Martínez y Luis Manuel Cervantes, por su ayuda prestada en el campo.

Los integrantes de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", prestaron su incondicional ayuda en la realización del trabajo.

El consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, contribuyó también, por medio del subsidio No 931 del Programa Indicativo de Ecología, otorgado al Doctor Sarukhán.

INTRODUCCION

El entendimiento de la dinámica de los ecosistemas, se logra a través del conocimiento de la genética y la dinámica de las poblaciones que los forman, y de la fisiología ecológica. La selección natural determina las características de los organismos y desde luego, cualquier explicación razonable acerca de alguna característica de un ser vivo, requiere la comprensión de cómo la selección natural actúa sobre ella; en consecuencia, se hace necesario contestar las preguntas referentes al significado adaptativo de tal o cual atributo, para tratar de comprender cómo y por qué la selección natural lo ha favorecido y cuáles podrían ser los caminos evolutivos a seguir por los organismos (Orians et al, 1974).

El individuo es la unidad sobre la que actúa la selección natural, ya que del resultado de las interacciones de sus genes (genotipo) y de éstos con su medio (fenotipo) depende la continuidad de los genes como unidades individuales en las siguientes generaciones (reproducción diferencial). La característica de que el individuo sea producto único de recombinación, se debe al poder de intercambio genético entre individuos, atributo propio de una población, por lo que es ésta y no el individuo, la unidad de estudio adecuada de algunos atributos importantes para el proceso de la evolución, (como podría ser la frecuencia de un gene) ya que el organismo individual es tan sólo una unidad efíme-

biente, y el reclutamiento de la población de plántulas a partir de semillas disponibles, puede representarse como un tamiz o sea, una rejilla mesioambiental de sitios seguros y sitios altamente riesgosos (Harper, 1977).

La sutileza con la que opera este tamiz ambiental, está reflejada por la serie de factores que influyen en el reclutamiento, (Stebbins, 1971; Vázquez-Yañez, 1976; Whitmore, 1975 y Harper, 1977) que realmente son los determinantes de un sitio seguro y en el crecimiento y sobrevivencia de las plántulas; algunos de ellos actúan en forma más acusada en el establecimiento que en la dinámica de la población ya establecida; entre ellos puede mencionarse a la microtopografía (Harper, Williams & Sager, 1965), la profundidad de la semilla en el suelo (Black, 1956; Harper & Obeid, 1967), el grado de exposición de la superficie de la semilla a la atmósfera y el área de contacto entre ésta y el sustrato (Harper & Benton, 1966), la presencia de factores químicos en el suelo (Rorison, 1967), el tamaño de la semilla (Harper, Lovell & Moore, 1970; Harper & Obeid, 1967; Miles, 1974), la morfología de la semilla y su posición al caer en el suelo, (Sheldon, 1974), la jerarquía de emergencia o germinación (Ross & Harper, 1972), la densidad (Edwards, Ekechukwu & Ogontuyo, 197 ; Miles, 1973), la humedad (Huiskes, 1977), la luz y la temperatura (Miles, 1974; Sen, 1968; McMillan, 1971; Caruso, 1970).

Una vez que la plántula se encuentra ya establecida (ha extendido

una superficie foliar y es capaz de tomar agua y nutrientes del suelo) otro conjunto de factores actúan en el crecimiento y sobrevivencia de la misma; cabe hacer mención entre éstos a la densidad, la distancia al árbol progenitor (que también puede jugar un importante papel en el caso de depredación de semillas y probabilidad de establecimiento de las plántulas), la cantidad de luz disponible, el vigor de la plántula, la depredación, el ramoneo, el pisoteo y los daños mecánicos accidentales por caída de lluvia y de partes vegetales.

Enseguida, se hablará acerca de algunas consideraciones teóricas de la dinámica de las poblaciones de plántulas y de los trabajos más representativos que destacan la importancia de algunos de los factores mencionados en el párrafo anterior.

ANTECEDENTES

La mayoría de las observaciones referentes a la sobrevivencia de las plántulas, puntualizan a este estado como el más importante desde el punto de vista de los cambios numéricos, una vez que la transición de semilla a plántula ha sido efectuada. Igualmente, todos los datos de zonas tropicales, confirman que en las plántu-

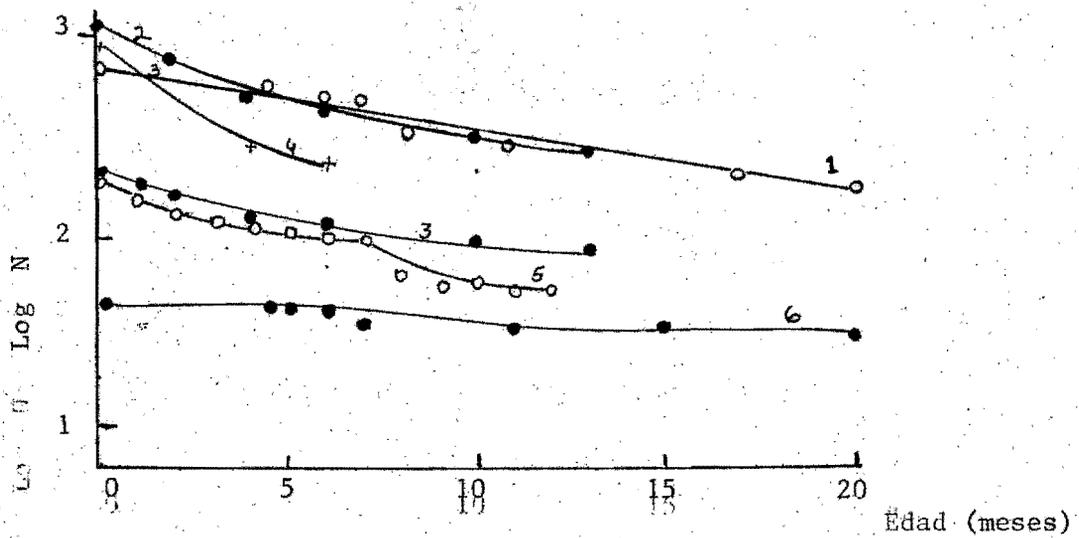


Figura 2a. Curvas de sobrevivencia para cohortes de plántulas de árboles tropicales: 1) Nectandra ambigens, cohorte más vieja-- que 1975; 2) N. ambigens, cohorte de 1976 sitio 11; 3) N. ambigens cohorte 1976, sitio 2; 4) Entandrophragma utile; 5) Dipterodendro costarricense; 6) Astrocaryum mexicanum. Sarukhán, 1979).

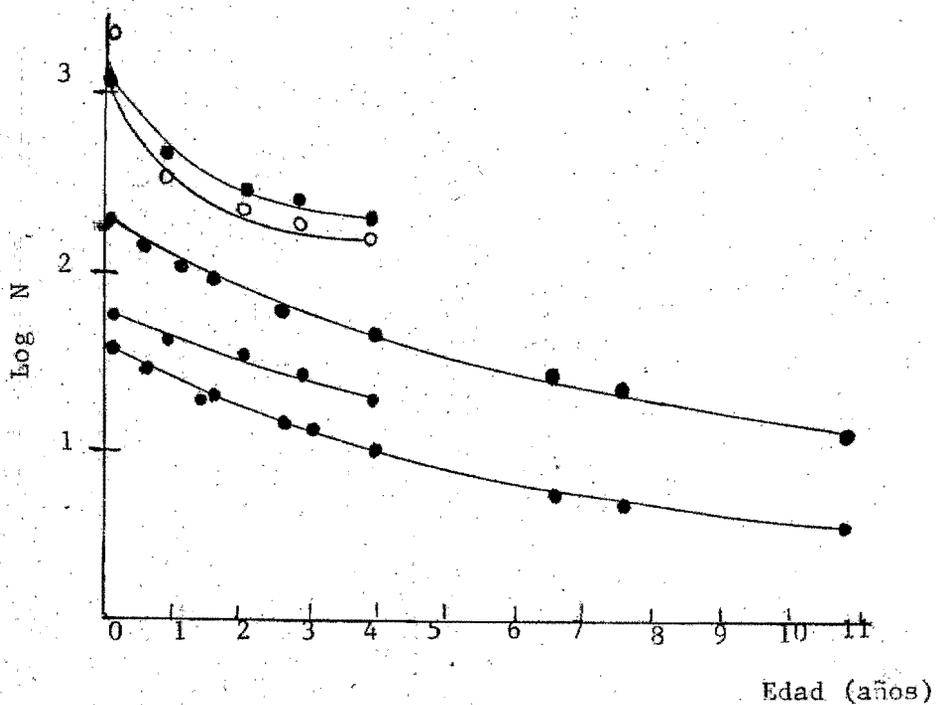


Figura 2b. Curvas de sobrevivencia para cohortes de plántulas de árboles tropicales: 1) Phasorea tomentella; 2) Shorea gibbosa; 3) Shorea parvifolia; 4) Shorea ovalis; 5) Kompassia malacensis. (Sarukhán, 1979).

las más jóvenes es riesgo de mortalidad es mayor (Sarukhán, 1978).

La sobrevivencia de poblaciones de plántulas muestra ciertas tendencias generales; la mayoría de las curvas de sobrevivencia pueden interpretarse como exponenciales negativas. En la figura 2a y 2b, se aprecian las curvas de sobrevivencia para plántulas de varias especies de árboles tropicales. En esta figura, casi todas las curvas corresponden al tipo III de Deevey, con las excepciones de Entandrophragma utile (Fig. 2a) y Phasorea tomentella y Shorea gibbosa (Fig. 2b) las que presentan una mayor mortalidad en los primeros meses y/o años, y que pudieran ser más parecidas al tipo I de Deevey.

Algo similar reporta Rabinowitz (1978), en los trabajos realizados en Manglares de Panamá, con cohortes de plántulas de cuatro especies de mangles. Tres de estas especies mostraron un decaimiento exponencial en el número de sobrevivientes (figura 3). Las curvas de sobrevivencia de Pelliciera rhizophorae y de Rhizophora mangle son del tipo III de Deevey y la de Avicennia spp. se ajustan mucho mejor a la curva de sobrevivencia del tipo II de Deevey.

En comunidades templadas, algunos de los estudios realizados, como por ejemplo el de Hett y Loucks (1971), en tres localidades de Wisconsin con Acer saccharum, analizan la mortalidad de plántulas de esta especie y la comparan con funciones exponenciales y potenciales, encontrando que estos dos tipos de funciones

se adecúan a la mortalidad observada; sin embargo, la función potencial resultó ser la más significativa estadísticamente.

Aquí es importante mencionar que la palabra "plántula" no siempre tiene el mismo significado para los diferentes autores; los forestales frecuentemente llaman plántulas a individuos que podrían considerarse más propiamente como juveniles. El estado de plántula abarca el período comprendido entre la emergencia de la radícula y el completo agotamiento de las reservas de la semilla. La fase juvenil comienza precisamente en el punto en que ya no existen las reservas en la semilla y se alarga hasta que se va a producir la primera cosecha de semillas.

Se ha descrito hasta este momento (a grosso modo), un patrón generalizado en la sobrevivencia de algunas poblaciones de plántulas y ahora, surgen las preguntas acerca de qué factores podrían estar involucrados en esta reducción numérica y cuáles serían aquéllos que confirieran un cierto valor adaptativo a los individuos de la población, en esta etapa del ciclo de vida.

1. Vigor de la plántula como función del tamaño de la semilla

En las plántulas de árboles tropicales, la probabilidad de sobrevivir, parece estar relacionada con el vigor de la plántula.

Ng (1973 , 1978), de los trabajos realizados en los bosques tropicales lluviosos de Malasia, concluye que se han desarrollado, al parecer, tres diferentes estrategias de establecimiento en las plántulas de las especies de estas comunidades: 1) la tasa de germinación , 2) la morfología inicial de la plántula, en cuanto al tamaño (función directa del tamaño de la semilla) y 3) el tipo de germinación. En este ecosistema, la selección natural parece haber favorecido a las semillas y plántulas más grandes, y a la germinación rápida y epigea. Las plántulas más grandes son capaces de sobrevivir po más tiempo bajo sombra y aparentemente, son menos susceptibles al ataque de hongos, probablemente un factor muy importante en condiciones de baja intensidad luminosa y alta humedad. Las semillas que producen grandes plántulas son grandes también, y por lo tanto son producidas en menor cantidad y dispersadas a poca distancia. Si se adopta el punto de vista de que la eficiencia en la dispersión no es tan necesaria como la eficiencia en la sobrevivencia de las especies, en los bosques lluviosos tropicales primarios, la habilidad para sobrevivir bajo la sombra en condiciones húmedas debe haber sido de primordial importancia en la evolución de estas especies.

El trabajo de Rabinowitz (op cit) muestra resultados semejantes. La tasa de mortalidad en las plántulas de las especies de man-

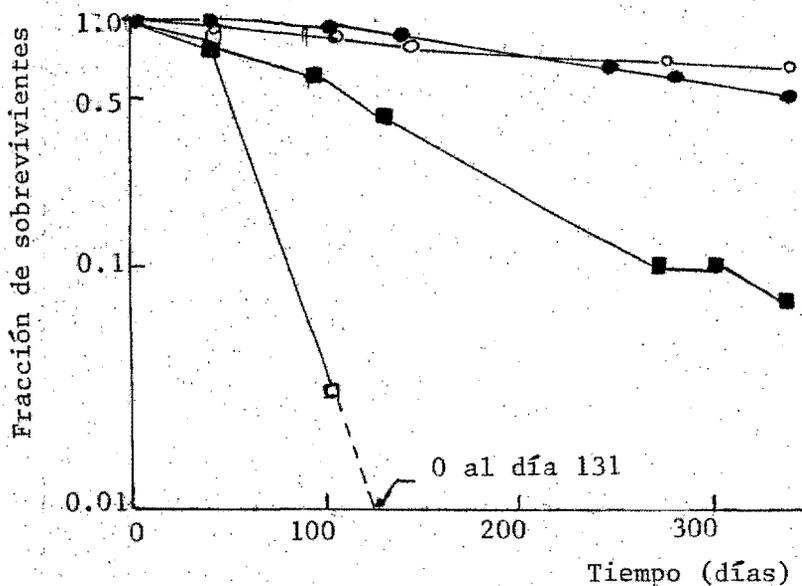


Figura 3.- Proporción de plántulas de cohortes que permanecían vivas en cada observación. ○ Pellicera; ● Rhizophora; ■ Avicennia; ◻ Laguncularia.

(De Rabinowitz, 1978)

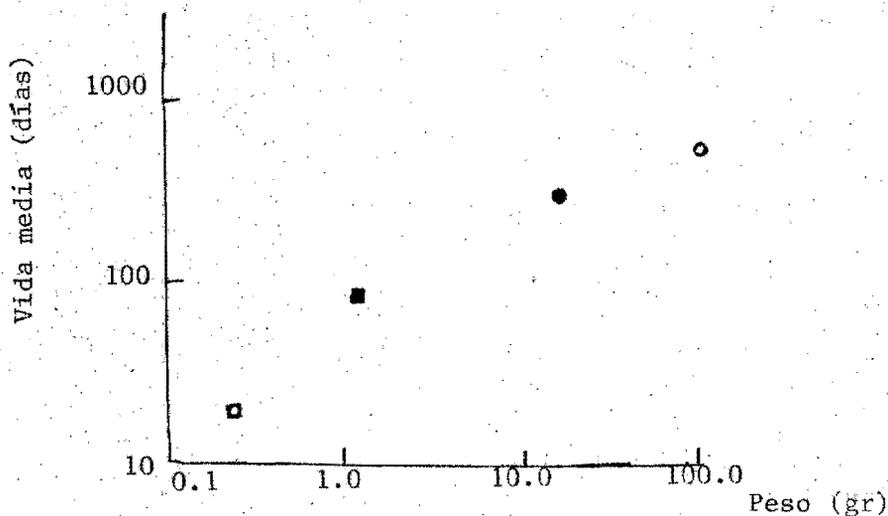


Figura 4.- Estimación de la vida media de cohortes de plántulas de cuatro géneros de mangles, (observados durante el primer año posterior al establecimiento) graficado contra el peso promedio del embrión. (De Rabinowitz, 1978)

gles, fue inversamente proporcional al peso inicial del propágulo. Las especies con propágulos pequeños establecen nuevas cohortes cada año, pero sus plántulas mueren rápidamente, mientras que aquellas especies con propágulos más grandes presentaban cohortes sobrelapables en el piso del manglar (figura 4).

Dado que las plántulas se encuentran en condiciones críticas, el aprovisionamiento hecho por los padres en términos de reservas, o bien, en el tamaño y vigor del embrión mismo, son los factores más importantes que determinan su sobrevivencia. Kneebone (1972) concluye que "de todos los criterios selectivos que afectan el vigor de la plántula, el tamaño de la semilla es probablemente el más importante". En consecuencia, una adaptación exitosa en hábitats en los cuales el vigor es de primordial importancia para la sobrevivencia de la plántula, involucra inevitablemente selección natural para incrementar el tamaño de la semilla (Stebbins, 1971).

2. Luz

Los cambios en la cantidad y calidad de la luz incidente en una zona de la comunidad, pueden influir en la germinación de las semillas (rompiendo la latencia) o acelerando el crecimiento de las

plántulas.

Al fenómeno de latencia en plántulas (crecimiento muy lento o casi nulo) se le ha denominado con el término de "supresión del crecimiento" (Richards, 1957; Baur, 1968). Si se piensa en las condiciones de las plántulas en el estrato inferior de un bosque, se relacionan estos cambios de luz con la dinámica del dosel.

Los mecanismos de latencia pueden operar hasta que el dosel es abierto por la caída de un árbol, y las semillas permanecen durante ese tiempo en el piso del bosque; alternativamente, las plántulas tolerantes a la sombra pueden persistir en un estado de supresión hasta que se produce el claro. Si las plántulas o los individuos juveniles supresos escapan a la mortalidad que ocasiona el árbol al precipitarse, reciben más luz y responden con una "explosión" de crecimiento vegetativo (Hartshorn, 1978). Cuando muere un gran árbol y deja una abertura en el estrato al cual pertenecía, este claro juega un papel principal en la regeneración. En los bosques no perturbados, los claros formados naturalmente son numerosos (Richards, 1957; Whitmore, 1978).

Hartshorn (1978), cuantificó en número y tamaño de las aberturas del dosel, así como la frecuencia de la caída natural de los árboles y predijo las tasas de regeneración para varios sitios de observación intensiva en La Selva, Costa Rica. En esta comunidad, el 75% de las 105 especies de árboles del dosel, requieren de cla-

ros para una regeneración exitosa:

El dosel de un bosque cambia continuamente y este estado se equilibrio dinámico puede ser subdividido en un ciclo de crecimiento que comprende tres fases: fase de abertura, fase de construcción y fase de madurez. Estas divisiones son meras abstracciones y de ninguna manera pueden considerarse entidades independientes. La fase de apertura es la que comprende a los estados de plántula e individuo juvenil (estados más tempranos). Como una primera generalización, encontramos que estos estados que ocupan claros pequeños, crecen ahí hasta alcanzar la madurez; el estímulo externo del cambio en el microclima causado por la abertura del dosel, estimula el crecimiento apical. Por el contrario, los cambios drásticos en el microclima ocasionados por la formación de aberturas muy grandes en el dosel, dan como resultado la muerte de la mayoría o de todos los individuos juveniles y plántulas que crecían en la sombra del bosque. Estos grandes claros son colonizados por especies con demandas muy grandes de luz y son llamadas comúnmente "pioneras", debido a que su establecimiento sólo puede llevarse a cabo en lugares abiertos y nunca bajo la sombra; sus semillas generalmente son pequeñas y producen, obviamente, plántulas pequeñas también. Estas especies son prolíficas y sus semillas son dispersadas por el viento o por animales.

En contraste, las especies tolerantes a la sombra se caracte-

rizan por tener semillas de gran tamaño, con abundantes reservas y son capaces de establecerse en condiciones de umbría; producen sus semillas periódicamente, en respuesta a estímulos climáticos y tienen pocos mecanismos de latencia, o prácticamente carecen de ellos. Las plántulas de estas especies pueden sobrevivir creciendo muy lentamente (o no creciendo) en la densa sombra de los estratos bajos. (Whitmore, 1978).

La formación de claros por la caída de árboles, es una parte de la regeneración natural de los bosques y es necesaria para la sobrevivencia de las especies "demandantes de luz" que forman una buena parte de la composición del bosque clímax (Richards, 1957; Hallé, Oldeman & Tomlinson, 1978).

Whitmore (1975), de un estudio llevado a cabo en una de las Islas Salomón, concluye que las especies de esa comunidad pueden agruparse de la siguiente manera, de acuerdo a su respuesta a los claros del dosel y sus requerimientos de luz:

- a) aquéllas cuyas plántulas se establecen bajo el dosel del bosque;
- b) las que se establecen bajo el bosque, pero que muestran un cierto beneficio con la abertura del claro;
- c) aquéllas que se establecen preferentemente bajo el dosel, pero que requieren de los claros, en forma definitiva, para su crecimiento posterior y

- d) las que se establecen principalmente y por completo en las grandes aberturas y crecen solamente en la presencia de ellas.

Estos cuatro grupos muestran dependencia creciente en cuanto a la presencia de aberturas en el dosel y claramente se dá por entendido que las especies "tolerantes a la sombra" o las "demandantes de luz" no son categorías exclusivas.

En los bosques de Dipterocarpaceas en Malasia, se han estudiado las poblaciones de plántulas e individuos juveniles de una buena cantidad de especies de importancia económica (algunas de ellas se encuentran en la figura 2). Las plántulas de estas especies requieren, en su mayoría, de la sombra para su establecimiento y una vez establecidas, persisten algún tiempo en condiciones de supresión hasta que son "liberadas" cuando se abre el dosel por la caída de un árbol (Whitmore, 1975).

Desafortunadamente, casi todos los estudios forestales de estas especies, carecen de información con visión ecológica; sin embargo, existen algunos trabajos (Wyatt-Smith, 1968; Barnad, 1956; Wong Fung On, 1973).

El crecimiento de las plántulas en estos bosques, varía con el grado de apertura del dosel y el tipo de comunidad. Aproximadamente el 40% de las plántulas encontradas en los bosques vírge-

nes de Sabah (Dipterocarpaceas) se mantenían en un estado de latencia, pero el 98% de éstas respondieron al tratamiento de "liberación" con luz y se registraron incrementos favorables en la altura de las plántulas. Las aperturas en el dosel indujeron un fuerte crecimiento, más marcado en las plántulas grandes que en las pequeñas (That Chim & Fung On, 1973).

En bosques semidecíduos en Uganda, se removió el follaje por medio de arboricidas y esta remoción presentó un efecto notable en las poblaciones de plántulas; las de especies demandantes de luz aparecen primero, un año después del tratamiento, pero la mortalidad es casi del 80%. Este reclutamiento continúa por uno o dos años más, después de los cuales ya no hay adición a la población de plántulas y una vez que éstas se han establecido, prosiguen su crecimiento. Los resultados indican que la destrucción del dosel afecta a las poblaciones de plántulas, propiciando el crecimiento más rápido en las especies demandantes de luz (Philip, 1967).

En una comunidad de Selva Alta Perennifolia, también en Malasia, Yoda (1974) midió la cantidad de luz a diferentes alturas dentro de la selva y encontró que el primer estrato, formado por los individuos más altos y emergentes, sólo deja pasar el 30% de la luz incidente; la cantidad de ésta que llega cerca del suelo de la selva, es solamente del 0.3%.

En un pastizal, por ejemplo, el estrato que produce sombra es

bajo y se renueva anualmente debido a la extensión de brotes y hojas a partir de posiciones cercanas al suelo. En los bosques, el estrato responsable de la sombra es alto y surge por expansión del follaje in situ. Muchas plántulas logran crecer por fuera del estrato sombreado del pastizal pocos días después de germinar, mientras que en los bosques el "sombreado" persiste a lo largo de la fase de plántula y puede prolongarse por varios años. En la vegetación de poca talla, pequeñas diferencias en la altura están asociadas con grandes cambios en la intensidad, la dirección y la calidad de la radiación luminosa, y el establecimiento puede depender de la altura, el aspecto o la inclinación de las primeras hojas producidas por la plántula. Ya que los gradientes verticales son menos pronunciados cerca del piso del bosque, el crecimiento inicial en altura puede ser mucho menos importante en estas condiciones. En este caso, la tolerancia más que el hecho de evitar la sombra, parece tener mayor significancia ecológica (Grime & Jeffrey, 1965).

Algunos de los estudios realizados en comunidades de bosques templados, como el trabajo de Hett & Loucks (1971), muestran que los efectos de la sequía, la temperatura cálida de la primavera y otras influencias ambientales, no son tan importantes en la sobrevivencia de las plántulas de Acer saccharum, como la organización del dosel del bosque, particularmente en relación a la presen-

cia de varios estratos en los bosques maduros.

Pekerten (1966), encuentra que la mortalidad de las plántulas de Ilex aquifolium está ocasionada principalmente por el efecto de "sombreado" del dosel. La mayoría de los individuos de esta especie, mueren a los cinco años de haber emergido.

Varios experimentos con plántulas de Quercos petrea fueron realizados por Ovington y McRae (1960). Uno de ellos consistió en colocar plántulas de esta especie bajo "jaulas" fabricadas con mallas de diferentes tamaños de abertura en el tejido, y observaron que las plántulas cubiertas con mallas de material más ligero y tejido más abierto, presentaron incrementos de peso dos veces mayores que los de aquéllas bajo mallas más gruesas y tejido más cerrado. Otras observaciones en condiciones naturales, mostraron que la proporción de peso seco dedicada a cada parte de la plántula, inicialmente fue del 19, 31 y 50 por ciento para hojas, tallos y raíces respectivamente, al finalizar el primer año; al final del segundo año de vida, la distribución de las proporciones había cambiado, siendo de 16, 25 y 59 por ciento. La proporción dedicada a la raíz fue mayor a costa de la dedicada a las hojas. El crecimiento de la plántula es tuvo asociado a un decaimiento continuo en el peso de la semilla, la que al final de segundo año, conservaba solamente la cáscara.

Harper (1977) cita un estudio efectuado en una población madura de Pinus taeda. La edad de 286 individuos, incluyendo plán-

tulas, fue cuidadosamente registrada. Esta especie de pino es extremadamente sensible a la sombra y las plantas jóvenes que crecen en una población muy densa, generalmente mueren. La población de plántulas fue observada continuamente a partir de 1944 y de las 303 registradas originalmente, sólo sobrevivieron 19 a ese mismo año. En muchos casos una plántula establecida en un lugar con suficiente iluminación fue "sombreada" después por el crecimiento de sus vecinos. Estas plántulas persistieron aún pocos años en el piso del bosque y luego murieron; la muerte ocurrió en un período promedio de 5,2 años después de que la plántula comenzó a carecer de luz suficiente

3 . Densidad

Se ha sugerido que el aclareo sufrido por las poblaciones de plantas en las condiciones naturales se debe a mortalidad dependiente de la densidad, pero las observaciones en el campo no dejan en claro este suceso, quizá debido a que es bastante difícil determinar la importancia de un factor como la densidad, ya que la muerte en condiciones naturales, frecuentemente es ocasionada por diversos e interrelacionados factores.

La presencia de un individuo cambia el medioambiente de su ve

cino y puede alterar su tasa de crecimiento al igual que su forma. Estos cambios en el medio ambiente, provocados por la proximidad de los vecinos se ha dado en llamar "interferencia", un término quizá un poco confuso que no define la manera por la cual se producen las alteraciones en el medio ambiente, e incluye por igual los efectos de los vecinos debidos al consumo de recursos limitados, la producción de toxinas o ^{cambios} notables en las condiciones, como por ejemplo, la protección del viento y la influencia en la conducta del depredador (Harper, 1977).

Cuando una población de plantas se encuentra en condiciones de alta densidad y son muestreadas y medidas en forma individual, se observan efectos muy curiosos en la distribución de frecuencias del peso individual. Koyama y Kira (1956) demostraron que poblaciones de plantas que a baja densidad presentaban una distribución normal del peso, progresivamente desarrollaron una distribución log-normal con el incremento en la densidad y conforme pasaba el tiempo. Parece ser que bajo condiciones de alta densidad, no sólo hay una forzosa repartición de los recursos limitados, con una reducción plástica (a manera de compensación) en el desarrollo individual, sino que surge una jerarquía en los individuos de la población. Esta jerarquía consiste en unos pocos individuos grandes y un gran número de pequeños. Las consecuencias directas de una condición de alta densidad son tres: 1) producir una respuesta plástica a par-

tir de los individuos, conforme se ajustan a repartir los recursos que están limitados; 2) incrementar la mortalidad y 3) exagerar las diferencias dentro de la población y fomentar una jerarquía de explotación de dichos recursos (Harper, 1967).

El lugar que un individuo ocupa dentro de la jerarquía de la población de plántulas, parece estar determinado en los primeros estadios del desarrollo. El peso de un individuo es función del capital inicial (peso del embrión más alguna fracción de reservas en dospérmicas), de la tasa relativa de crecimiento del genotipo del individuo en el medio proporcionado, de la longitud del intervalo de tiempo por el cual se continúa el crecimiento y de las restricciones en la tasa o en el tiempo de crecimiento impuestas por la presencia, características y arreglo de los vecinos de la población (Harper, 1977).

En un experimento relacionado con estas cuestiones, Ross & Harper, 1972), obtuvieron una relación lineal altamente significativa entre "el porcentaje de la posición de emergencia" y el logaritmo del peso de las plantas, (el porcentaje de la posición de emergencia debe entenderse como la cantidad de tiempo (en por ciento) que una plántula se tardó en emerger) de tal forma que las plántulas que presentaban los porcentajes más pequeños (tardaron menos tiempo en emerger), poseían también los pesos secos más altos, dando como resultado una recta con pendiente negativa. Estos experi-

mentos, (realizados con Dactylis glomerata) sugieren que el crecimiento efectuado por un individuo, está determinado más por su orden en la secuencia de emergencia de las plántulas, que por el tiempo que se le haya dejado crecer. La ventaja está dada, en parte, por la captura desproporcionada de recursos medioambientales por los individuos que emergen tempranamente y una correspondiente privación de estos recursos para aquéllos que emergen después.

Estos resultados coinciden con las observaciones de Ng (1978), con respecto a las estrategias de establecimiento en comunidades boscosas primarias: la tasa de germinación rápida, el tamaño de la semilla y de la plántula vistas a nivel de una o varias especies, son características que ha favorecido la selección natural y por lo tanto, los fenotipos de una población que presenten estos rasgos en forma más acusada, serán seleccionados positivamente en condiciones de limitación de recursos.

El término "autoaclareo" se ha usado para denominar a la mortalidad dependiente de la densidad, en poblaciones de plantas (Harper et al, 1962; Yoda etal, 1963). Como ya se ha mencionado con anterioridad, en la práctica es bastante difícil desligar a la mortalidad dependiente de la densidad y a la independiente de la densidad. El riesgo de mortalidad para una plántula que está siendo golpeada por gotas de lluvia o por granizo en forma muy fuerte, puede pensarse que es completamente independiente de la densidad, pero

una plántula muere después de ser dañada, como una consecuencia de su tamaño y vigor, y ambos parámetros pueden estar siendo afectados por la densidad. Lo mismo sucede con el riesgo de mortalidad que conlleva el ser comido por un depredador, puesto que dicho riesgo parece ser absolutamente independiente de la densidad, pero la asiduidad con la que los depredadores buscan a una presa en particular, declina conforme la presa es menos abundante.

El mecanismo del fenómeno de autoclareo está comprendido sólo en parte; las plantas que tienen más probabilidad de morir en un autoclareo natural (como en el caso de los bosques) son las más pequeñas y más débiles (Harper, 1977),.

Realmente hacen falta estudios experimentales muy detallados, en las condiciones naturales de las especies, para poder dilucidar la parte que juega la densidad en la reducción numérica de las poblaciones de plántulas, sobre todo en especies arbóreas tropicales. Las curvas presentadas en la figura 2 (a y b), muestran sólo la "forma" de reducción en número de individuos, pero en la mayoría de los casos, no explican claramente por qué se dá ese determinado comportamiento.

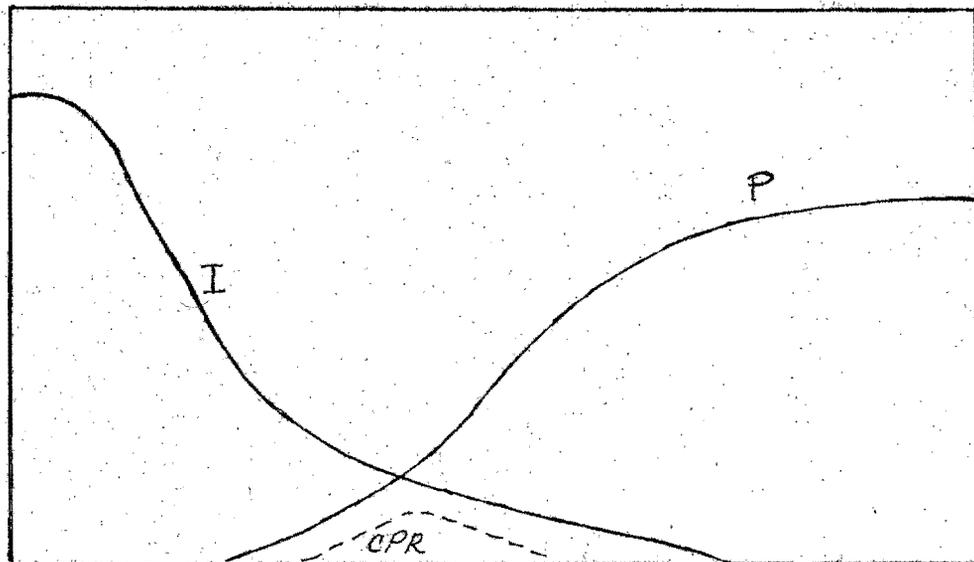
4 . Distancia al árbol progenitor

La dinámica de las poblaciones de plántulas, parece estar relacionada con la distancia a la que se encuentre éstas del árbol madre. Esta relación está dada , en cierto modo, por la influencia de la depredación sobre las semillas, en la probabilidad de establecimiento de las plántulas y además, por la interferencia ejercida por el adulto sobre las plántulas que se han establecido a su alrededor (competencia por recursos) que será más intensa en las zonas cercanas al árbol.

Muchas de las interacciones de la depredación de semillas post-dispersión, especialmente la llevada a cabo por vertebrados, se aplican a las plántulas. Los depredadores de semillas post-dispersión, pueden llegar a ser depredadores de plántulas a bajos niveles de disponibilidad de alimento (Sarukhán, 1979).

En el caso de los árboles tropicales, las semillas (o frutos) tienden a caer cerca del árbol que las produjo, porque generalmente son grandes y pesadas, de tal manera que el número de semillas que caen por unidad de área, decrece rápidamente conforme aumenta la distancia al progenitor; al mismo tiempo, se incrementa la probabilidad de que una semilla escape a la búsqueda de un depredador específico. Esto produce una curva de reclutamiento de plántulas , con un "pico" a cierta distancia del árbol adulto, en el lugar en donde es más probable que pueda desarrollarse una plántula hasta

Número de semillas por unidad de área



Distancia del árbol progenitor →

Figura 5. Modelo que muestra la probabilidad de maduración de una semilla o plántula, en función de 1) el tamaño de la cosecha de semillas; 2) el tipo de agentes dispersores; 3) la distancia del árbol progenitor y 4) la actividad de los depredadores de semillas y plántulas. El producto de las curvas I y P dan una curva de reclutamiento de la población - (PRC) con un pico en la distancia en la que es más probable que aparezca un nuevo adulto. (De Janzen, 1970).

I = Número de semillas por unidad de área

P = Probabilidad de maduración de la semilla o plántula

la edad reproductiva. El reclutamiento de una población de plántulas está en función del tamaño de la cosecha de semillas y del efecto de los depredadores sensibles a la distancia o a la densidad (figura 5). Este modelo de Janzen (1970), predice que en la ausencia de un depredador de semillas específico de una especie, la curva de reclutamiento de las plántulas será muy semejante a la de la sombra de semillas; en el caso de depredadores sensibles a la densidad, la población de plántulas deberá tener un "pico" a cierta distancia de las áreas de mayor densidad de semillas (figuras 6a y 6b). Si una variedad de especies son capaces de tolerar un medio ambiente particular, pero los individuos de la misma especie son incapaces de establecerse cerca del árbol que les dió origen, pueden mantenerse altos niveles de diversidad (Janzen, (1970).

Los ejemplos de este efecto de los depredadores son casi meramente anecdóticos (Harper, 1977).

Un caso de depredación de plántulas en relación a la distancia de su progenitor, y para el que podrían funcionar los modelos propuestos por Janzen (op cit), es el de plántulas de la liana Dioclea megacarpa (Leguminosa). En este trabajo se muestra claramente el efecto de la distancia al árbol, en la sobrevivencia de las plántulas de esta especie, las que están sujetas a tres factores de mortalidad relacionados entre sí: insectos defoliadores, competición y características físicas adversas del lugar en donde germinan.

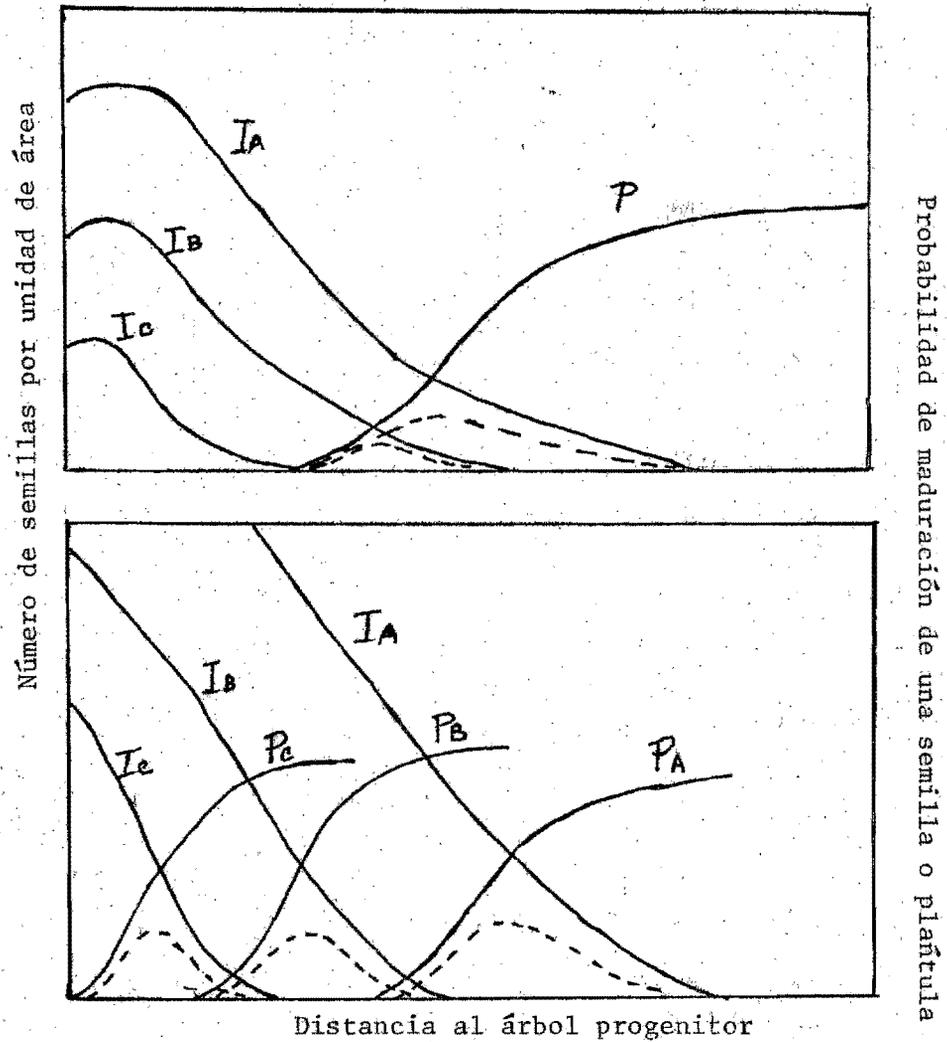


Figura 6. a) efectos del incremento en la depredación sobre la curva de reclutamiento de la población (PRC), cuando los depredadores son sensibles a la distancia.
 b) efectos del incremento en la depredación, cuando los depredadores son sensibles a la densidad. (De Janzen, 1970).

I = Número de semillas por unidad de área

P = Probabilidad de maduración para una semilla o plántula

Janzen (1971), encontró que el número de brotes comidos de las plántulas, fue mayor bajo o cerca del árbol madre (tabla 1) debido a que una oruga (larva de una mariposa nocturna) parasita a la liana adulta. Esta larva actúa como depredador en las plántulas, ya que se come los brotes terminales y las hojas de ellas, que para las plántulas tiene consecuencias fatales debido a las condiciones de sombra en que se encuentran. Las orugas caen de la copa de la liana y alcanzan a las plántulas que se están estableciendo bajo el follaje de ella, de tal forma que las únicas que escapan a la depredación son las más alejadas de la liana madre.

En plántulas de Pentaclethra macroloba, Hartshorn (1972), encontró que la curva de reclutamiento para estas plántulas, es muy semejante a la propuesta por Janzen (op cit), en el caso de ausencia de un depredador específico de las semillas de esta especie; para la otra especie estudiada por él mismo, Stryphondendron excelsum, la curva obtenida para depredadores sensibles a la densidad, también se ajustó a la curva teórica. La ausencia de depredación de las semillas de P. macroloba, se explica por la cantidad de compuestos tóxicos presentes en ellas.

En otro tipo de comunidades y en otros medios, también se ha probado la influencia de la interferencia ejercida por el adulto en las plántulas.

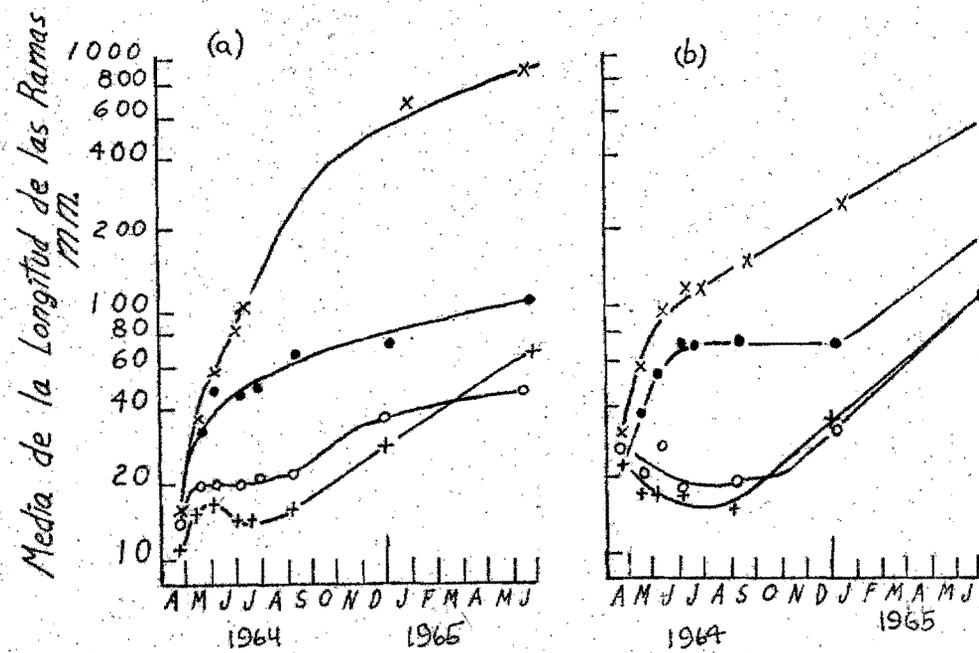


Figura 7.- Longitud (mm) de plántulas de Artemisa herba-alba -
 creciendo a diferentes distancias (cm) a partir del adulto de
Zigophyllum dumosum. a) Trasplantadas: X= control; ●= 200 cm;
 ○=100 cm; + 50cm. b) Creciendo en forma natural: X= control;
 ●=136-170 cm; ○=90-106 cm; + = 47-65 cm. (De Friedman, 1971).

Friedman (1971), en el desierto Negev de Israel, estudió los efectos de interferencia de un arbusto adulto (Zigophyllum dumosum) sobre las plántulas de otro arbusto (Artemisia herba-alba), asumiendo que las plántulas serían más sensibles a la competencia que el adulto. A menor distancia del adulto, las plántulas crecieron mucho más lentamente (figura 7). El incremento en el radio de "supresión" estuvo asociado con la extensión de las raíces horizontales de Z. dumosum, el cual explotaba en forma progresiva las reservas residuales de agua. Sin embargo, la habilidad de las plántulas de A herba-alba para resistir esta presión fue notable, ya que los individuos creciendo en el radio de 0 a 100 cm del tronco del adulto, presentaron tasas de mortalidad iguales que los que crecían a 2 mt o más, en donde ya no se detectaron efectos de la competencia en el crecimiento. Esto indica que la alta resistencia de esta especie a la desecación, es uno de los principales caracteres que le han permitido sobrevivir en esas condiciones de aridez.

Posteriormente, Friedman y Orsham (1975), en el mismo lugar, hicieron un estudio semejante, pero en este caso el adulto y las plántulas pertenecían a la misma especie (A. herba-alba); las plántulas que emergieron después de la caída de semillas y se desarrollaron en el radio de los primeros 50 cm del adulto, presentaron porcentajes de mortalidad significativamente mayores que las plán-

tulas que crecieron en un radio entre 50 y 75 cm del progenitor. La explicación surge en función de la longitud de las raíces del arbusto adulto, que abarcan precisamente, el radio de los primeros 50 cms.

5 . Defoliación y depredación

El daño producido en las plántulas por la defoliación parcial o total de las hojas, puede tener serias repercusiones en la sobrevivencias de éstas.

Hartshorn (1972), experimentó con lotes de plántulas de Pentaclethra macroloba, unos de los cuales presentaban hormigas mientras que los otros no las tenían; se observaron diferencias significativas entre las plantas de edades más tempranas (plántulas y juveniles). El incremento en altura de las plántulas que no presentaban hormigas fué mucho mayor.

En los bosques de Budongo, en Uganda, Synnot (1975), reporta una mortalidad del 81.5% en plántulas de Entandrophragma utile, ocasionada por depredación efectuada por pequeños roedores y antílopes.

Algunas características estructurales de las plántulas podrían interpretarse como adaptaciones en defensa de los depredadores; entre éstas podría citarse al endocarpio extremadamente duro de

Calatola laevigata, que funciona a manera de escudo, cubriendo el epicótilo de las plántulas emergentes hasta que alcanzan cierta altura y tienen suficientes brotes laterales y un hipocótilo bien desarrollado para resistir los daños por ramoneo. La drupa leñosa de Andira inermis sirve para el mismo propósito. Muchas de las especies de familias como Anacardiaceae, Sapotaceae, Laureaceae, Euphorbiaceae, Hipocrateaceae, etc., presentan este tipo de armazón protectora para sus plántulas. Otras especies combinan esta protección con tasas de crecimiento muy altas, desarrollando grandes y gruesos hipocótilos, que ayudarán a recobrase a las plántulas cuyos tallos fueron comidos, como por ejemplo, Omphalea oleifera, Poulsenia armata y Calophyllum brasiliense (Sarukhán, 1979).

6 . Daños físicos accidentales

Un fenómeno que no siempre se toma en cuenta como algo importante, en los estudios de la dinámica de poblaciones de plántulas, es el de la mortalidad causada por daños mecánicos accidentales, provocados por la caída de la lluvia, granizo y partes vegetales de los estratos superiores de las selvas o bosques. Los daños causados por pisoteo de animales grandes también podrían considerarse aquí.

Yoda et al, (197) calcularon que en un bosque tropical lluvioso de Malasia, caen 53,4 ton/ha/año de materia orgánica sobre la superficie del suelo, incluyendo toda clase de partes vegetales.

La mortalidad causada por caídas de hojas de palmas y otras partes vegetales como ramas y frutos pesados, en las plántulas de Pentaclethra macroloba, fue cercana al 40% de la mortalidad total (Hartshorn (1972)).

OBJETIVOS

Investigar el efecto que sobre la dinámica de las poblaciones de plántulas de Nectandra ambigens, especialmente en la sobrevivencia y el crecimiento, tienen los siguientes factores:

- a) Densidad (la registrada en condiciones naturales)
- b) Distancia al árbol progenitor
- c) Depredación
- d) Perturbación natural

MATERIALES

1 . Descripción del área de estudio

La zona en la cual se desarrolló este trabajo, es una comunidad de Selva Alta Perennifolia (Miranda y Hernández, 1963) o de Bosque Tropical Lluvioso (Rzedowski, 1978), la cual se encuentra ubicada dentro de los terrenos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", de la Universidad Nacional Autónoma de México, en el sureste del estado de Veracruz y localizada aproximadamente entre los $95^{\circ}04'$ y $95^{\circ}09'$ de longitud; y los $18^{\circ}34'$ y $18^{\circ}36'$ de latitud norte. El clima imperante en esta región (basado en datos de la estación Meteorológica de Coyame, lugar situado a 25 km de la Estación de Biología) es el Af (m) (i)g, con 4561.3 mm de precipitación total anual y 23.7°C de temperatura media anual (Soto, 1976). Una descripción detallada de la localización, suelos, geología, vegetación y clima de esta zona, puede encontrarse en Lot (1976) y Soto (1976).

2 . Descripción de la especie estudiada

La especie en estudio, es un árbol del estrato superior de esta comunidad, con una altura hasta de treinta metros y ochenta

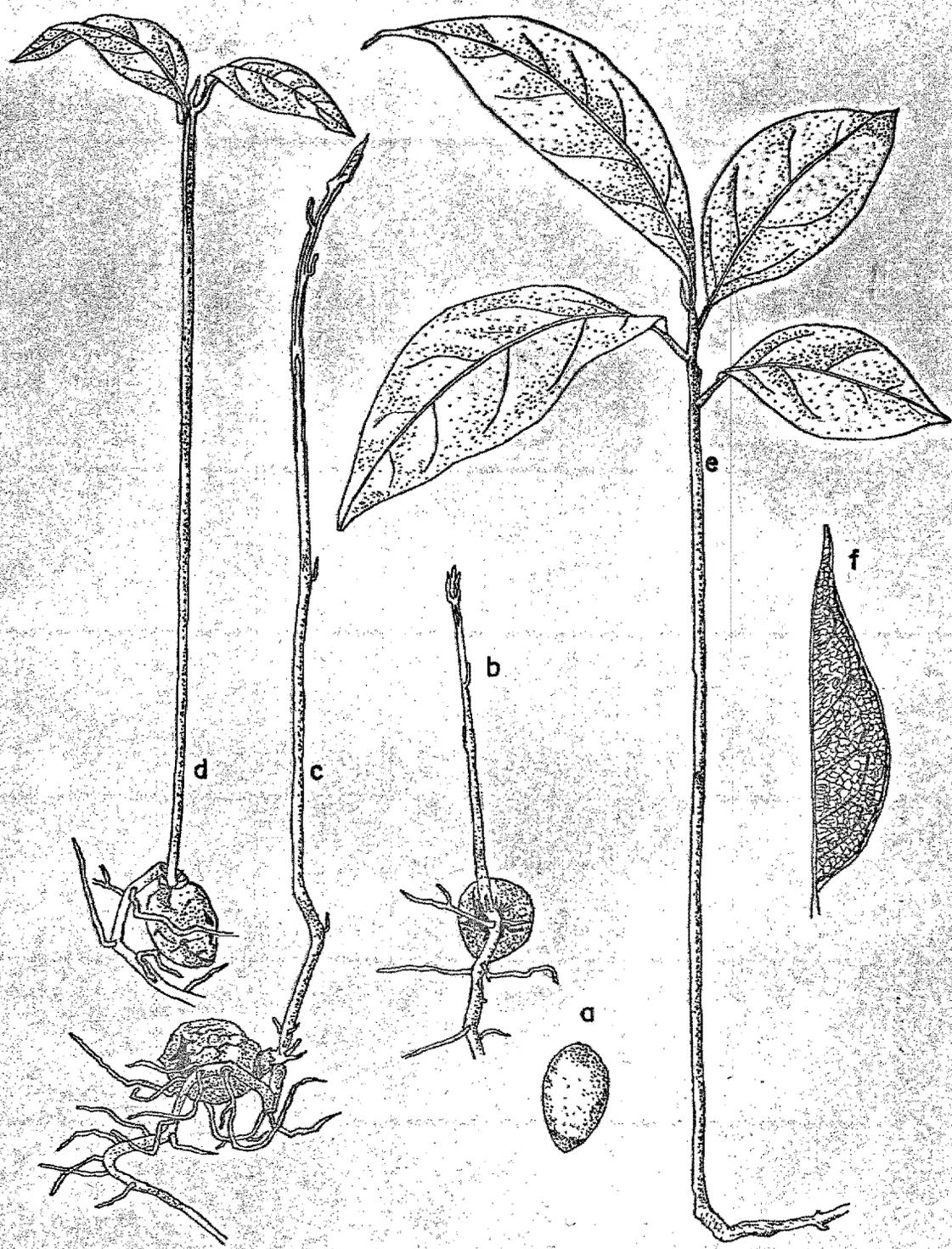


Figura 8. *Nectandra ambigens*(Blake)C.K.Allen. a) semilla, b) c) y d) plántulas en diferentes etapas de desarrollo, e) estado juvenil y f) venación de la hoja. (tomado de Del Amo, 1978)

centímetros de diámetro a la altura del pecho. Las hojas son simples y dispuestas en espiral, de base aguda y ápice acuminado. Las flores se presentan en panículas axilares de 15 a 20 cms y son perfumadas y actinomorfas, con un diámetro aproximado de 7 a 8 mm ; con ovario súpero, unilocular y uniovular, estilo grueso y más corto que los 9 estambres. Los frutos son bacciformes, de 3 a 3.5 cm de largo y de 2 a 2.5 cm de ancho, con la copa del perianto acrescente, morado oscuros y brillantes, con la copa roja (Pennington y Sarukhán, 1968).

Este árbol renueva su follaje entre marzo y abril, poco antes la floración que se efectúa entre marzo-abril y junio. Los frutos maduran de abril-mayo a septiembre y la germinación de las semillas se lleva a cabo de octubre-noviembre a enero.

La germinación es epigea y la plántula criptocotilar, con el epicótilo cilíndrico y las catáfilas filiformes y alternas (figura 8). Las eófilas son alternas y simples, elípticas, coriáceas y brillantes por el haz; con el ápice acuminado y el margen entero. El olor de las hojas es almizclado, como el aguacate. El tallo de la plántula es cilíndrico, leñoso, rojizo y con las cicatrices de las catáfilas conspicuas (Del Amo, 1978).

Esta especie arbórea es una de las dominantes del estrato superior de esta Selva Alta Perennifolia, en la región de "Los

Tuxtlas", Algunas fases de su comportamiento poblacional muestran características interesantes: en el suelo de la selva se presenta una gran cantidad de las plántulas de esta especie, llegando a alcanzar densidades hasta de 150 individuos por m^2 metro cuadrado, y los individuos adultos (los que constituyen una parte importante del estrato superior, como se mencionó anteriormente) se encuentran a una densidad de 50 individuos por hectárea (Piñero, Sarukhán y González, 1976); entre estas dos categorías, la de las plántulas y la de los individuos emergentes, virtualmente no se presentan individuos de las categorías intermedias. Esta especie puede considerarse como "demandante de luz".

Como una consecuencia de la carencia de categorías intermedias, la estructura de la población no presenta una distribución de edades típica de una especie arbórea tropical (forma de J invertida).

Las plántulas existentes en abundancia en el piso de la selva, se encuentran en condiciones de umbría; año con año, las cohortes sufren un proceso de aclareo y la pequeña fracción de sobrevivientes permanece en el piso aún por algún tiempo, en condiciones de crecimiento extremadamente lento y seguramente, en un estado de equilibrio metabólico muy delicado.

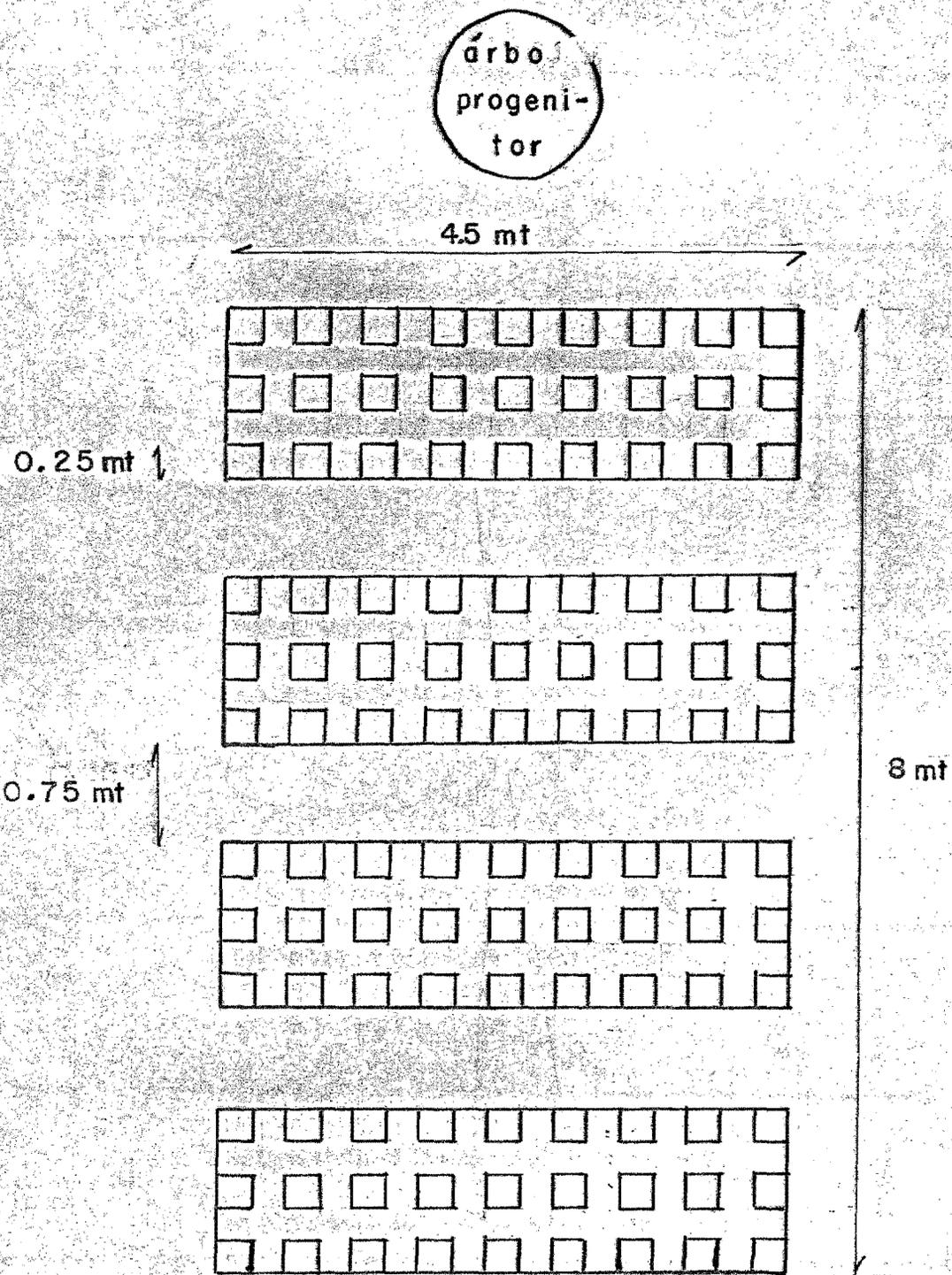
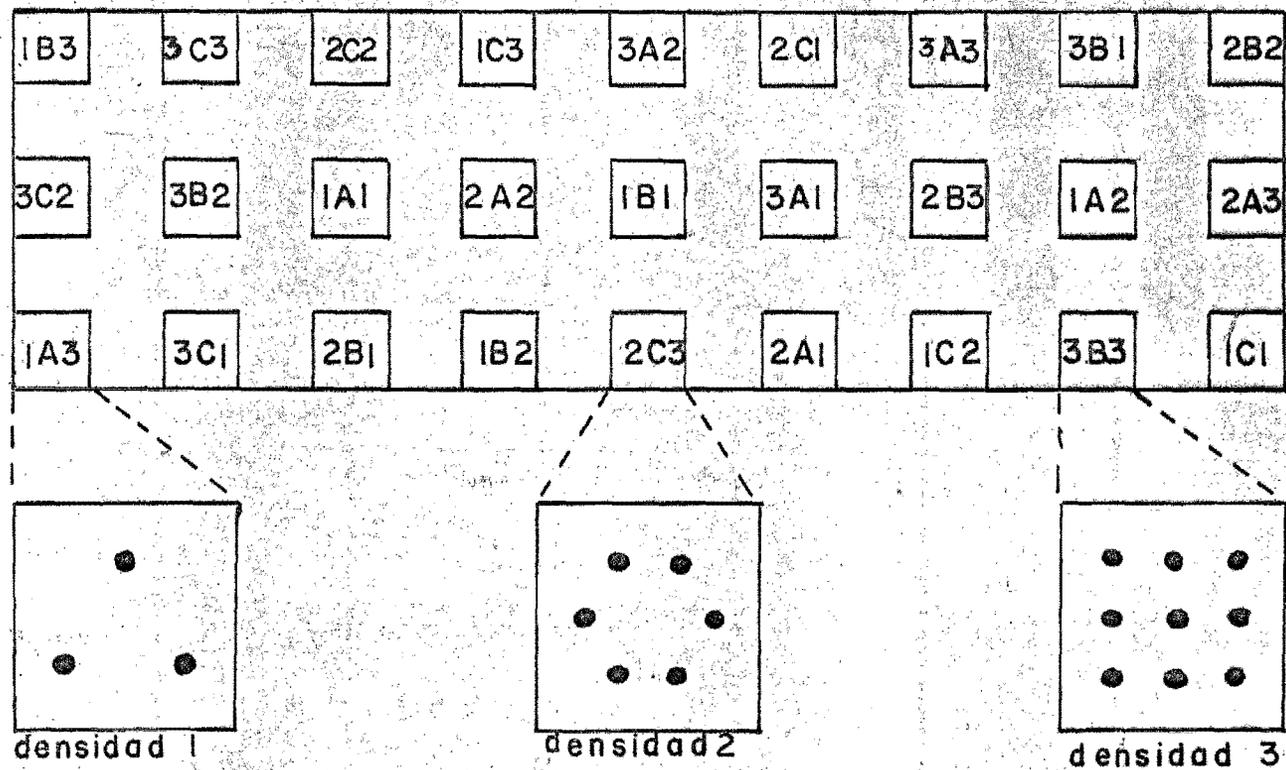


Figura 9 Esquema de un transecto, mostrando la colocación con respecto al árbol madre y las medidas correspondientes.

METODOLOGIA

1 . Diseño experimental

Los experimentos correspondientes a las observaciones de los efectos de la densidad y la distancia del árbol progenitor, sobre el crecimiento y la sobrevivencia de las plántulas, consistieron en la colocación de "transectos" en condiciones ambientales diferentes: tres de ellos en lugares con iluminación y estructura normales de la selva (que se denominarán en este trabajo como "sitios estables") y otros dos en zonas con características propias de una perturbación natural (dosel abierto por la caída de un árbol y que se denominarán como "sitios perturbados"). Cada transecto se acomodó de tal manera que paría de un lado de un tronco de un árbol de Nectandra ambigens (un árbol por transecto) y se extendía a lo largo de la proyección de la copa en el suelo; estos transectos estaban constituidos de varios bloques (figura 9) cuyo número dependía del radio de cobertura de la copa; cada bloque a su vez, se componía de 27 cuadros de 25 cm por lado, dentro de los cuales se sembraron plántulas en un patrón espacial (figura 10) que determinó la densidad de las mismas y facilitó su localización y registro. Las diferentes densidades de los cuadros de plántulas y sus repeticiones se distribuyeron al azar dentro de cada bloque (figura 10) y estas densidades asignadas cubrie-



CLAVE : 2B3 => 2 = densidad, B = segunda cosecha, 3 = tercera repetición

Figura 10.-Detalle de un bloque de un transecto



ron el rango de variación de las densidades observadas en condiciones naturales para las plántulas de esta especie, por Piñero (datos no publicados) en los años de 1975 y 1976, correspondiendo a 48, 96 y 142 individuos por metro cuadrado (densidades baja (1), media (2) y alta (3) respectivamente; los números entre paréntesis simbolizan las densidades tal y como están representadas en la figura 10).

El cuadro ocupado por plántulas se encontraba rodeado de cuadros vacíos del mismo tamaño (vacíos en el sentido de que no se introdujeron plántulas ahí), dando como resultado una serie de bandas y pasillos que permitieran las maniobras inherentes a la revisión y cosecha de los individuos.

Las plántulas introducidas al piso de la selva, correspondían en su totalidad a la cohorte de noviembre de 1977 y se colectaron previamente en las mismas zonas (cerca del sitio delimitado para el "transecto") en las que después fueron sembradas cuidadosamente.

La vegetación presente en los lugares de los experimentos se mantuvo intacta, a excepción de las plántulas y frutos o semillas de N. ambigens que quedaron dentro de algún cuadro de observación y que se retiraron de ése para evitar posteriores confusiones en el caso de que las semillas germinaran, o bien, que plán-

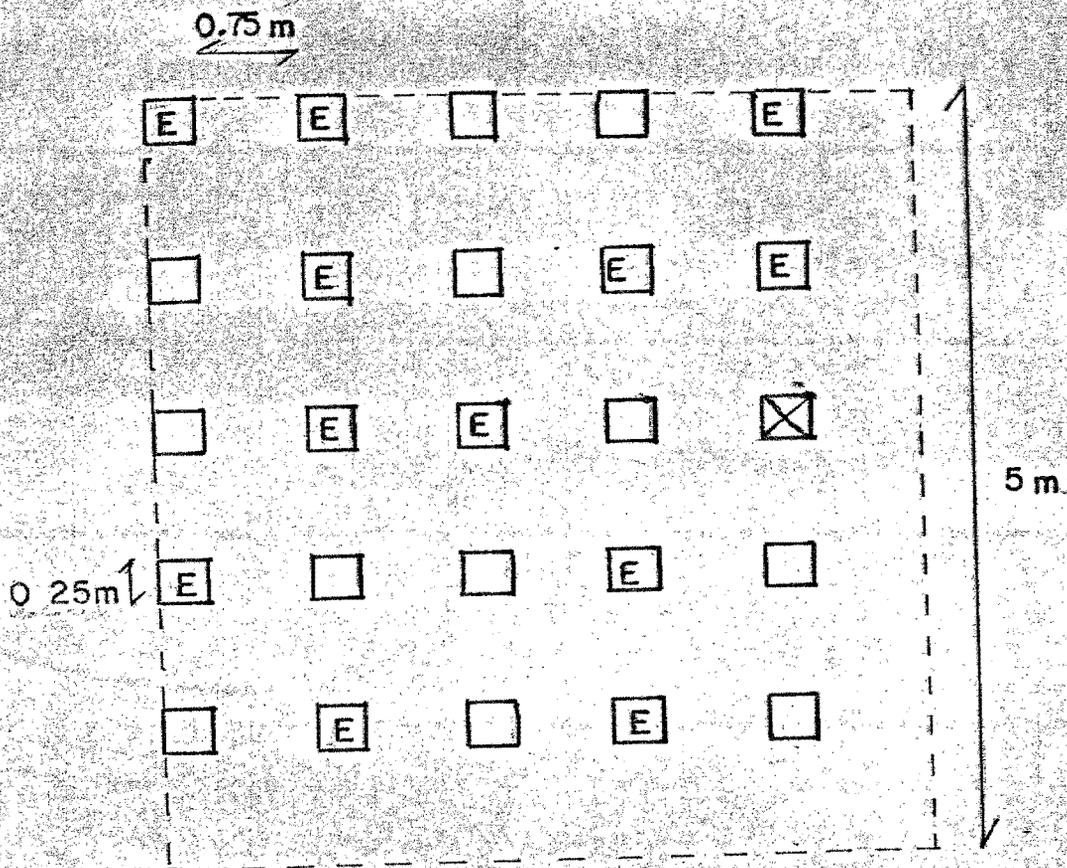


Figura II.-Esquematzación de la disposición de los cuadros excluidos y dimensiones del sitio de experimentación.

E = excluidos
 X = cuadro vacío

tulas de cohortes anteriores se mezclaran con las del experimento y existiera la posibilidad de complicar las revisiones y cosechas; afortunadamente, el "dibujo" regular en el que se introdujeron resultó muy eficiente, tanto para la localización de los individuos, como para mantener las densidades deseadas para el experimento.

El experimento diseñado para investigar la posible depredación y sus efectos, consistió en la delimitación de dos sitios: uno en condiciones de selva "estable" y el otro en condiciones de perturbación natural. Dentro de cada sitio se instalaron cuadros conteniendo plántulas a las densidades ya descritas; se seleccionó al azar la mitad de ellos y se cubrieron con una "jaula" hecha de tela de gallinero, de una altura de 50 cm. Los cuadros denominados como "excluidos" y las densidades, también se distribuyeron al azar (figura 11).

De las poblaciones de plántulas colectadas para sembrarse en los sitios experimentales, se tomaron al azar alrededor de 100 individuos cada ocasión que se montó uno de los cinco transectos y los dos sitios de exclusión, con el objeto de usarlas de muestras y tener un punto de partida de los diferentes parámetros analizados en este trabajo.

Estos diseños experimentales (sitios en el campo y muestras) incluyeron aproximadamente cuatro mil plántulas.

El experimento de los transectos tuvo una duración total de nueve meses, registrándose la sobrevivencia de todos los individuos y cosechándose los correspondientes cada tres meses; la cosecha consistía en extraer la plántula del suelo en su totalidad, tratando de no perder partes de ella, principalmente de la raíz.

El mismo proceso se llevó a cabo en los sitios de exclusión a los depredadores, pero en este caso, las observaciones abarcaron un año.

2 . Obtención de datos en el laboratorio

Las plántulas de las muestras y las cosechadas en cada intervalo de tiempo, fueron separadas en raíz, semilla, tallo y hojas (sin perder por ello su clave individual) y se mantuvieron tres días a 75°C para obtener su biomasa en peso seco. Se registró el área foliar por individuo, a través de un medidor de áreas foliares y se anotó el número de hojas presentes, el número de cicatrices foliares en los tallos, la condición de la semilla (parasitada o no parasitada) y número de reiteraciones en el tallo como datos básicos.

RESULTADOS Y DISCUSION

Antes de comenzar la exposición de resultados y su discusión, es importante mencionar que los tres sitios colocados en condiciones denominadas en este trabajo como "estables", en el campo realmente son muy semejantes, y podría decirse que esta similitud se vio reflejada en el hecho de que parámetros básicos, tales como la biomasa, mortalidad, número de hojas y número de cicatrices foliares presentes, demostraron ser estadísticamente iguales (se utilizó para ello, análisis de varianza y las pruebas de "t" correspondientes para determinar semejanzas en porcentajes y números absolutos, Sokal y Rohlf, 1969; Zar, 1974).

Los datos de los tres sitios estables se analizaron, en principio, por cada uno de ellos y finalmente se agruparon y analizaron como si provinieran de una sola fuente.

Con los sitios en condiciones de perturbación sucedió lo mismo, excepto para la mortalidad, la que fue significativamente mayor para uno de ellos, lo cual se explica fácilmente si se tiene en cuenta que este sitio presentaba una pendiente mayor que la del otro. Como la variable que interesaba analizar era la de la condición "estable" y perturbado, o bien, "abierto y cerrado", y puesto que los dos sitios cumplían con la condición "abierto y perturbado", finalmente se fundieron en un solo juego de datos.

Tabla 2.- Porcentajes de mortalidad, a los nueve meses de observaciones, en relación a los tratamientos de densidad. El número dentro del paréntesis, representa el tamaño de la muestra.

Densidad (Ind/m ²)	C o n d i c i ó n a m b i e n t a l	
	Estable	Perturbada
48	27.16 (324) *	59.88 (162)
96	26.39 (648) *	63.58 (324)
142	28.40 (972) *	62.96 (486)

* Diferencias significativas a $P \leq 0.01$

Los resultados presentados, corresponden en su mayoría a los datos obtenidos a los nueve meses de observaciones. Los datos principales de las cosechas de los tres, seis y (en el caso de los sitios de exclusión) nueve meses se presentan en un apéndice.

1. Efectos de la densidad*

1.1 En la sobrevivencia.

Como puede apreciarse en la tabla 2, los porcentajes de mortalidad en los tratamientos de densidad, no son diferentes entre sí en cada una de las condiciones ambientales. Esto muestra que el aclareo sufrido por las poblaciones de plántulas de Nectandra ambigens, puede no deberse a mortalidad dependiente de la densidad (al menos en los niveles de densidad usados), ya que tanto en condiciones estables, como en las perturbadas, no hubo diferencias significativas. Los porcentajes de mortalidad entre condiciones ambientales sí son significativos, siendo mucho mayores en el sitio perturbado.

Observaciones anteriores apoyan estos resultados. Piñero y

*Los datos para las dos condiciones ambientales, aunque están presentes en las tablas de la sección 1 y 2, se discutirán en detalle en la sección 3.

Sarukhán (datos no publicados), en los años de 1975-1976 registraron la sobrevivencia de poblaciones de plántulas en diferentes condiciones de densidad en dos sitios de observación permanente, encontrando que las condiciones de alta y baja densidad en cada uno de los sitios, mostraban tasas de mortalidad muy semejantes.

1.2. En los cambios de biomasa

Para obtener los cambios netos en la biomasa (peso seco) de los individuos y que estos cambios fueran comparables entre los sitios y entre las variables, se usó la relación $PSF(gr) / PSI(gr)$, que significa "peso seco total individual final (nueve meses después del inicio del experimento), sobre peso seco total individual de la muestra inicial". Si el cociente de esta razón es menor que 1, quiere decir que se perdió peso, y si el número es mayor que 1, hubo ganancia en biomasa.

Los resultados de la tabla 3 muestran varias cosas interesantes: la primera de ellas, es que en los sitios estables no se registró ganancia sobre el peso inicial y las plántulas presentan alrededor del 70% de su peso original. Este fenómeno es un hecho conocido en plántulas de árboles tropicales, debido muy probablemente, a que la tasa de respiración excede a la tasa de fotosíntesis en las condiciones de poca accesibilidad a la luz en que se

Tabla 3.- Relación PST(gr) / PSI(gr) promedio por individuo, a los nueve meses de observaciones en los diferentes tratamientos de densidad.

Densidad (Ind/m ²)	\bar{X}	Sitios estables n	s ²	\bar{X}	Sitios perturbados n	s ²	Densidad (Ind/m)
48	0.6908	47	0.065	0.8668	5	0.033	48
96	0.6486**	88	0.042	1.3370**	6	0.226	96
142	0.6607*	126	0.066	1.2426*	11	0.409	142

* y ** Diferencias significativas a $P < 0.05$

encuentran, de tal manera que la plántula va mermando las reservas de su semilla, sin compensar esta pérdida de peso con actividad fotosintética.

La segunda característica interesante de estos resultados, es que la disminución en peso no está relacionada con la densidad, ya que los porcentajes no son diferentes estadísticamente entre los tratamientos.

Algo semejante sucede con los cambios en peso seco de los sitios perturbados, aunque en este caso sí hubo incremento sobre su peso original (a excepción de la categoría de baja densidad). En estos resultados existe una cierta variación, pero como los sobrevivientes en cada categoría, después de nueve meses son pocos (ya se vio que la mortalidad fue mucho más alta en estos sitios) estas diferencias, aparentemente grandes, se diluyen por el tamaño de la muestra.

De nuevo las diferencias entre condiciones son significativas.

1.3 En los cambios de área foliar y número de hojas producidas*

Al igual que con los cambios en biomasa, se trató de obtener

* Por "hojas producidas" debe entenderse el número de hojas que ya no están presente en la plántula y cuyo número se registró basándose en el número de cicatrices foliares.

Tabla 4.- Relación $AFF(\text{cm}^2)_{t=9} / AFI(\text{cm}^2)_{t=3}$ en los tratamientos de densidad, a los nueve meses de observaciones.

Densidad (Ind/m ²)	Sitios estables			Sitios perturbados			Densidad (Ind/m ²)
	\bar{X}	n	S ²	\bar{X}	n	S ²	
48	1.2107	40	0.439	0.7142	10	0.360	48
96	1.1713*	103	0.379	0.7936*	19	0.339	96
142	1.1218	197	0.355	1.1210	26	0.864	142

* Diferencias significativas a $P < 0.05$

una relación semejante para los cambios en el área foliar, sólo - que en este caso se encontraron algunas dificultades puesto que esta relación variaba en forma considerable para los dos primeros transectos de los sitios estables. Se debió a que el montaje de los sitios de experimentación no fue simultáneo y las plántulas presentaban diferentes etapas de desarrollo de las hojas (el conjunto de plántulas colectadas para el transecto 1, por ejemplo, se encontraban en el estado c), y prácticamente todos los demás correspondían a la fase d) de la figura 8). Para evitar hacer una comparación sesgada se utilizó como área foliar inicial la presentada a los tres meses, con base en que a partir de este tiempo el área foliar individual no se incrementa (al menos en el primer año de vida de las plántulas).

Una vez que se ha aclarado lo anterior, puede discutirse la tabla 4: al igual que en la comparación por densidades de las dos variables anteriores, los cambios netos en el área foliar no se ven afectados por la densidad en ninguna de las dos condiciones ambientales. A diferencia de la mortalidad y los cambios en el peso seco, el área foliar promedio presente tiene a ser menor en los sitios perturbados a excepción de la categoría de alta densidad.

Con respecto al número de hojas producidas en promedio por individuo (tabla 5) sucede exactamente lo mismo: no hay diferencia entre los tratamientos de densidad; pero entre condiciones estas diferencias sí son significativas, presentando un número mucho mayor de hojas producidas hasta los nueve meses los sitios -

Tabla 5.- Número de hojas producidas en promedio por individuo, para los diferentes tratamientos de densidad, a los nueve meses de observaciones.

Densidad (Ind/m ²)	\bar{X}	Sitios estables n	S ²	\bar{X}	Sitios perturbados n	S ²	Densidad (Ind/m ²)
48	1.10*	59	1.95	4.33*	9	5.5	48
96	0.94**	120	1.5	3.68**	19	4.1	96
142	0.97***	177	1.6	4.19***	26	4.4	142

*, ** y *** Diferencias significativas a $P < 0.05$

perturbados.

2. Efectos de la distancia al árbol progenitor

2.1 En la sobrevivencia

La tabla 6 muestra la relación entre la mortalidad y la cercanía al árbol madre. Tanto en la condición estable como en la perturbada, se advierte cierta tendencia a que la sobrevivencia sea mayor en las distancias intermedias, más que en las extremas; en los sitios estables, el porcentaje obtenido al 50% de la distancia demostró ser significativamente diferente con el obtenido al 75 y 100% de la distancia al árbol adulto. En los sitios perturbados, estos porcentajes no fueron significativamente diferentes.

2.2 Cambios en la biomasa

Con respecto al cambio neto en peso seco (tabla 7), se observa que la plántula pierde menos de su peso inicial en las zonas más alejadas del progenitor, para el caso de los sitios estables; en los sitios perturbados el incremento en peso es mayor

Tabla 6.- Porcentajes de mortalidad , en relación a la distancia del árbol madre, a los nueve meses de observaciones.

Distancia (%)	Sítios Estables	Sítios Perturbados	Distancia (%)
25	26.95	62.15	33
50	22.22	57.72	66
75	29.63	60.49	99
100	31.28		

N total = 486 por distancia	324 por distancia
-----------------------------	-------------------

* Diferencias significativas a $P < 0.05$

Tabla 7.- Relación PSF(gr) / PSI (gr) promedio por individuo, con respecto a la distancia del árbol madre.

Distancia (%)	\bar{X}	Sitios estables n	S^2	\bar{X}	Sitios perturbados n	S^2	Distancia (%)
25	0.650	66	0.062	1.3224	3	0.19	33
50	0.649	81	0.053	0.8987*	10	0.046	66
75	0.628	57	0.055	1.4625	9	0.456	99
100	0.722	59	0.061				

* Diferencias significativas a $P < 0.05$.

en la periferia de la proyección de la copa. El mayor decremento en peso, se encuentra alrededor del 66% de la distancia, en las dos condiciones.

Lo que se ha observado hasta este momento es que los individuos tienen más probabilidad de morir en la zona más alejada del adulto pero sus pérdidas en peso son menores (lugares estables), o bien, los incrementos en él son mayores (sitios perturbados).

2.3 Cambios en el área foliar y en el número de hojas producidas

Los sitios estables no muestran efecto de la distancia al árbol progenitor en el cambio del área foliar promedio por individuo (tabla 8). En los sitios perturbados se repite el patrón de cambio en el peso seco: el incremento en el área foliar es mayor, en la mayor distancia, mientras que en la zona intermedia se presenta una pérdida de área foliar.

En lo que toca al número de hojas producidas en promedio por individuo (tabla 9), no existe relación con la distancia en los sitios estables, pero en los perturbados el número de hojas producidas es mucho mayor en las zonas de distancias intermedias, hecho que ya se comentó anteriormente.

Analizando por separado cada condición ambiental, ya que tienen un comportamiento diferente con respecto a este factor. (figura

61
 Tabla 8.- Relación $AFI(cm^2)_{t=9} / AFI(cm^2)_{t=3}$ promedio por individuo, con respecto a la distancia relativa al árbol progenitor.

Distancia (%)	Sitios estables			Sitios perturbados			Distancia (%)
	\bar{X}	n	S^2	\bar{X}	n	S^2	
25	1.1744	88	0.383	1.0031	10	0.420	33
50	1.1840	114	0.339	0.5583*	24	0.142	66
75	1.0236	93	0.274	1.3270*	21	0.948	99
100	1.1914	88	0.473				

* Diferencias significativas a $P < 0.05$

Tabla 9.- Relación del número de hojas producidas en promedio por individuos, con respecto a la distancia relativa del árbol progenitor, a los nueve meses de observaciones.

Distancia (%)	Sitios estables			Sitios perturbados			Distancia (%)
	\bar{X}	n	S^2	\bar{X}	n	S^2	
25	0.9529	857	1.78	3.4	10	4.26	33
50	1.0833	96	1.40	5.2	24	4.43	66
75	1.1319	91	2.18	3.1	20	3.20	99
100	1.1125	80	1.67				

* Diferencias significativas a $P < 0.05$

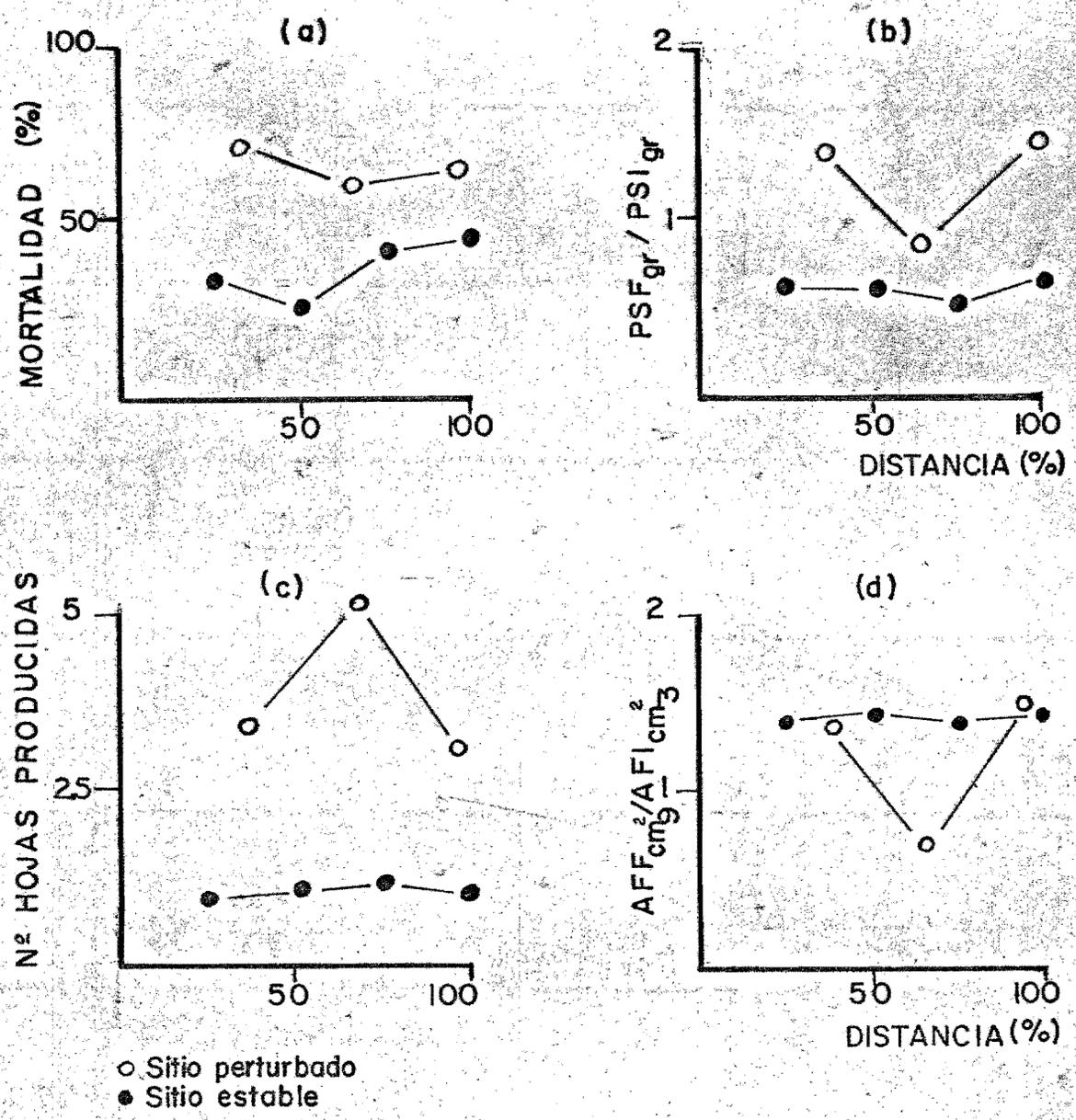


Figura 12-Gráficas que muestran la relación de varios parámetros con la distancia relativa del árbol madre: a) porcentaje de mortalidad, b) $PSF_{gr}/PSl_{gr} \bar{X}$ /individuo, c) N^o de hojas producidas \bar{X} /individuo y d) $AFF_{cm^2}/AFl_{cm^2} \bar{X}$ /ind.

64

12), las plántulas bajo condiciones estables que crecen en la zona más alejada del adulto, presentan una mayor mortalidad, pero a la vez, son las que tienen el peso seco más alto. El área foliar y el número de hojas producidas en promedio no muestran variación con la distancia al árbol madre.

En los sitios perturbados el porcentaje de mortalidad es el mismo en todas las distancias (figura 12), pero el incremento en peso seco es significativamente menor en las zonas intermedias, al igual que el área foliar; por el contrario, el número de hojas producidas es mucho mayor en esta zona.

Lo que parece estar sucediendo, es que las plántulas ^{creciendo} más retiradas del adulto conservan más sus hojas, pero también las producen en menor cantidad, y los individuos que se encuentran en la distancia intermedia producen más hojas y las pierden en menos tiempo; quizá esto esté reflejado en el menor peso seco *en esta zona*.

Estos resultados ponen en duda la existencia de un depredador de plántulas sensible a la distancia (suponiendo que la mortalidad estuviese ocasionada por la depredación) cuando menos con una sensibilidad convencional, ya que la mayor mortalidad se presenta en las zonas más retiradas del árbol en las condiciones normales.

Si se piensa en que la posible causa sea la interferencia producida por el adulto en las plántulas, entonces los individuos más cercanos al tronco sufrirían mayor competencia y presentarían valo-

res de peso seco y área foliar más bajos, al igual que una mayor mortalidad, lo que sucede solamente en parte; el peso seco neto al igual que el área foliar presente, no son diferentes en el punto más cercano que en el más lejano del tronco del árbol y las zonas intermedias difieren significativamente sólo con las más lejanas y no con las más cercanas al árbol progenitor (esto se observa para las dos condiciones). El fenómeno que entonces se muestra, es un "efecto de la distancia media al árbol progenitor" resultando extremadamente difícil de explicarlo. El conocimiento del sistema radicular del árbol madre tal vez pudiera hacer luz en esta cuestión, pero este conocimiento no se tiene aún y de cualquier manera no se conocen las posibles causas que den lugar a estas tendencias con respecto a la distancia; quizá en las secciones posteriores surja alguna respuesta adecuada.

Ahora bien, si el hecho estuviera relacionado con algún depredador o parásito del adulto habría que pensar en algún factor que determinara que el parásito fuera exclusivo de las zonas medias, y aparte se podrían cuantificar los daños de la depredación en las plántulas.

En la tabla 10 y la figura 13, se presentan los datos obtenidos para plántulas con hojas mordidas o comidas (las mordidas parecen ser de hormigas -probablemente Atta- y las de ese tipo son las más abundantes).

Tabla 10.- Porcentajes de plántulas con hojas comidas, en relación a la distancia del árbol progenitor (en sitios normales).

% distancia	6 meses		9 meses	
	(%)	n	(%)	n
25	11.76	102	14.29	91
50	7.96+	113	11.96	82
75	11.96	82	4.21*	95
100	17.82+	101	21.35*	89

+ y * Diferencias significativas a $P < 0.05$

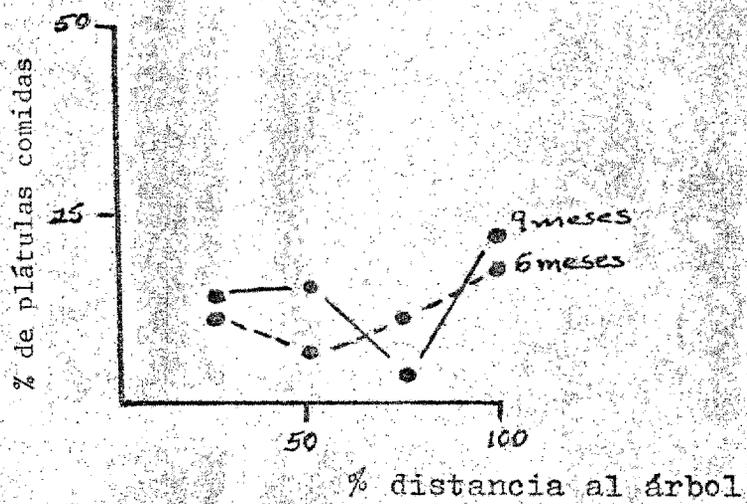


Figura 13.- Relación de los porcentajes de plántulas con hojas comidas, con respecto a la distancia relativa del árbol progenitor.

Precisamente en la zona donde el peso seco neto es menor, se presenta el menor número de plántulas con hojas mordidas; las zonas más alejadas, en donde hay una mayor mortalidad y peso seco neto, es donde se presenta el mayor número de individuos con hojas comidas, y las diferencias entre estos porcentajes son significativas. Parece contradictorio que a pesar del área foliar perdida por las mordidas de las hormigas, el peso seco neto y el área foliar presente sean las mayores.

Quizá se podría explicar esta tendencia en relación a la distancia, en función de los daños mecánicos producidos por la frecuente caída del ramaje distal del árbol, que es mucho más fino y débil que el más cercano al tronco del *éste*. El borde del árbol sería entonces una zona de mayor riesgo de mortalidad que las intermedias y las más cercanas al tronco, para las plántulas que están creciendo bajo su ramaje.

3 . Sobrevivencia y crecimiento en las condiciones estables y perturbadas

3.1 Sobrevivencia

La tabla 11 presenta el dato correspondiente al porcentaje de mortalidad total en cada concidi6n ambiental, siendo la dife-

Tabla 11.- Porcentajes de mortalidad registrados a los nueve meses de observaciones, para las diferentes condiciones ambientales.

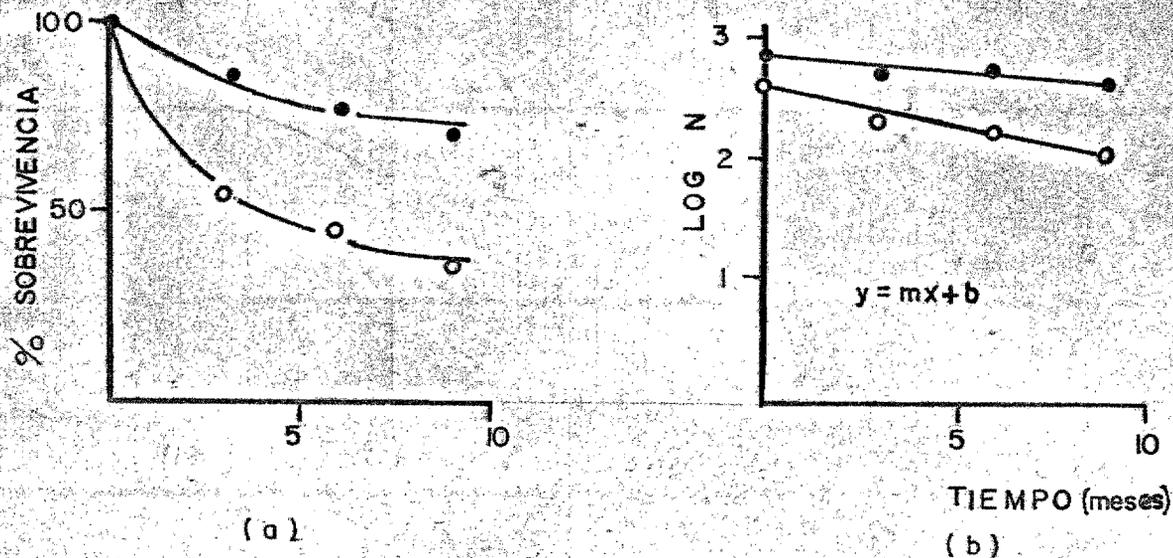
Condición ambiental	Mortalidad (%)	n
Estable	27.52	1944
	*	
Perturbada	62.65	972

* Diferencias significativas a $P < 0.01$

rencia entre éstos de alrededor del 35%; el porcentaje de mortalidad encontrado en los sitios perturbados, es significativamente mayor que el de los sitios estables, tendencia que se ha venido observando en forma consistente a través de los análisis de los efectos de la densidad y la distancia al progenitor.

La figura 14 muestra las curvas de sobrevivencia correspondientes a las dos condiciones ambientales, ajustándose muy bien a una función exponencial negativa.

Es importante hacer notar que la germinación de las semillas se lleva a cabo en un período que comprende alrededor de tres semanas después de su caída. Si se prolonga la curva de sobrevivencia al período de germinación (el cual viene a ser del 30 al 50% aproximadamente; aún no se tienen datos precisos acerca de ello), la curva que se obtendría representaría un ángulo de un poco más de 90° (figura 15); en las fases iniciales de esta curva se presenta una alta mortalidad concentrada en un período muy corto, después del cual la tasa de mortalidad tendería a ser constante, como de hecho sucede. El punto en el que el cambio en la tasa de mortalidad es muy brusco, corresponde con el vértice del ángulo. Precisamente, este punto representaría el número de individuos reclutados. Esto estaría indicando que la mayor mortalidad ocurre en las etapas de emergencia, como se esperaría.



● Sitios normales
○ Sitios perturbados

Figura 14.-Curvas de sobrevivencia para plántulas de N. ambigens, en condiciones normales y de perturbación. Los parámetros de la figura (b) son: (●) $r = -0.986$, $b = 2.8$, $m = -0.0159$, $P < 0.05$
(○) $r = -0.9713$, $b = 2.6$, $m = -0.0447$, $P < 0.05$

donde r = coeficiente de correlación lineal
 b = ordenada al origen
 m = pendiente de la recta
 P = nivel de significancia

En la figura 15a se han graficado los datos provenientes de registros efectuados en condiciones naturales, tanto de las densidades de frutos en el suelo como de plántulas establecidas. A partir de los datos de la tabla 11 se estimó una germinación máxima (del promedio de las mayores densidades de frutos por metro cuadrado en el suelo y del promedio de las máximas densidades de plántulas presentes).

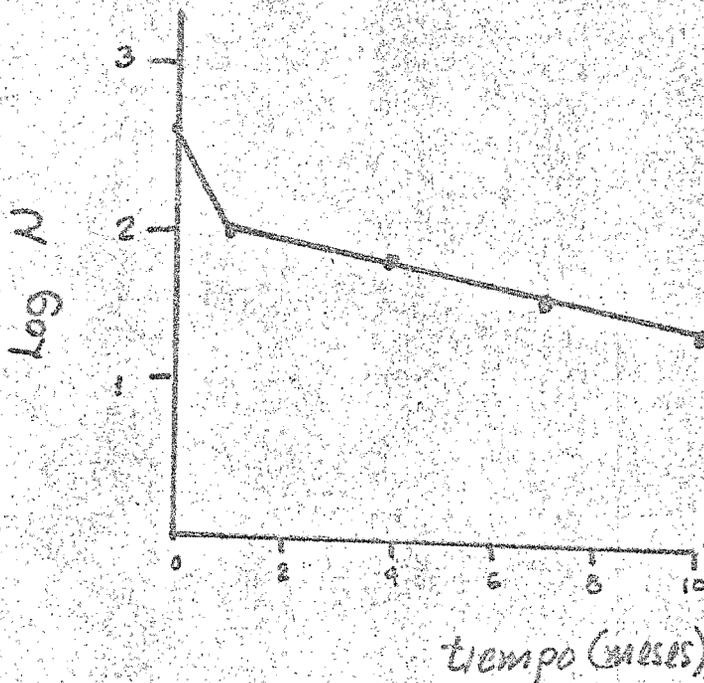


Figura 15a.- Curva de sobrevivencia a partir del número de frutos por metro cuadrado ($t=0$). El punto correspondiente al primer mes, representa el número máximo (promedio) de plántulas encontradas en el suelo, el cual es igual a la máxima densidad usada en el experimento. Los datos de los frutos y las plántulas no corresponden al mismo año; los registros de las plántulas ($t=1$) provienen de los años de 1975 y 1976 (Piñero y Sarukhán), los de los frutos, del año de 1977 y los puntos restantes son los obtenidos para este experimento en condiciones de alta densidad..

3.2. Cambios en biomasa

Las diferencias entre las relaciones peso seco final (gramos)/ peso seco inicial (gramos) de los sitios estables y perturbados, se muestran en la tabla 12; a partir de los tres meses se advierte una diferencia que se va incrementando hasta que el peso seco neto de un individuo promedio del sitio perturbado, es casi el doble del que presenta un individuo promedio en los sitios estables. El peso seco en los sitios estables es cada vez menor, mientras que en los sitios abiertos se incrementa con el tiempo. La figura 15b representa las diferencias crecientes entre los dos cocientes, y al parecer el incremento toma la forma exponencial.

En los sitios perturbados la mayor mortalidad se ve compensada por una mayor tasa de crecimiento, debido posiblemente a la presencia de luz en mayor cantidad.

3.3 Cambios en el área foliar

La dinámica del área foliar a los nueve meses de observaciones, se encuentra sintetizada en la tabla 13. Primeramente, se observa que el AFX presente/individuo, en el momento de la última cosecha es semejante en los dos sitios, sucediendo algo similar con el número de hojas presentes; las plántulas de los sitios perturba-

Tabla 12.- Relación $\text{PSF}(\text{gr}) / \text{PSI}(\text{gr})\bar{X}$ en las dos condiciones ambientales y en el tiempo.

Condición	Tiempo (meses)		
	3	6	9
Normal	0.76	0.69*	0.67*
Perturbada	0.86	0.94	1.22

* Diferencias significativas a $P < 0.05$

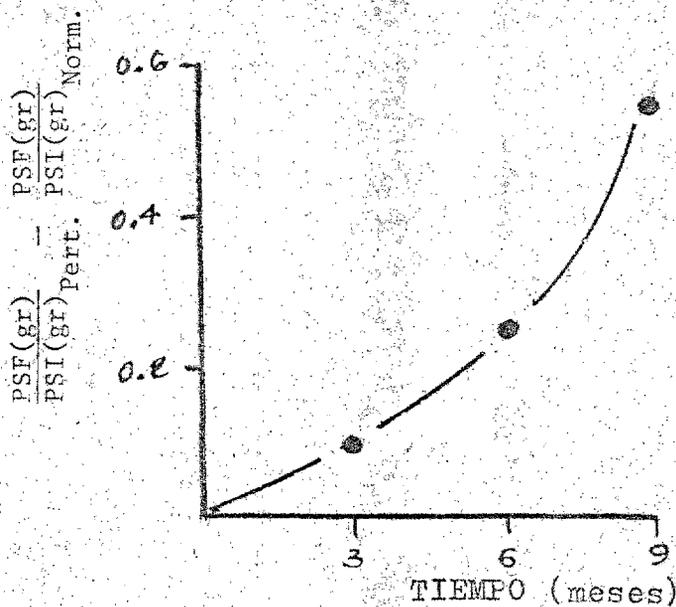


Figura 15b.- Incremento de la diferencia entre las dos cocientes de peso seco de los dos grupos de transectos.

dos tienen un peso mayor, pero éste, aparentemente, no está representado por las hojas (ni en área foliar ni en número).

El número de hojas producidas en promedio por individuo, sí es significativamente mayor en las zonas perturbadas. Cada individuo que crece en un lugar abierto, produce en promedio tres hojas más que las plántulas que están bajo condiciones estables; muy probablemente, esta cifra esté por debajo de la real, puesto que el número de individuos que presentaban reiteraciones (el meristemo apical roto o comido, y alguna yema latente en la parte inferior del tallo se activa y se desarrolla otro tallo a partir de ella) es mucho mayor que en los sitios perturbados. El número total de hojas producidas por ese primer tallo no se puede determinar en la mayoría de los casos.

Si se conoce el área foliar promedio por individuo se puede calcular el área foliar total producida. Para esto se ensayó una relación entre el área foliar por individuo y por hoja en los diferentes intervalos de tiempo con el objeto de averiguar si las primeras hojas producidas eran mayores o menores que las subsiguientes. Se encontró que este parámetro fue bastante constante a través de los nueve meses de observaciones, por lo que se promedió el $AF/ind/hoja$ de las tres cosechas para cada transecto y después se promediaron las correspondientes a los sitios estables y perturbados, obteniéndose tal y como se esperaba un valor muy semejante.

Una vez realizado esto, se multiplicó este parámetro por el número total de hojas producidas (número de cicatrices foliares (hojas producidas) más las hojas presentes) dando el valor del área foliar total producida en promedio por un individuo a los nueve meses. Este parámetro, obviamente fue mayor en los sitios perturbados (tabla 13).

Sabiendo el número total de hojas producidas en un intervalo de tiempo, es fácil averiguar cuál es la vida media de las hojas de la plántula. Las hojas de un individuo bajo condiciones normales, es de aproximadamente 3 meses, mientras que la de las hojas de un individuo bajo condiciones de perturbación natural, es cercana al mes y medio (tabla 13).

Tal y como muestran los resultados, los individuos que se desarrollan en condiciones de perturbación, pierden y producen más hojas, dando como resultado una tasa de reposición de hojas mayor; esto lo pueden hacer gracias a que el recurso limitante en las condiciones estables (luz) no es limitante en el caso de ellos.

Las plántulas de los sitios perturbados tienen una tasa de fotosíntesis mayor, lo que trae como consecuencia una tasa de crecimiento también mayor que se refleja en un número más grande de hojas producidas que han ayudado a acumular más biomasa en los tallos y raíces. En este punto, es adecuado hacer mención al uso del peso de la semilla por la plántula en las dos condiciones ambientales.

Tabla 13- Dinámica del Area Foliar a los nueve meses de observaciones

Parámetro	Condición ambiental		Diferencias
	Estable	Perturbada	
A F \bar{X} /ind. (cm ²)	37.27	30.64	N.S.
No. hojas presentes \bar{X} / ind.	2.47	2.50	N.S.
No. hojas producidas \bar{X} /ind. (antes de la cosecha)	1.003	4.070	S*
No. total de hojas producidas por individuo	3.36	6.45	S*
Individuos con reiteración (%)	8.38	31.48	S*
A F \bar{X} /ind/hoja (cm ²) \bar{X} de las tres cosechas	14.26	15.24	N.S.
A F total (cm ²) producida/ind, **	48	90	
Vida media de las hojas (meses)	2.68	1.40	

* Diferencias significativas a P<0.01

** Dato obtenido a partir del número total de hojas producidas y del área foliar promedio por individuo por hoja

El tamaño de la muestra y el valor de la varianza, en la tabla 2 del apéndice,

La figura 16, muestra las proporciones (con respecto al peso total de la plántula), distribuidas en cada parte de ella*. Se observa que mientras que la proporción del peso seco de la semilla disminuye, la de las otras tres partes aumenta, siendo la proporción dedicada al tallo la que muestra mayor incremento, debido a que en el tallo permanecen las estructuras ya muertas (vasos de conducción de las hojas) y la proporción destinada a las hojas, disminuye o no aumenta, porque son estructuras que se pierden. En este diagrama, los datos de pesos secos se obtuvieron de las cosechas correspondientes, o sea, son los datos de la biomasa en pie. Si se tiene en cuenta la aclaración hecha al pie de la hoja, las proporciones de biomasa en pie, son semejantes en las dos condiciones.

La figura 17, presenta los diagramas del uso del peso de la semilla, en las partes producidas en total, durante los nueve meses del experimento. Las proporciones, con respecto a la figura anterior son diferentes; en este caso, la proporción destinada a las hojas es cada vez mayor y representa un hecho cierto. El total de las hojas producidas (peso seco) se obtuvo por medio de la correlación entre el peso seco de las hojas y su correspondiente área foliar (coeficiente de correlación lineal = 0.88, ordenada al origen = 4.16,

* En el diagrama de los sitios estables, el tiempo corresponde al estado más temprano en que fueron colectadas las plántulas y por lo mismo muestra una proporción tan pequeña en hojas y la mayoría en semilla. Lo que se quiere decir es que los tiempos cero para cada diagrama están desfasados en tiempo real aprox. un mes; el tiempo real correspondería a 10 meses y el último mes estaría ocupado por la última columna de los sitios perturbados.

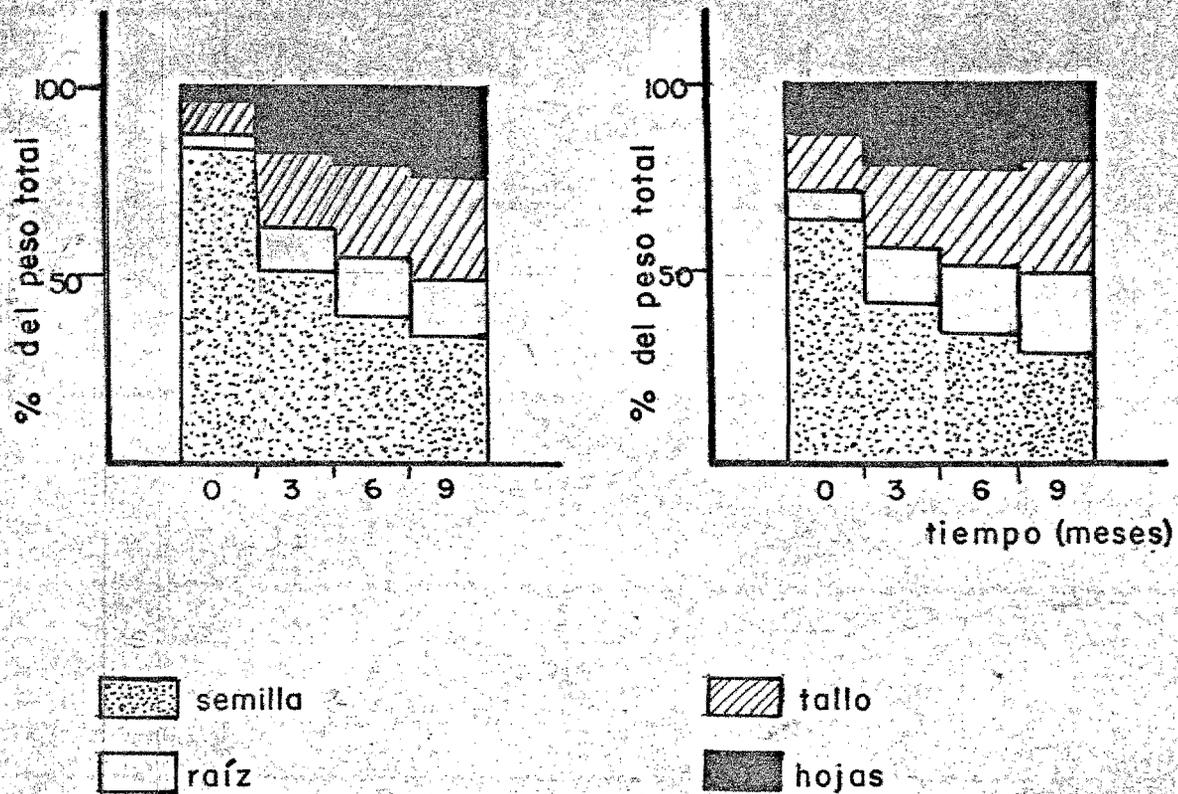
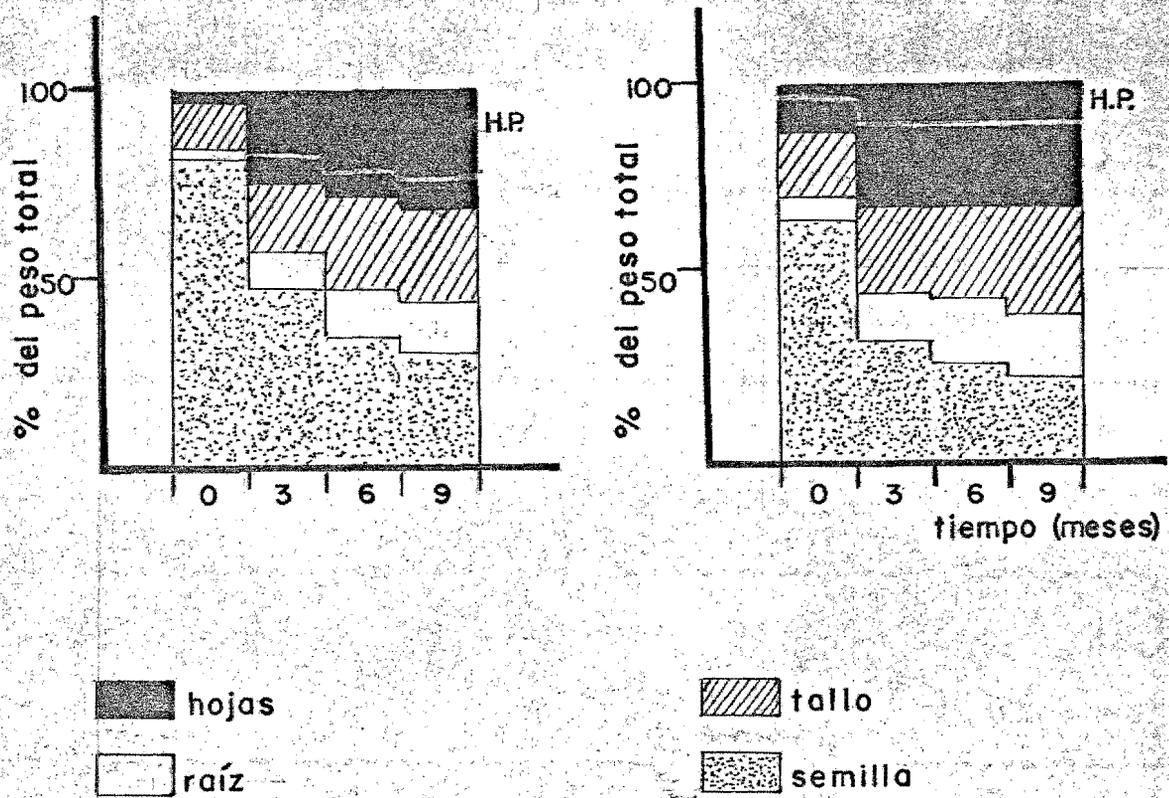


Figura 16.-Proporción del peso total dedicado a cada parte de la plántula. "Diagrama del uso del peso de la semilla". Proporciones obtenidas de la biomasa en pie.



Figural7.- Proporción del peso total dedicado a cada parte de la plántula. "Diagrama del uso del peso de la semilla". Proporciones obtenidas de la biomasa total producida.
 H.P.= hojas en pié

pendiente de la recta= -243.3 y con un límite de confianza mayor del 99.5%. Claramente, el diagrama de peso seco total producido es más representativo que el que se obtiene con la biomasa en pie. En esta figura también se señala la proporción del peso seco dedicada a las hojas en pie. La proporción del área foliar perdida es mucho mayor en los sitios perturbados que en los sitios estables, como se observa por igual en la tabla 12. Esta proporción destinada a hojas que ya no existen ha redituado en más biomasa para estructuras como el tallo y la raíz.

A pesar de que los pesos absolutos son diferentes entre las dos condiciones, de nuevo se aprecia que la proporción entre partes es semejante; pareciera existir una proporción, llamémosle "óptima", para la mejor explotación de los recursos, no importando mucho, aparentemente, la condición en que las plántulas se encuentren. En el caso de los sitios perturbados, independientemente de contar con más biomasa absoluta, las plántulas no sostienen un número mayor de hojas (en proporción) que los individuos de los sitios estables (tabla 13).

La proporción del peso seco total dedicada a cada parte de la plántula, ^{quita} sea diferente en una comunidad templada y en una tropical. Los resultados obtenidos por Ovington y McRae (1960), para plántulas de Quercus petrea, muestran que la proporción dedicada a la

raíz se incrementa en el tiempo a costa de la dedicada a las hojas. Los resultados para Nectandra ambigens sugieren la tendencia opuesta: incrementar el peso de las hojas a costa de la proporción dedicada a la raíz. Piñero, (1979), encontró la misma situación para individuos de poblaciones de una palma del estrato inferior de la misma selva en donde habita Nectandra ambigens; menciona que si comparamos plantas tropicales y de zonas templadas, en las primeras las presiones selectivas serán mayores sobre las estructuras fotosintéticas, mientras que en las segundas, las presiones actuarán sobre las estructuras de establecimiento y perennación. En las comunidades templadas, es necesario sobrevivir al período desfavorable y la proporción de la raíz no puede cambiar tan fácilmente, puesto que las probabilidades de sobrevivencia serían menores; en ambientes tropicales, el factor limitante para especies que crecen bajo la sombra, es la luz, y la proporción dedicada a las hojas debe ser incrementada o constante al menos.

En este momento, se tiene a un factor que puede ser el responsable de las mayores tasas de crecimiento y de la mayor biomasa producida en un sitio de perturbación natural, resultados que concuerdan con los trabajos citados en los antecedentes (Whitmore, 1975); Richards, 1957; Hartshorn, 1978; Hallé, Oldeman & Tomlinson, 1978; Hett & Loucks, 1971; Wyatt-Smith, 1968) y muy probablemente este en

Íntima relación con la mortalidad de las plántulas, en el sentido de que la carencia de la luz, a la larga termina por conducir a las plántulas a la muerte, por exhaustión de sus reservas en la semilla.

En la siguiente sección quizá se puedan sugerir otras causas de mortalidad para tratar de explicar los bajos valores de sobrevivencia en los sitios perturbados.

4 . Efecto de la exclusión a posibles depredadores

4.1 En la sobrevivencia

La exclusión de cuadros de plántulas por medio de las "jaulas", mostró resultados muy interesantes. Los porcentajes de mortalidad en los 12 meses de observaciones en sitios y en condiciones de exclusión, son muy semejantes a los obtenidos para los experimentos de los transectos, pero la mortalidad en los cuadros excluidos, es mucho menor que cualquier otra registrada, sugiriendo que la protección dada por la jaula, confiere una mayor probabilidad de sobrevivencia.

La mayor mortalidad se presenta en los cuadros no excluidos del sitio perturbado y es significativamente diferente a la de los cuadros excluidos en su mismo sitio (50% de diferencia). Esta, a la vez, es diferente en forma estadística de la presentada por los

Tabla 14.- Porcentajes de mortalidad en los sitios de exclusión a los depredadores.

SITIO NORMAL		SITIO PERTURBADO	
Condición cuadros		Condición cuadros	
Ex.	No Ex.	Ex.	No Ex.
12.5 *	38.88**	11.11 *	62.27**

* Diferentes entre sí en forma significativa a $P < 0.01$

** Diferentes en forma significativa a $P < 0.01$

N total = 72 x 4

Tabla 15.- Relación PSF(gr) / PSI(gr) para las plántulas de los sitios de exclusión a depredadores.

SITIO NORMAL		SITIO PERTURBADO	
Cuad. Exc.	Cuad. No Exc.	Cuad. Exc.	Cuad. No Exc.
0.6753*	0.6721	0.9587*	1.0872
n = 9	n = 6	n = 13	n = 1

* Diferencias significativas a $P < 0.05$

cuadros no excluidos del sitio normal (tabla 14). En este sitio estable, vuelven a ser diferentes los porcentajes entre las condiciones excluida y no excluida, pero los cuadros excluidos no son diferentes en su mortalidad, de los cuadros excluidos del sitio perturbado. Esto confirma el hecho de que la jaula es un excelente protector.

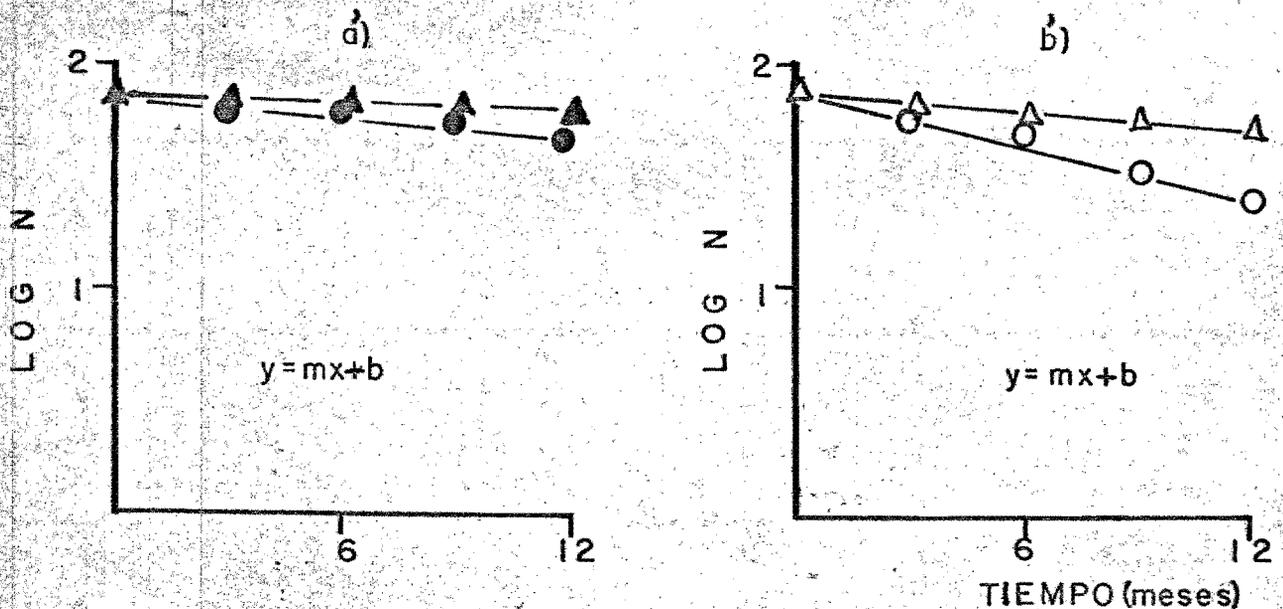
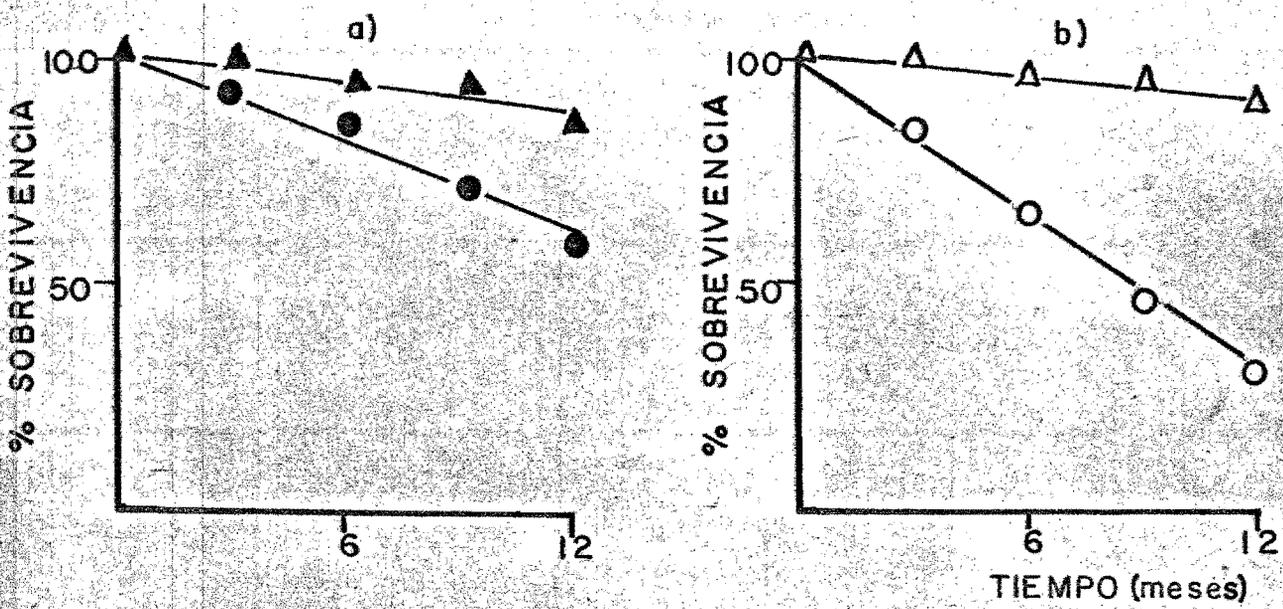
Las curvas de sobrevivencia aparecen en la figura 15, a lo largo de los doce meses de observaciones y para las cuatro condiciones. Una vez más, la forma de la curva se ajusta perfectamente a la de una exponencial negativa (figuras a' y b').

La menor mortalidad observada en los cuadros excluidos de las dos condiciones, puede sugerir dos posibles causas de mortalidad: los daños mecánicos accidentales y la depredación.

Para poder desechar en forma absoluta la posibilidad de la depredación, habría sido necesario diseñar un experimento en el cual se dejara abierta la posibilidad de depredación, pero que existiera otra condición en la que se excluyeran las plantas del depredador, pero no de los daños accidentales (por ejemplo, agregar a lo ya diseñado unas jaulas sin techo).

Algo que sí se puede asegurar, es que en caso de que la mortalidad se deba a depredación, el depredador debe ser un vertebrado, muy probablemente (no pasó a través de la malla de la jaula).

Otras condiciones que debería de cumplir, serían las de ser "no sensible a la distancia y a la densidad", ya que los sitios de exclusión no estaban colocados en la vecindad inmediata de un



- Sitio normal, no excluído
- ▲ " " excluído
- " perturbado, no excluído
- △ " " excluído

Figura 18.- Curvas de sobrevivencia para plántulas de N. ambigens, en dos condiciones ambientales diferentes y bajo la variable de exclusión. Los parámetros de a) y b) son: ● => $r=-0.95$, $b=1.87$, $m=-0.0163$ y $P<0.05$; ▲ => $r=-0.90$, $b=1.85$, $m=-0.0047$ y $P<0.05$; ○ => $r=-0.98$, $b=1.87$, $m=-0.0343$ y $P<0.05$; △ => $r=-0.86$, $b=1.86$, $m=-0.006$ y $P<0.05$.

árbol adulto y la mortalidad no se concentró en ninguna categoría de densidad (esto quedó demostrado claramente con los experimentos de los transectos), y además tendría que haber actuado en forma muy similar en todos los sitios de experimentación en condiciones normales y lo mismo para las condiciones perturbadas, puesto que la mortalidad es diferente en los dos casos.

Insistiendo en la idea de los daños mecánicos accidentales, puede decirse que éstos serían más numerosos y de mayores consecuencias en las zonas perturbadas; la lluvia y partes vegetales que caen lo hacen de manera directa sin las capas de vegetación de los estratos medios. Esto concuerda con los datos obtenidos puesto que la mayor mortalidad se presenta en los sitios abiertos y, la menor en los cuadros excluidos.

La mortalidad registrada por daños mecánicos detectables (principalmente caída de grandes ramas, pedazos de tronco y hojas de palma) fue alrededor del 18% de la mortalidad total. Los daños no detectables serían aquellos ocasionados por lluvia o partes vegetales más pequeñas, que lo que hacen es romper las hojas, desprenderlas del tallo e incluso romperlo; durante el registro aparecía el tallo seco en algunas ocasiones, y en la mayoría de los casos, la plántula había desaparecido.

La otra manera en la que los daños mecánicos podrían causar

la muerte en las plántulas sería de una forma un tanto indirecta: al perder parte de sus hojas o la totalidad de ellas, la plántula agota las reservas de su semilla más rápidamente que aquéllas que no han sido dañadas (el caso ilustraría también los daños por depredación) y mueren después de un corto tiempo, puesto que en las condiciones normales es difícil y costoso reponer una hoja perdida.

En los sitios perturbados, los daños serían más frecuentes y las plántulas perderían más sus hojas y lo harían en menos tiempo, lo cual sucede realmente; las que logran sobrevivir, presentan un número mayor de cicatrices foliares y han logrado persistir porque mientras que el daño no sea muy grave, pueden reponer las pérdidas más o menos rápidamente dadas las mejores condiciones de iluminación.

En épocas de "nortes", de noviembre a mayo, las lluvias y las caídas de partes vegetales se intensifican, e incluso, la lluvia puede llegar a arrastrar a plántulas que no estén bien fijas al suelo o que estén ya dañadas. Esto podría explicar el gran número de plántulas desaparecidas, sobre todo en los sitios perturbados, que presentan pendiente.

Un factor bien importante que podría ser causante de una parte de la mortalidad registrada, es el parasitismo en el fruto o semilla de la plántula, restando vigor al individuo.

Cuando los frutos caen al suelo, ya se encuentran parasitados por la larva de un díptero de la familia Stationomyidae (Ptecticus cyanifrons Rodan) que probablemente ovoposita en los frutos en el árbol en un estado temprano del desarrollo de éstos. De las plántulas que fueron introducidas, un 46% (promedio de todos los sitios) mostraban el orificio de salida de la larva.

En la primera cosecha de un sitio estable, del 43% inicial, se cosecharon el 23% de plántulas con orificio., lo que pudiese indicar que en lo primeros tres meses, un 20% de la mortalidad registrada se debe a que las plántulas parasitadas en su semilla, murieron prematuramente a causa de la pérdida de reservas por el parasitismo de la larva.

Si sumamos el 18% de muertes por accidentes detectados y el 20 % de plántulas muertas por pérdida del vigor a causa de parasitismo, se tiene un 38% de la mortalidad de la población con posible explicación, pero el 62% de la mortalidad restante no tiene aún una explicación satisfactoria.

Puede pensarse que la manipulación al coleccionar o al sembrar las plántulas haya influido en la probabilidad de sobrevivencia de ellas, pero si se comparan los porcentajes de mortalidad obtenidos con los porcentajes de mortalidad registrados por Sarukhán (1979) para plántulas de la misma especie, se verá que en ningún caso, la mortalidad de los sitios estables de este experimento, excede a la

Tabla 10.- Dinámica del Area Foliar a los doce meses de observaciones en los sitios de exclusión a depredadores.

Parámetro	Sitio estable		Sitio perturbado	
	Excluidos	No excluidos	Excluidos	No excluidos
No. hojas X/ind.	2.2 n=10 S=0.40	1.75 n=8 S=0.50	2.35 n=14 S=1.47	2 n=8 S=0.57
AP X/ind/hoja	16.38 n=10 S=32.58	13.63 n=8 S=144.65	18.36 n=14 S=99.88	15.53 n=7 S=119.20
No de hojas producidas X por individuo	2.05 n=12 S=0.69	3.5 n=8 S=1.71	2.16 n=11 S=1.85	3.39 n=7 S=2.47
No. total de hojas producidas X por individuo	4.16	5.5	4.26	5.14
Individuos con reiteración (%)	8.3 n=12	12.5 n=8	8.3 n=11	28.5 n=7

En ningún caso se encontraron diferencias significativas

mortalidad que presentan las plántulas en las condiciones naturales y en sitios de observación permanente. Quizá este porcentaje restante, pudiera ser achacado, en su mayor parte, a los daños físicos, que incluirían también el pisoteo por animales más o menos grandes.

4.2 Cambios en la biomasa

Por lo que se refiere a cambios netos de peso seco, la tabla 15 muestra que no hay diferencias entre las condiciones excluida y no excluida en cada uno de los sitios; en los lugares perturbados, el peso seco neto es mayor que en los sitios estables, pero probó ser diferente sólo para la condición excluida y su correspondiente en el sitio estable. Se muestra una tendencia a que el peso sea mayor en la condición perturbada no excluida, pero esta condición comprende sólo un dato en la última cosecha.

4.3 Cambios en el área foliar

La tabla 15, sintetiza la dinámica del área foliar a los doce meses de observaciones. Sucede algo parecido a el caso de los cambios en biomasa; se vislumbran tendencias, pero estadísticamente no existen diferencias.

Resumiendo las observaciones anteriores, se puede afirmar lo siguiente: la densidad no juega un papel importante en la mortalidad de las plántulas de N. ambigens. Con ésto no se rechaza la posibilidad de que la densidad pudiera determinar la mortalidad en etapas posteriores. Hace falta relizar estudios con un tiempo mayor de duración, para abarcar la mortalidad total de una cohorte de plántulas, la cual probablemente suceda en no muchos años, puesto que los estados juveniles están ausentes de la población.

Las curvas teóricas de Janzen acerca de la sobrevivencia de plántulas, en relación a la distancia del árbol progenitor, no se apegan a las tendencias observadas en las curvas de ésta especie.

Estas tendencias de las diferentes variables en relación a la distancia del árbol madre, son un poco confusas y no existe cierto patrón generalizado para los sitios normales y perturbados, sino que cada condición muestra un comportamiento diferente. La explicación satisfactoria de tales tendencias, se complica enormemente por la falta de trabajos acerca de los posibles depredadores de las plántulas y la carencia del conocimiento sobre la biología de la especie misma.

Los experimentos analizados por condiciones ambientales, demostraron que la luz es un factor determinante en la dinámica de la población de plántulas. La luz es necesaria para el

crecimiento de plántulas de especies primarias demandantes de luz, una vez que se han establecido en la sombra (Richards, 1957; Whitmore, 1978). Muy probablemente el mecanismo de regeneración de esta especie, sea el de reemplazamiento del árbol viejo o adulto, que al caer enfermo o dañado, "libera" a las plántulas que se encuentran a su alrededor, las que al recibir más luz, comienzan a crecer rápidamente hasta que alguna o algunas de ellas alcancen la edad reproductiva. De esta manera, se puede pensar que los claros sean determinantes en el crecimiento y desarrollo de las plántulas de N. ambigens.

La distribución de peso seco en cada parte de la plántula, sugiere que en las comunidades tropicales, las plantas que viven en los estratos bajos, incrementen la proporción dedicada a las hojas, a costa de la dedicada a la raíz.

Las causas de mortalidad se han relacionado con los daños físicos (combinados con la cantidad de reservas restantes en la semilla) y con la depredación, para las plántulas de esta especie.

Al parecer, la manipulación y la introducción de las plántulas no afectó su tasa de mortalidad; en las observaciones de Sarukhán (1979) las que se efectuaron en condiciones naturales, en sitios de observación permanente, la mortalidad es semejante a

la obtenida para los sitios experimentales estables. de tal manera que sólo se conocen, a ciencia cierta, dos posibles factores de mortalidad detectables : el parasitismo de un Díptero sobre la semilla y los daños mecánicos, los que suman un porcentaje del 38% de la mortalidad total. La carencia de luz también es un factor indirecto de mortalidad.

Un modelo razonable por el que se produjera la mortalidad en las poblaciones de plántulas, sería el siguiente: las plántulas introducidas mostraban una distribución normal en cuanto al peso seco (datos de las muestras); la mayor parte de ese peso correspondía a la semilla. Si se piensa que los daños físicos son causados al azar y cada individuo tiene la misma probabilidad de ser dañado, después de un tiempo, los individuos sobrevivientes serían los que no han sido dañados (que podrían presentar un peso seco menor o mayor, los que no fueron parasitados en su semilla por las larvas de Díptero, o los que fueron dañados, pero dadas las mayores reservas en sus semillas más grandes, sobreviven aunque con un peso bajo. La densidad podría acelerar el proceso de agotamiento de las reservas, en caso de que existiera interferencia entre las plántulas. (Los resultados de este estudio no apoyarían esta idea , cuando menos en el primer año de vida).

En esta forma, la mortalidad sería muy semejante en cualquier sitio estable de la comunidad. Los resultados obtenidos coinciden con esta idea, pues los porcentajes de mortalidad en los tres transectos en condiciones "estables", muestran mortalida-

des muy semejantes en los diferentes intervalos de tiempo y entre ellos mismos (apéndice).

En los sitios perturbados, los daños físicos producidos por la caída de partes vegetales, debería sumarse con los daños ocasionados por el arrastre de lluvia (En el sitio con mayor pendiente se presentó la mayor mortalidad). En este caso, los sobrevivientes estarían determinados por la capacidad individual para producir hojas nuevas. La vida media de las hojas es la mitad de la vida media de las hojas de plántulas en condiciones estables (presumiblemente dada por la mayor cantidad de eventos de daños físicos); sería un poco difícil relacionar el tamaño de la semilla con los sobrevivientes, puesto que la accesibilidad a la luz, les confiere independencia de las reservas de sus semillas, salvo en la época en que la plántula no tiene hojas.

Indudablemente, se requieren de estudios mucho más completos y por un tiempo mayor, para poder dilucidar claramente los factores de mortalidad en las poblaciones de plántulas; estudios del establecimiento y la dinámica, relacionados con el tamaño de la semilla y otros factores del medio ambiente ("sitio seguro", por ejemplo, así como el estudio experimental de los daños físicos provocados intencionalmente y de la densidad en el crecimiento y sobrevivencia, se tienen planeados para esta especie. Dichos estudios, en unión de los demográficos que ya se están llevando a cabo, hablarán claramente de los factores determinantes del ta-

maño y comportamiento poblacional en las diferentes fases del ciclo de vida de esta especie.

En la opinión de Stebbins, los avances más significativos en el entendimiento de las tendencias evolutivas de las angiospermas, resultarán a partir de estudios comparativos en la ecología, fisiología y dispersión de las semillas, y del establecimiento y crecimiento de las plántulas.

CONCLUSIONES

- 1) La mortalidad de las poblaciones de plántulas de Nectandra ambigens en su primer año de vida, no se produce por aclareo dependiente de la densidad, en las condiciones experimentales analizadas.
- 2) En las condiciones de perturbación natural (dosel abierto por la caída de un árbol) las plántulas presentan una mayor tasa de crecimiento, mayor tasa de mortalidad y una menor vida media de las hojas, con respecto a las plántulas creciendo en las condiciones normales de la selva.
- 3) Se sugiere que los daños físico (mecánicos) sean el principal factor de mortalidad en estas poblaciones de plántulas, aunque no se excluye la posibilidad de que dicha mortalidad se deba a la depredación.
- 4) En las condiciones ambientales estables, la mortalidad es mayor en las zonas más alejadas del árbol progenitor, en las que se presenta una mayor tasa de crecimiento. La mayor sobrevivencia se encuentra en la zona intermedia.

BIBLIOGRAFIA

- Barnad, R.C. 1956 Recruitment, survival and growth of timber tree seedlings in natural tropical rain forest. Malayan Forester. 19: 156-161.
- Black, J.N. 1956. The influence of seed size and depth of sowing on pre-emergence and early vegetative growth of subterranean clover (Trifolium subterraneum L.) Aust. J. Agric. Res. 7: 98-109.
- Caruso, J.L. 1970. Early seedling survival of Melilotus in bluegrass sod. Ecology. 51: 553-554.
- Del Amo, R.S. 1978. Crecimiento y Regeneración de especies primarias de Selva Alta Perennifolia. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Edwards, A.W.A.; F.A. Ekechukwu and O. Ogontuyo. Germination, growth and survival in two tree species Albizia glaberrima and Cassia manii, and herbaceous species Argeratum conyzoides. (Mimeografiado)
- Friedman, J. 1971. The effect of competition by adult Zigophyllum dumosum Boiss on seedlings of Artemisia herba-alba Asso, in the Negev Desert of Israel. J. Ecol. 59: 775-782.

Friedman, J. and G. Orshan. 1975. The distribution, emergence and survival of seedlings of Artemisia herba-alba Asso in the Negev Desert of Israel in relation to distance from the adult plants. J. Ecol. 63: 627-632.

Grime, L.P. and D.W. Jeffrey. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. J. Ecol. 53: 621-642.

Hallé, F., R.A.A. Oldeman and P.B. Tomlinson. 1978. An Architectural Analysis. Springer Verlag, Berlin.

Hett, J.M., and O.L. Loucks. 1971. Sugar Maple (Acer saccharum Marsh.) seedling mortality. J. Ecol. 59: 507-520.

Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press. London.

Harper, J.L. 1967. A Darwinian Approach to Plant Ecology. J. Ecol. 55: 242-270.

Harper, J.L. and R.A. Benton. 1966. The Behavior of Seeds in Soil. II.- The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate. J. Ecol. 54:151-166.

Harper, J.L., P.H. Lovell and K.G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1:219-225.

- 78
- Harper, J.L. and I.H. McNaughton. 1962. The comparative biology of closely related species living in the same area. VII. Interference between individuals in pure and mixed populations of Papaver species. New Phytol. 61: 175-188.
- Harper, J.L. and M. Obeid. 1967. Influence of seed size and depth of sowing on the establishment and growth of varieties of fiber and oil seed flax. Crop. Sci. 7: 527-532.
- Harper, J.L., J.T. Williams and G.R. Sagar. 1965. The Behavior of Seed in Soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment on plants from seeds. J. Ecol. 53: 273-286.
- Hartshorn, G.S. 1972. The Ecological Life History and Population Dynamics of Pentaclethra macroloba, a tropical Wet Forest Dominant and Stryphodendron excelsum, an occasional associate. Ph. D. Dissertation. University of Washington.
- Hartshorn, G.S. 1978. Tree falls and tropical dynamics. in: Tropical Trees as Living System. Tomlinson and Zimmermann (Eds.) Cambridge University Press.
- Huiskes, A.H.L. 1971. The natural establishment of Ammophila arenaria from seed. Oikos 29:133-136.
- Janzen, D.H. 1971. Escape of juvenile Dioclea megacarpa (leguminosae) vines from predators in a deciduous tropical forest. Amer. Nat. 105: 97-112.

- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. Amer. Nat. 104:501-528.
- Koyama, H. and Kira, T. 1956. Intraspecific competition among higher plants. VIII. Frequency distribution of individual plant weight as affected by - the interaction between plants. J. Inst. - Polytech. Osaka Cy. Univ. 7: 73-94.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. En: Re-generación de Selvas. Gómez-Pompa et al (E-ditores) CECSA, México, 31-69.
- McMillan, C. 1971. Environmental factors affecting seedling - establishment of the black mangrove on the central Texas coast. In: Ecology 52:927-930.
- Miles, J. 1973. Early mortality and survival of self-sown -- seedlings in Glenfeshie, Invernesshire. J. Ecol. 61: 93-98.
- Miles, J. 1974. Effects of experimental interference with Stand structure on establishment in Callunetum. J. Ecol. 62: 675-687.
- Ng, F.S.P. 1973. The fruits, seeds and seedlings of Malayan - Trees. I-IX Malay. Forester. 38 (1): 33-99.
- Ng, F.S.P. 1978. Strategies of establishment in Malayan Forest Trees. In: Tropical Trees as Living System. Cambridge University Press. Edited by P.B. Tomlinson and M.H. Zimmermann.

Miranda, F. y Hernández, F. 1963. Los Tipos de Vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México (28): 29-60.

Orians, G. et al. 1974. Tropical Population Ecology. In: Fragile Ecosystem. Evaluation of Research and Applications in the Neotropics. Edited by E.G. Farnworth & F.B. Golley, Springer Verlag, Berlin.

Ovington, J.D. and MacRae, C. 1960. The Growth of Quercus petraea seedlings. J. Ecol. 48: 549-555.

Peterken, G.F. 1966. Mortality of Holly (Ilex aquifolium) seedlings in relatio to natural regeneration in the New Forest. J. Ecol. 54: 259-269.

Pennington, T.D., y Sarukhán, J. 1968. Manual para la identificación de los principales Arboles Tropicales de México. INIF, México.

Philip, M.S. 1967. The Dynamic of Seedlings Populations in a Moist Semi-Deciduos Tropical Forest in Uganda, Ninth British Commonwealth Forestry Conference.

Piñero, D., Sarukhán, J. y González, E. 1977. Estudios Demográficos en Plantas. Astrocaryum mexicanum Liebm. I.- Estructura de las Poblaciones. Boletín de la Sociedad Botánica de México (37): 60-118.

Piñero, D. 1979. El presupuesto energético y sus consecuencias demográficas en una palma tropical. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.

Rabinowitz, D. 1978. Mortality and initial propagule size in Mangrove Seedlings in Panama. J. Ecol. 66: 45-51.

Rorison, I.H. 1967. A seedling bioassay on some soils in the Sheffield area. J. Ecol. 51: 217-224.

Ross, M.A. and Harper, J.L. 1972. Occupation of biological - space during seedling establishment. J. Ecol. 60:77-88.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México.

Richards, P.W. 1957. The Tropical Rain Forest. Cambridge -- University Press.

Sarukhán, J. 1978. Studies on the Demography of Tropical Trees. In: Tropical Trees as Living System. Edited by P.B. Tomlinson and H. Zimmermann. Cambridge University Press.

Sarukhán, J. 1979. Demographic Problems in Tropical Systems. (en prensa).

Sen, D.N. 1968. Seed germination and seedling growth in -- Euphorbia caducifolia Haines. Proc. Symp. - Recent. Adv. Trop. Ecol.

Sheldon, J.C. 1974. The Behavior of Seed in Soil III.- The - Influence of seed morphology and the behavior of seedlings on the establishment of plants from surface-lying seeds. J. Ecol. 62: 47-66.

Sokal, P.R. and Rohlf, F.J. 1969. Biometry. W.H. Freeman, San Francisco.

Soto, m. 1976. Algunos aspectos climáticos de la Región de los Tuxtlas. En: Regeneración de Selvas. Gómez-Pompa et al. 70-110. GECSA, México.

Stebbins, G.I. 1974. Flowering Plants. Belknap. Harvard.

Synnot, T.J. 1975. Factors Affecting the Regeneration and Growth of Seedlings of Entandrophragma utile (Dawe & Sprague) Sprague. Thesis for the degree of Doctor of Philosophy. The Makerere University, Kampala.

That Chim, L. and W.Fung On. 1973. Density, recruitment, mortality and growth of Dipterocarp seedlings in -- Virgin and Logged-Over Forest in Sabah. The Malaysian Forester 30: 3-15.

Vázquez-Yañez, C. 1976. Estudios sobre la Ecofisiología de la Germinación en una zona cálido-húmeda de México. En: Regeneración de Selvas (op. cit.)

Whitmore, T. 1975. Tropical Rain Forest of the Far East. Clarendon Press, Oxford.

Whitmore, T. 1978. Gaps in the Forest Canopy. In: Tropical Trees as Living System. (op. cit.)

Wong Fung On, 1973. A study of the growth of the main commercial species in the Segaliud-Lokan F. R. Sandakan, Sabah. The Malayan forester, 36: 20-31.

Wyatt-Smith, J. 1968. Seedling Sapling survival of Shorea -
leprosula, Shorea parvifolia and Koompassia
malaccensis. The Malayan Forester 187-196.

Yoda, K. 1974. Three-dimensional distribution of light intensity
in a tropical rain forest of West Malaysia.
Jap. J. Ecol. 24: 247-254.

Yoda, K., Ogawa, H., and Kira, T. Structure and productivity
of a tropical rain forest in West Malaysia.
(mimeografeado).

Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall Inc., N.J.

Tabla I .- Porcentajes de mortalidad en los diferentes intervalos de tiempo, para las condiciones estables y de perturbación natural.

Condición ambiental	T i e m p o (meses)		
	3	6	9
Estable	14.96	22.33	27.51
	n= 486	n= 486	n= 486
	*	*	*
Perturbación	42.38	52.97	62.65
	n= 324	n= 324	n= 324

* Diferentes entre sí en forma significativa ($P < 0.01$)

Tabla II.- Porcentajes de mortalidad en los diferentes intervalos de tiempo y para las condiciones de exclusión-no exclusión en condiciones ambientales diferentes.

Tiempo (meses)	Condición estable		Condición de perturbación	
	Excl.	No Excl.	Excl.	No Excl.
3	0	4.16	1.38	15.27
6	4.16	12.25	5.55	33.30 *
9	4.16 *	25**	6.94 *	51.38**
12	12.5 *	38.88**	11.11 *	62.27**

* y ** Diferentes entre sí en forma significativa (p 0.01)

n = 72 ind/intervalo de tiempo (18 por tratamiento)

Tabla III.- Relación PSF(gr) / PSI(gr) promedio, para los intervalos de tiempo de 3 a 9 meses de observaciones y para las dos condiciones ambientales.

Condición ambiental	T i e m p o (meses)		
	3	6	9
Estable	0.7714 (n=470)	0.6918 (n=350)	0.6797 (n=258)
		*	*
Perturbación natural	0.7788 (n=77)	0.9304 (n=50)	0.9972 (n=33)

* Diferencias significativas a $P < 0.05$

Tabla IV.- Número de hojas promedio por individuo, en los intervalos de tiempo de 3 a 9 meses, en las diferentes condiciones ambientales.

Tiempo (meses)	C o n d i c i ó n a m b i e n t a l	
	Estables	Perturbada
3	2.48 (n=437)	2.42 (n=87)
6	2.4 (n=387)	2.62 (n=71)
9	2.62 (n=381)	2.32 (n=55)

Tabla V.- Dinámica del Área foliar a los nueve meses de observaciones en los transectos de los sitios "estables" y "no estables".

Parámetro	Condición ambiental	\bar{X}	n	S^2
AF \bar{X} /ind. (cm^2)	N	37.27	381	395.111
	P	30.6375	55	659.999
APF (cm^2) ARI (cm^2) $\frac{Y}{t=9}$ $\frac{Y}{t=3}$	N	1.1394	381	0.3707
	P	0.9703	55	0.6851
No. hojas presentes / individuo	N	2.47	381	1.9
	P	2.50	55	1.55
No. cicatrices foliares presentes (X)	N	1.0028 *	358	1.6655
	P	4.0741	54	4.8623
No. \bar{X} total de hojas producidas	N	3.3683 *	372	2.0769
	P	6.4561	54	6.6811
% de individuos con reiteración	N	8.38 *	358	
	P	31.48	54	

* Diferencias significativas al 0.01 %

N= transectos en condiciones normales

P= Transectos en condiciones de perturbación natural