



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**



**BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM**

**ASPECTOS SINECOLOGICOS DEL PROCESO DE  
RENOVACION NATURAL DE UNA SELVA  
ALTA PERENNIFOLIA**

**TESIS PROFESIONAL**

que para obtener el título de

**B I O L O G O**

p r e s e n t a :

**MIGUEL MARTINEZ RAMOS**

México, D. F.

Abril 1980



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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 mis Padres y hermanos con cariño  
y a tí, por supuesto.

Conocer la Naturaleza es  
Saciar la sed del espíritu.

## INDICE

|   |     |
|---|-----|
| AGRADECIMIENTOS   | v   |
| RESUMEN   | vii |
| INTRODUCCION Y OBJETIVOS  | 1   |
| ANTECEDENTES  | 5   |
| I. Las Selvas Altas Perennifolias: Comunidades dinámicas.         | 5   |
| A. Las selvas como mosaicos, proposición de Aubreville.           | 6   |
| B. Las nómadas biológicas de van Steenis.                         | 8   |
| C. El ciclo de crecimiento propuesto por Whitmore.                | 10  |
| D. La silvigénesis de Hallé y Oldeman.                            | 13  |
| II. La Zona de Perturbación, Sucesión y el Proceso de Renovación. | 17  |
| A. Agentes de perturbación y sus efectos.                         | 18  |
| B. La zona de perturbación.                                       | 24  |
| C. Sucesión y el proceso de renovación.                           | 26  |
| MATERIALES Y METODOS  | 58  |
| I. El Area de Estudio.  | 58  |
| A. Localización geográfica.                                       | 58  |
| B. Geología y suelos.   | 58  |
| C. Clima.   | 60  |
| D. Vegetación.  | 62  |
| II. Método de Campo.  | 64  |
| A. Elección, localización y descripción de los sitios de estudio. | 65  |
| B. Obtención de datos: El censo y mediciones de los árboles.      | 68  |
| III. Metodología de Análisis Estructural.                         | 70  |
| A. Métodos de análisis cualitativo.                               | 73  |
| B. Métodos de análisis cuantitativo.                              | 75  |
| RESULTADOS Y DISCUSION  | 80  |
| I. Fisonomía general de los sitios.                               | 82  |
| II. Florística general de los sitios.                             | 88  |
| III. Dominancia de las especies por estratos.                     | 97  |
| A. Estrato inferior.  | 100 |
| B. Estrato medio.   | 114 |
| C. Estrato superior.  | 115 |

|  |     |
|--|-----|
| IV. Diversidad en especies y su relación con la suma total de los índices de dominancia de las especies de cada sitio. | 116 |
| A. Diversidad.   | 117 |
| B. Relación de la diversidad con el I.D.T. de los sitios   | 125 |
| V. Valores estructurales (número de individuos, áreas basales y coberturas) de la comunidad arbórea en los sitios.     | 137 |
| A. Número de individuos.   | 139 |
| B. Áreas basales.  | 144 |
| C. Coberturas.   | 145 |
| VI. Análisis estructural por estratos.   | 148 |
| A. Número de individuos.   | 148 |
| B. Cobertura.  | 150 |
| C. Área basal.   | 152 |
| D. Índice de Dominancia.   | 152 |
| VII. Participación de <u>Astrocaryum mexicanum</u> Liebm. (Palmae) en la conformación de la estructura de los sitios.  | 155 |
| A. Número de individuos, cobertura, área basal e I.D.  | 157 |
| CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES   | 162 |
| BIBLIOGRAFIA   | 169 |

## AGRADECIMIENTOS

Mi especial agradecimiento al Dr. José Sarukhán K. y al M. en C. Daniel Piñero D. quienes me posibilitaron tanto la realización, como asesoría y dirección de este trabajo.

Fernando Cervantes R. y Ana E. Mendoza O., tuvieron una participación activa en las labores de campo. Oscar Chávez L. y J. Alberto Búrquez M. discutieron conmigo algunos puntos de la información contenida en el manuscrito. Enrique Portilla G. y Laura B. Arriaga C. revisaron la forma de escritura del manuscrito.

El jurado calificador de esta tesis estuvo integrado por el Dr. José Sarukhán K, el Biól. Miguel G. Franco B., el M. en C. Enriqueta Velarde G., el M. en C. L. Alfredo Pérez J. y el Biól. Fernando Chiang C., cada uno de los cuales hizo una revisión crítica y exhaustiva del trabajo.

Los integrantes del Laboratorio de Ecología del Instituto de Biología mostraron siempre su disposición a la ayuda académica y moral. Asimismo, el personal de la Estación Biológica Los Tuxtlas de la UNAM, con su ayuda en el campo desempeñaron un papel vital para la realización de este trabajo.

A todas las personas anteriores, mi profundo agradecimiento y gratitud por su ayuda e invaluable amistad.

Este trabajo se desarrolló apoyado por el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, ofreciendo

sus servicios en la Estación Biológica de Los Tuxtlas, Veracruz, y en el Departamento de Botánica del mismo Instituto. El trabajo es parte del proyecto de investigación "Estudio de la regulación natural de poblaciones de especies arbóreas tropicales de México" que tiene a cargo el Dr. José Sarukhán K. y apoyado -- por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través del subsidio económico No. 931 del Programa Nacional Indicativo de Ecología.

## RESUMEN

El trabajo que se presenta contiene un análisis florístico-estructural (de árboles con d.e.p.  $\geq 1$  cm) de dos sitios de 600 m<sup>2</sup> cada uno de una selva alta perennifolia, ubicada en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, que fueron perturbados por la caída natural de árboles del dosel superior, uno hace 8 años y el otro hace cerca de 20 años, en los que actualmente se efectúan procesos activos de sucesión vegetal.

Los resultados muestran que las características sinecológicas de los sitios elegidos difieren entre sí respecto a: 1) diversidad en especies, 2) la identidad y número de especies secundarias encontradas, 3) número de individuos/área, 4) área basal y cobertura aportadas por las especies secundarias a los valores totales de la comunidad arbórea de cada sitio y 5) importancia de las especies secundarias en los estratos y en toda la comunidad.

Considerando que los sitios tienen diferente edad de perturbación, se postulan varios factores como posibles responsables de las diferencias florístico-estructurales encontradas entre los sitios como: a) diferentes condiciones microclimáticas, propiciadas por diferentes tamaños de apertura del dosel entre los sitios y b) la acción supresiva de especies secundarias ejercida por la palma Astrocaryum mexicanum Liebm., (la especie con mayor índice de dominancia en la selva de estudio).

## INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

Los árboles no siempre mueren de pie. Esto es particularmente cierto en las selvas altas perennifolias donde muchos de ellos caen por la acción de fuerzas naturales como ciclones o huracanes. La caída natural de árboles en una selva provoca cambios ambientales en la zona de perturbación alterando el microclima de las partes internas de la comunidad y propiciando el inicio de una sucesión de árboles a través de la cual un árbol nuevo substituye al que produjo la perturbación. La muerte y caída de los árboles y el establecimiento de otros es en última instancia la dinámica de renovación del dosel de una comunidad boscosa.

En el estado actual del conocimiento sobre los procesos silvicológicos por los cuales en las selvas altas perennifolias se expresan una serie de atributos comunitarios, que las ubican entre los varios tipos de vegetación como las más ricas en especies, de mayor complejidad estructural y en donde el flujo de energía y nutrientes se efectúa a través de un elevado número de relaciones tróficas, existen profundas lagunas acerca de la forma en que fenómenos como el de sucesión vegetal participa en esa dinámica. Sabemos, en un contexto muy general, que en el proceso de renovación natural de las selvas está involucrada la caída de árboles como el principal factor de perturbación y la sucesión vegetal como el proceso que restablece las condiciones de "madurez". Tomando como base a este esquema general, es necesario obtener información empírica detallada de la fre

cuencia e intensidad de perturbación provocada por la caída de árboles así como de los atributos poblacionales y las condiciones ambientales de establecimiento de las especies vegetales que se suceden bajo una situación de perturbación natural. Este tipo de información puede permitir la elaboración de modelos descriptivos, en un principio, y teórico-predictivos posteriormente, conducentes a fomentar una teoría ecológica firme de la dinámica de renovación de las selvas y que ayuden a entender el porqué de los notables atributos comunitarios de este tipo de vegetación.

El presente trabajo es la etapa inicial de un estudio encaminado a entender el fenómeno de sucesión vegetal como parte del proceso de renovación natural de las selvas altas perennifolias; particularmente, aquí se ha puesto énfasis en la descripción sinecológica, con un análisis florístico-estructural de árboles, de dos sitios de selva primaria de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, que fueron perturbados por la caída natural de árboles del dosel superior a tiempos diferentes, uno de ellos hace 8 años y el otro hace aproximadamente 20 años. Estos sitios se ubican como dos puntos de una secuencia sucesional de árboles, de tal forma que el análisis de su estructura se hace en forma comparativa y añadiendo a tal análisis datos estructurales de otros sitios de la misma selva que representan estadios sucesionales posteriores. El análisis estructural de estos últimos se ha publicado en otro lado (Piñero et. al., 1977).

Se espera que este análisis sinecológico aporte el delineamiento

miento de algunas tendencias sucesionales que pueden ocurrir dentro de una selva primaria cuando ocurre una perturbación local con la caída natural de un árbol. Siguiendo a esta etapa inicial, se plantea que en un futuro se aborden aspectos de la frecuencia y grado de perturbación de la caída de árboles; así como de la dinámica poblacional de especies arbóreas seleccionadas con el criterio de su relativa importancia ecológica en la constitución estructural de la comunidad, de cuya presencia puede depender la ocurrencia de otras especies y de rutas sucesionales particulares en una situación de perturbación natural particular.

Trabajos del tipo anterior caen bajo el enfoque a nivel poblacional y con este espíritu, actualmente un grupo de investigadores del Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la UNAM, lleva a cabo un proyecto de investigación sobre la ecología de poblaciones de la palma Astrocaryum mexicanum Liebm., precisamente la especie de mayor índice de dominancia de la selva de Los Tuxtlas (Flores, 1971; Piñero et. al., 1977; Sarrukhán, 1978). Tratando de abarcar, lo más posible, la gama de variabilidad ambiental en la que puede crecer esta palma dentro de la selva, se consideró necesario seguir el comportamiento poblacional de la palma bajo condiciones de perturbación natural, donde cohabita con árboles pioneros y el ambiente es sucesionalmente activo, de modo que los sitios que analizamos en el presente trabajo son también parcelas donde se estudia a la palma en cuestión. De aquí que el estudio que se presenta participe en el de ecología de poblaciones de A. mexicanum describiendo las condiciones ambientales de los sitios perturbados y re-

saltando la participación de esta especie en la conformación estructural de los sitios y relacionando las características estructurales particulares de la palma con la de la comunidad de árboles secundarios presentes en los sitios. Con lo último se espera ponderar la intervención de A. mexicanum dentro del desarrollo del proceso de renovación de la selva alta perennifolia de estudio.

A continuación, a manera de antecedentes, se presentará una serie de ideas e información que ha surgido de varios autores en relación a la dinámica de renovación de las selvas altas perennifolias.

## ANTECEDENTES

### I. Las Selvas Altas Perennifolias: Comunidades dinámicas.

Es frecuente encontrar en la literatura sobre vegetación a las selvas altas perennifolias como ejemplo de las comunidades vegetales de mayor complejidad estructural (v.gr. Richards, 1957; Schulz, 1960; Sarukhán, 1968; Sarukhán y Hernández, 1968; Whitmore, 1975) y que albergan una gran diversidad de especies animales y vegetales (Dobzhansky, 1950; Toledo, 1969; Baker, 1970). También se resaltan como comunidades que después de sufrir alguna perturbación, que no altere profundamente sus sistemas regenerativos, pueden regresar a un estado (v.gr. estructural) similar al previo a la perturbación (Gómez-Pompa y Ludlow, 1976; Hallé et al., 1978). Recientemente se les ha caracterizado como ecosistemas dinámicos, más que estáticos. Tal dinamismo se refiere a los procesos por los cuales el dosel de la comunidad se renueva. La renovación implica el reemplazo de la vegetación de una parcela de la comunidad por otra después de un cierto intervalo de tiempo. Hartshorn (1978) hizo una estimación al respecto, en una selva alta perennifolia de Costa Rica, y encontró que la vegetación arbórea de una parcela de 4 ha puede renovarse en promedio en un período de 80 a 114 años. Estimaciones similares se han encontrado para otras selvas altas siempreverdes neotropicales, africanas y asiáticas (Poore, 1968; Hallé et al., 1978). Ahora bien, si pensamos que en ese intervalo de tiempo está involucrada la renovación de un com-

plejo estructural que incluye árboles de 40 m o más de altura y una biomasa en pie, tomando como ejemplo al dato proporcionado por Kira (1978) para una selva alta perennifolia de Malasia, de 431 Ton/ha de materia seca (de árboles con d.a.p  $\geq$  4.5 cm), estos períodos de renovación sorprenden a cualquiera que tenga en mente a las selvas altas perennifolias como un estado de equilibrio, en el que las alteraciones naturales ocurren en períodos largos. Con tales períodos de renovación es difícil sostener la idea de Clements de que las selvas altas perennifolias representan un "clímax", que por definición es estático (Whittaker, 1953). Más que constituir el punto final de una sucesión primaria o secundaria, fenómenos direccionales en el sentido propuesto por Clements (1916), las selvas altas perennifolias son comunidades que se renuevan activamente de un modo cíclico (Aubréville, 1938; van Steenis 1958; Whitmore, 1975, 1978; Hallé et al., 1978; Oldeman, 1978).

A medida que ha aumentado el conocimiento acerca de la florística, fisonomía y estructura de las selvas altas perennifolias, desde la compilación hecha por Richards (1957) en su clásico libro El Bosque Tropical Lluvioso ("The tropical rain forest"), se ha generalizado la concepción de ver a estas comunidades como sistemas dinámicos.

#### A. Las selvas como mosaicos. proposición de Aubréville.

Aubréville (1938), fue el primero en intentar describir la renovación de las selvas altas perennifolias como un proceso cíclico. En su Teoría de la Regeneración Cíclica o en Mosaico ("Mo

saic or cyclical theory of regeneration"), resultante de estudios florístico-estructurales de selvas africanas (en Costa de Marfil), postula que una selva es como un mosaico formado por unidades de vegetación que se diferencian unas de otras por poseer diferentes combinaciones de especies arbóreas dominantes (i. e. del estrato superior). Según el autor, cada una de estas unidades cambia a una nueva combinación de dominantes al morir los que forman la combinación presente. Considerando todas las combinaciones de dominantes posibles, el proceso de reemplazamiento se efectúa de una forma más o menos cíclica ya que una cierta combinación de dominantes en un punto de la comunidad puede presentarse nuevamente en él después de varios reemplazamientos de árboles. De esta forma, el estrato de dominantes, o estrato superior de la comunidad, varía en composición de lugar en lugar y a través del tiempo. Este esquema lo construyó Aubréville al observar que la mayoría de las especies dominantes carecían de poblaciones abundantes de individuos jóvenes que pudieran reemplazar a los individuos maduros muertos (i.e., carecían de regeneración) y que otras especies no dominantes, pero pertenecientes también al estrato superior, presentaban buena regeneración. Así, dada la carencia de regeneración de las especies dominantes ellas serían reemplazadas por las especies con buena regeneración, las que, a su vez, se convertirían en los nuevos dominantes pero con la perspectiva futura de ser reemplazadas por otras especies. Sin embargo, Richards (1957, 1973) señala que la carencia de regeneración de las especies dominantes puede deberse a que las comunidades que estudió Aubréville no eran vírgenes sino comunidades sucesionales resultan-

tes de la acción perturbadora del hombre, en donde los árboles dominantes muestran pobre regeneración, más que a un proceso de renovación cíclico de la comunidad. Richards menciona esto apoyado en la observación que, en general, la estructura de las selvas altas perennifolias de Africa es semejante a la descrita por Aubréville y, que por otro lado, se sospecha que las actividades del hombre en estas selvas se remontan a varios siglos atrás. Además, dice, la estructura de otras selvas altas perennifolias de Asia y América está constituida por especies dominantes que sí tienen buena regeneración, por lo que la observación de Aubréville no es general (ver también Schulz, 1960 pag. 228).

#### B. Las nómadas biológicas de van Steenis.

Otra concepción sobre el proceso de renovación de las selvas altas perennifolias fue postulada por van Steenis (1957). En su Teoría de las Nómadas Biológicas ("Biological nomad theory") menciona que en una selva se pueden distinguir dos tipos generales de especies arbóreas. Unas de ellas, a las que llamó "estacionarias" o "dryadas", son las que constituyen el armazón principal de la comunidad arbórea, caracterizadas por desarrollarse, en sus estadios juveniles, en situaciones de sombra con crecimiento lento y períodos de vida largos. Las del otro tipo, a las que llamó "nómadas biológicas", son especies que únicamente pueden crecer en sitios iluminados (donde existen claros en el dosel) caracterizadas entre otras cosas, por tener rápido crecimiento, producir abundantes cosechas de flores y semillas a través del año y tener semillas con estructuras de

dispersión. Según van Steenis, la regeneración de las especies "estacionarias" se lleva a cabo in situ, donde un árbol dominante que muere es reemplazado por otro de la misma especie. En cambio, la regeneración de las "nómadas" sólo es posible donde la comunidad ha sido perturbada, abriéndose claros en el dosel. Puesto que tales aberturas se encuentran esparcidas en la comunidad y ya que su ocurrencia puede considerarse como un evento aleatorio (v.gr., la caída de árboles del dosel superior), estas especies "vagan" de un claro a otro, de una forma similar a un grupo nómada humano que busca sitios favorables para su subsistencia. En una selva virgen, dice van Steenis, las zonas de regeneración de las especies "nómadas" pueden observarse como manchones ("spot-wise") dentro de los que se lleva a cabo una sucesión de "nómadas" que va desde aquellas que tienen ciclos de vida cortos (o pioneras) a las de ciclos de vida largos estas últimas preparando ambientes propicios para un establecimiento final de especies "estacionarias". La sucesión que se efectúe en tales manchones no siempre comienza con las mismas especies ni siempre finaliza con un conjunto único de especies. Esto varía de lugar en lugar, ya que la composición de "nómadas" seriales varía ampliamente de manchón en manchón. Van Steenis considera a los manchones de "nómadas" como cicatrices de vegetación con los cuales se restituyen los daños (v.gr. estructurales) sufridos por la comunidad al producirse perturbaciones. A la vez, considera que éstas son zonas en las que la comunidad se rejuvenece ya que tanto "nómadas" de larga vida como "estacionarias", que no estaban presentes, pueden entrar a constituir parte del dosel. Así, panorámicamente, es posible hipoteti-

zar que mientras ciertas zonas de la selva se cicátrizan y rejuvenecen en otras, se producen perturbaciones naturales, mientras que en la mayor parte de la comunidad las "dryadas" se regeneran continuamente. Con el tiempo, estas fases se mueven como un ciclo intercambiándose unas con otras.

### C. El ciclo de crecimiento propuesto por Whitmore.

Whitmore (1975, 1978), tomando la idea originalmente propuesta por Watt (1947) para la dinámica de renovación de bosques de regiones templadas, contempla la dinámica de renovación de las selvas altas perennifolias como un ciclo al cual llama El Ciclo de Crecimiento del Bosque ("The forest growth cycle"). Tal ciclo consta de tres etapas generales, las cuales más que reales son abstracciones de un complicado proceso, a saber: i) etapa de madurez ("mature phase"), ii) etapa de abertura ("gap phase") y iii) etapa de construcción ("building phase"). El ciclo, en un punto de la comunidad, comienza en la etapa de madurez se pasa a la de abertura y luego a la de construcción y culmina en una nueva etapa de madurez. Cada una de las etapas de este ciclo puede identificarse con rasgos estructurales generales dentro de la comunidad.

#### i. Etapa de madurez.

La estructura de las zonas de la comunidad que se encuentran en etapa de madurez tienen la fisonomía característica de una selva virgen no perturbada, es decir, se puede detectar una estratificación de árboles y una situación de umbría en las par

tes bajas del dosel. Estas zonas tienen en un momento dado cierto riesgo de ser perturbadas por algún agente natural (que serán tratados más adelante). Dichos agentes de perturbación inducen a que parte de la comunidad sea destruída someramente (por ejemplo con la caída de gruesas ramas de los árboles) o drásticamente propiciando la caída de árboles del dosel superior. Una vez que la perturbación natural ocurre tal zona entra a la etapa de abertura.

#### ii. Etapa de abertura.

Al presentarse la perturbación ocurren alteraciones tanto en la estructura como en las características microclimáticas de la zona. La estratificación del conjunto de árboles se pierde, ya que, por ejemplo, si se cayó algún árbol del dosel superior éste causa que otros árboles y elementos constitutivos de otras sinusias (v.gr. grandes lianas) caigan junto con él, formándose un claro en el dosel por donde ahora penetra luz con mayor intensidad al nivel del suelo e induciéndose de esta forma cambios en el microclima del sitio. En términos generales, en las zonas con el dosel abierto, la luz, la temperatura del aire, el movimiento de éste y el déficit de saturación, son mayores, y de mayor fluctuación en el día, que en las zonas maduras (con el dosel cerrado) (ver también Schulz, 1960). Por otro lado, el suelo de las zonas perturbadas puede enriquecerse con nutrientes provenientes de la degradación de la materia orgánica de los restos de los árboles muertos y es probable que la competencia a nivel de la rizósfera disminuya, debido a que el sistema de raíces de los árboles caídos deja de funcionar al quedar ex

puesto sobre el nivel del suelo (Whitmore, 1975). El microambiente de las zonas perturbadas es favorable al crecimiento de una vegetación herbácea abundante y al de plántulas de un mayor número de especies arbóreas que el de las zonas maduras (ver también Del Amo, 1978). Las zonas con las características anteriores están en la etapa de abertura del ciclo de crecimiento.

### iii. Etapa de construcción.

Siguiendo a Whitmore, en las zonas en etapa de abertura puede iniciarse una secuencia sucesional de árboles dependiendo del tamaño del claro en el dosel. En las zonas con grandes claros en el dosel, de 0.04 ha o más (Whitmore, 1975), principia una sucesión con árboles de especies secundarias pioneras e individuos jóvenes, heliófilos desde su estadio de plántula, de especies demandadoras de luz ("light-demanding species") que ocupan como adultos los estratos superiores y que reemplazan a las pioneras en la sucesión. El crecimiento coetáneo de árboles pioneros y demandadores de luz produce una estructura vertical que no es discernible en estratos (ver también Schulz, 1960 y Hallé et al., 1978). Este es el marco estructural de las zonas que están en la etapa de construcción. Finalmente, los procesos sucesionales que ocurren en esta etapa culminarán en un bloque arbóreo con las características de una zona madura, estableciéndose en la parte superior del dosel árboles de especies tolerantes a la sombra ("shade-bearing species"), cerrando así el ciclo de crecimiento en ese punto de la comunidad.

El ciclo de renovación propuesto por Whitmore produce una imagen de una selva alta perennifolia virgen como un mosaico

formado por porciones de vegetación que se encuentran en distintas etapas del ciclo de crecimiento (Fig. 1), donde la mayor parte de la comunidad se encuentra en etapa de madurez con alta homeostasis microclimática.

#### D. La silvigénesis de Hallé y Oldeman.

La escuela "vegetacionalista arquitectónica" de Hallé y Oldeman (Oldeman, 1978; Hallé et al., 1978) ha delineado otro esquema descriptivo de la forma en la que las selvas altas perennifolias se renuevan. A todo el proceso de renovación le llaman Silvigénesis ("sylvigenesis"), el cual es también de carácter cíclico. El esquema de la silvigénesis es producto de observaciones que relacionan la arquitectura de los árboles (e.g. patrones de distribución de diferentes módulos como troncos, ramas, ramillas, hojas, inflorescencias, etc., en el árbol individual) con diferentes gradientes microclimáticos (patrones generales de luz y humedad) que varían dentro de la comunidad durante el proceso sucesional. Según Hallé y Oldeman la silvigénesis es:

"el conjunto de procesos por los cuales el bosque se desarrolla, en ciclos cortos o largos, incluyendo muchos parciales que se continúan a través de fases sucesivas" (Oldeman, 1978, traducción libre).

Según los autores la silvigénesis, como proceso sinecológico, incluye tanto los procesos de sucesión secundaria en terrenos abandonados que habían sido utilizados para actividades humanas (v.gr. cultivo o pastoreo) así como, sucesiones vegetales que pueden ocurrir repetitivamente dentro de una selva primaria

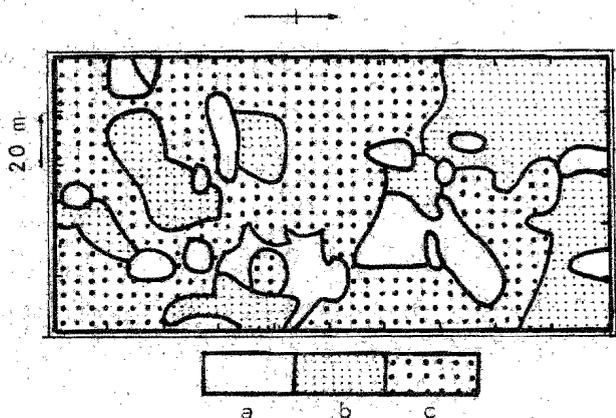


FIG. 1. Etapas del ciclo de renovación en 2 ha de una selva alta perennifolia en Sungei, Malasia: a) etapa de apertura, b) etapa de construcción y c) etapa de madurez. Las aberturas largas y estrechas son el resultado de la caída de un solo árbol grande. Las aberturas grandes resultan de la caída simultánea de varios árboles o bien de la caída de árboles que incrementan aberturas originalmente pequeñas. El área extensa que se observa en la parte derecha del cuadro y que está en etapa de construcción es resultante de una sucesión secundaria aparecida después de un aclareo parcial efectuado en 1917 (tomado de Whitmore, 1975).

en zonas donde el dosel se ha abierto. Además, hacen hincapié (si bien no dan ninguna base cuantitativa de ello) en que la silvigenésis puede proceder a través de 15 posibles rutas, ilustradas en la Fig. 2 en un diagrama tomado de Hallé et al. (1978), dependiendo del grado de perturbación, que puede ir desde una sucesión secundaria efectiva, si la perturbación es intensa, como cuando se tala una selva; hasta reiteraciones, de las ramas de los árboles que sufren daños cuando se caen grandes ramas de árboles senescentes, que cierran pequeñas aperturas originadas con la caída de las ramas. Particularmente, hacen el señalamiento que en una zona de selva primaria en la que ha caído un árbol, abriendo un claro grande en el dosel, ocurre una sucesión de árboles que los autores identifican como fases de reemplazamientos de conjuntos florísticos de árboles. Según esto último, cada fase contiene un estado dinámico o de crecimiento (formado por árboles en crecimiento activo) y un estado homeostático (formado por árboles que han alcanzado su máximo crecimiento y que se organizan en estratos). El reemplazamiento de tales fases empieza con un conjunto de árboles pioneros cuyos individuos, según los autores, conservan su modelo arquitectónico, conformado en los estadios infantiles de los árboles (Hallé et al., 1978), a través de su desarrollo sin reiterarse. Esta fase es sucedida por varias fases postpioneras cuyos árboles muestran cada vez más reiteraciones de su modelo arquitectónico original, siendo la última fase un conjunto de árboles con reiteración abundante. Hallé y Oldeman identificaron hasta 5 fases de conjuntos florísticos que se suceden en las zonas perturbadas de las selvas de la Guayana Francesa (Hallé et al., op. cit.; Oldeman, 1978) y puntualizan

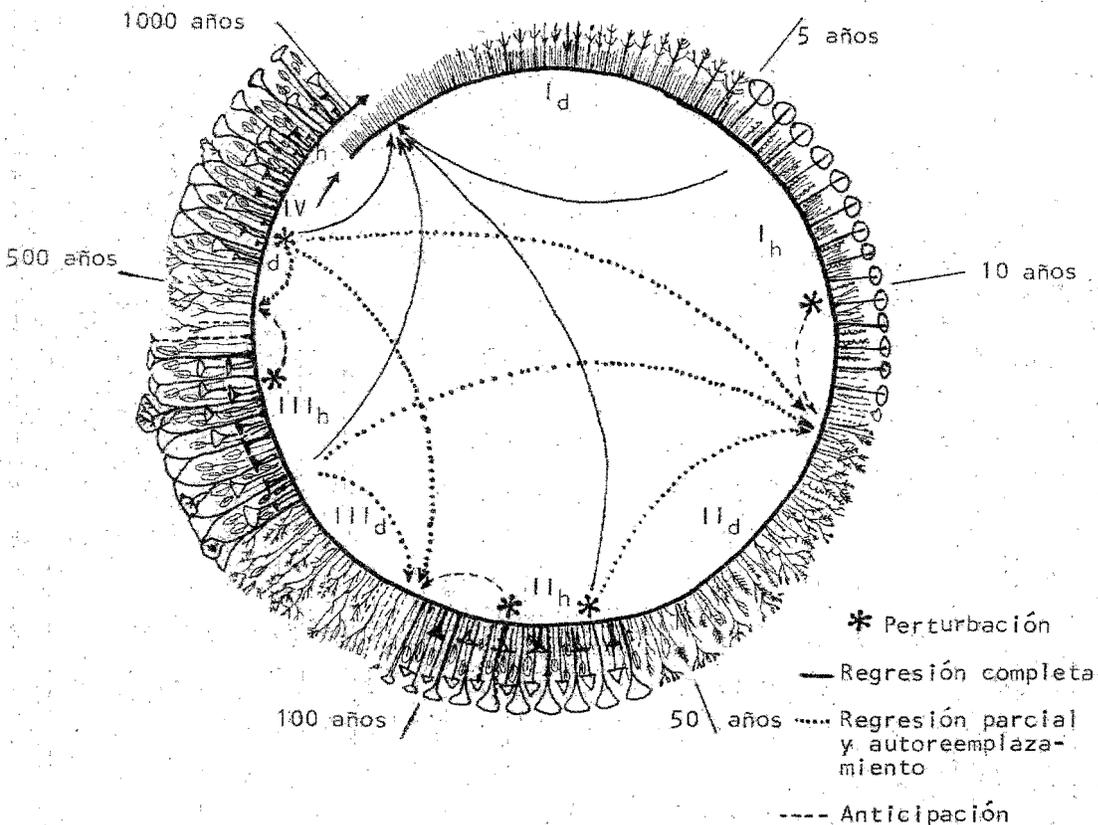


FIG. 2. Silvigénesis. La silvigénesis puede dividirse en fases sucesivas, cada una con un estado dinámico, de crecimiento activo ( $I_d$ ,  $II_d$ , etc.) y uno homeostático con crecimiento mínimo ( $I_h$ ,  $II_h$ , etc.). El ciclo comienza con la primera fase arborescente pionera. El tiempo está en escala logarítmica. La duración de la fase pionera y la de la segunda fase se sabe por la presencia de árboles en los que se conoce su edad máxima (v.gr. *Cecropia* spp.). La duración de las siguientes fases es hipotética. Las estrellas representan una perturbación. Una perturbación pionera puede regresar a esta parte de la comunidad a una fase pionera (flechas continuas); los daños parciales pueden regresarla a una fase temprana pero no a la pionera o bien a su propia etapa dinámica (autoreemplazamiento, flechas punteadas); o puede anticiparla a una fase posterior, dependiendo de la intensidad del daño y de la presencia de árboles jóvenes disponibles (flechas discontinuas). El camino que se sigue en la silvigénesis depende del tamaño de la zona de perturbación y grado de destrucción de la perturbación.

que el número de fases que pueden ocurrir en alguna selva en particular depende de la edad máxima de los árboles más longevos, ya que cuando un árbol senescente tal cae la zona es regresada a la primera fase. En resumen, según el cuadro de la silvigénesis, la configuración de una selva alta perennifolia en un momento dado resulta de un balance entre la destrucción y el recrecimiento en la comunidad y según Hallé y Oldeman

"las fases de la silvigénesis en los trópicos están distribuidas más o menos al azar, excepto donde los factores edáficos o de pendiente del terreno aumentan la probabilidad de ocurrencia de caída de árboles"; "el bosque tropical es un mosaico de facetas coexistentes, cada una de las cuales representa un punto cronológico en la silvigénesis" (Oldeman, 1978, traducción libre).

## II. La Zona de Perturbación, Sucesión y el Proceso de Renovación.

Hasta aquí se han expuesto una serie de esquemas que describen la dinámica de renovación de las selvas altas perennifolias en una forma más o menos general. En realidad todas son concepciones similares, quizás con excepción de la de Aubréville por el hecho de tratar con selvas de África cuyas características estructurales las hacen peculiares respecto a las existentes en el neotrópico y Asia (ver discusión al respecto en Richards, 1973). De estos esquemas es evidente que la caída de árboles es la causa principal de destrucción natural de las comunidades de

selva alta perennifolia y juegan un papel vital en la regeneración y permanencia en la comunidad de un gran lote de especies arbóreas demandadoras de luz, las cuales, una vez establecidas, pueden permitir el establecimiento de árboles cada vez más tolerantes a la sombra que las reemplazan a través de procesos sucesionales. En un grado menor, las perturbaciones por la caída de gruesas ramas de grandes árboles senescentes, alteran la estructura de las zonas maduras de la comunidad y juegan también parte importante en la regeneración de especies tolerantes a la sombra; ya que, estas perturbaciones permiten la infiltración de pequeños parches de iluminación relativamente alta, a través del dosel, con los que los árboles jóvenes de tales especies, que se mantienen en crecimiento mínimo a bajos niveles de iluminación, aumentan su crecimiento y su posibilidad de entrar a constituir parte del dosel en su estrato superior (Whitmore, 1975; Hallé et al., 1978).

#### A. Agentes de perturbación y sus efectos.

Las perturbaciones en la comunidad ocurren a través de la acción de agentes físicos y bióticos. Se les ha dado a los fenómenos meteorológicos, tales como vientos, precipitaciones y tormentas eléctricas severas, presentes en ciclones, huracanes, "nortes", etc., el papel de los principales agentes de perturbación (Whitmore, 1975; Hallé et al., 1978). Aunado a éstos, la pérdida de cohesión del suelo durante las lluvias y lo somero del sistema radicular de los árboles de las selvas, contribuyen a incrementar la posibilidad de que un árbol caiga. Agentes de perturbación a una escala menor están representados por la acti-

dad depredadora de ciertos animales, como los elefantes en las selvas del este de Asia que como consecuencia de su actividad de forrajeo sobre los árboles propician su caída (Fox, 1972) o bien por el ataque de insectos defoliables que provocan daños en las ramas e inducen su caída (Anderson, 1961), u otros organismos que como ciertos hongos disminuyen el vigor del sistema radicular de los grandes árboles haciéndolos susceptibles a que sean tirados más fácilmente por los vientos (Whitmore, 1975). Además, pequeñas perturbaciones pueden ocurrir cuando los árboles de las partes superiores del dosel mueren de pie, ya que cuando esto ocurre, la copa de tales árboles cae fraccionadamente y en su caída puede romper ramas de árboles vivos.

En ocasiones las tormentas pueden inducir la destrucción de grandes áreas de selva alta perennifolia. Por ejemplo, Anderson (1964) reportó un área de aproximadamente 80 ha de una selva alta perennifolia de Sarawak (Borneo) devastada por una sola tormenta. En otras ocasiones los daños pueden ser menores. El mismo autor (Anderson op. cit.) encontró en la misma localidad una abertura en el dosel de aproximadamente 0.6 ha causada por la caída simultánea de 70 árboles. Sin embargo, este tipo de perturbaciones son causados por fenómenos meteorológicos extraordinarios y tienden a presentarse en comunidades que se localizan en zonas de ciclones. Lo más frecuente es que unos cuantos árboles caigan. Utilizando los datos reportados por Hartshorn (1978), es posible calcular que en 1 ha promedio de selva primaria se produce en el dosel una abertura por año (con un rango de 0.7 a 1.3 aberturas/ha/año; N=4) equivalente, aproximadamente, a la caí-

da de 1 árbol del dosel superior por ha por año (si bien, el número de árboles que caen puede ser un poco mayor ya que no se determinó los árboles que caían sobre aberturas ya formadas). Según Hartshorn tales datos son representativos de lo que ocurre en las selvas del neotrópico, pero claro está que la frecuencia de la caída natural de los árboles en las selvas puede variar dentro de un rango de acuerdo a las condiciones edáficas (si el suelo es somero o profundo), topográficas (con o sin marcada pendiente del terreno) y climáticas (en o lejos de zonas de ciclones) presentes en la localidad ocupada por la comunidad. (En una selva alta perennifolia de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, hay alrededor de 138 árboles del estrato superior (de 20 a 35 m de altura) con diámetros promedios de la copa y tronco de 14 m y 0.63 m, respectivamente (Piñero et al., 1978). Si la frecuencia de  $\approx 1$  árbol caído/ha/año es aplicable a esta selva implicaría que aproximadamente el 1 % de los árboles del estrato superior caen anualmente).

Cifras similares a las anteriores se reportan para selvas altas perennifolias del este de Asia. Poore (1968) estimó que unos 165 árboles cayeron durante 12 años en una parcela de 12.2 ha de una selva de Malasia, lo cual implica que en 1 ha deben de caer en promedio 1.12 árboles por año (¡sorprendentemente similar a la estimación para las selvas neotropicales!).

Con menos frecuencia ocurren los árboles que mueren de pie. Por ejemplo, Poore (1968) reporta que de 210 árboles que registró como muertos en las 12.2 ha a través de los 12 años de obser

vación, sólo el 20 % permanecieron de pie. Hallé *et al.* (1978) estiman que este porcentaje debe ser más bajo en las selvas de la Guayana Francesa.

La muerte de los árboles, involucrando o no su caída, es relativamente frecuente en las selvas altas perennifolias. Wyatt-Smith (1966) observó a través de un período de 12 años diferentes parcelas de una selva alta perennifolia en Sungey Menyala, Malasia. En promedio, a través de los 12 años de observación, murieron el 23 % de los árboles con d.a.p.  $\geq 10$  cm presentes en 2 ha de selva, lo que da un 1.9 % de mortalidad anual. Al parecer la probabilidad de muerte no dependió del tamaño diamétrico (del tronco) de los árboles, ya que el porcentaje de muertes en los árboles pequeños fue similar que el obtenido para los árboles grandes (ver Tabla 1). Sin embargo, si los árboles se agrupan en especies pioneras, exclusivas de los estratos inferiores y exclusivas de los estratos superiores es notable que lo anterior se sostiene ligeramente en los primeros pero no en los segundos y terceros (ver Tabla 2), ya que en éstos últimos la probabilidad de muerte tiende a ser mayor en los árboles pequeños. Lo anterior puede ser sólo el reflejo de la estructura diamétrica de la comunidad arbórea; ya que, como es reconocido en una selva primaria, el número de árboles va decreciendo logarítmicamente al considerar diámetros troncales cada vez mayores (Schulz, 1960; Sarukhán, 1968), de tal forma que, aunque se tenga una probabilidad de muerte similar entre árboles de diferente tamaño (como se mencionó líneas atrás), el número efectivo de muertos debe ser mayor en las categorías con mayor número de árboles, i.

TABLA 1. Mortalidad de árboles con d.a.p.  $\geq$  10 cm en 2 ha de una selva alta perennifolia en Sungei Menyala, Malasia, expresada como probabilidad de muerte anual en relación con el diámetro del tronco a la altura del pecho (calculados con datos de Wyatt-Smith, 1966)

| CLASES DIAMETRICAS<br>(cm) | PROBABILIDAD DE<br>MUERTE ANUAL |
|----------------------------|---------------------------------|
| 10 - 14                    | 0.018                           |
| 15 - 19                    | 0.017                           |
| 20 - 24                    | 0.018                           |
| 25 - 29                    | 0.020                           |
| 30 - 38                    | 0.013                           |
| 39 - 48                    | 0.019                           |
| 49 y más                   | 0.015                           |
| $\bar{x}$                  | 0.017                           |

TABLA 2. Porcentajes de mortalidad por clases de diámetro troncal a la altura del pecho de especies arbóreas pioneras, de especies arbóreas de los estratos inferiores y de especies arbóreas de los estratos superiores respecto al número de árboles muertos en 2 ha de una selva alta perennifolia en Sungei Menyala, Malasia. (A) = número de muertes en cada clase diamétrica y (B) = porcentaje de mortalidad por clase diamétrica respecto al número total de muertes (calculados con datos de Wyatt-Smith, 1966).

| CLASES DIAMÉTRICAS<br>(cm) | ESPECIES PIONERAS |            | ESPECIES DEL<br>DOSEL BAJO |            | ESPECIES DEL<br>DOSEL SUPERIOR |            |
|----------------------------|-------------------|------------|----------------------------|------------|--------------------------------|------------|
|                            | (A)               | (B)        | (A)                        | (B)        | (A)                            | (B)        |
| 9 - 16                     | 3                 | 17         | 12                         | 57         | [ 26                           | 57         |
| 17 - 24                    | 9                 | 50         | 6                          | 29         |                                |            |
| 25 - 32                    | 4                 | 22         | 1                          | 4          | [ 7                            | 15         |
| 33 - 40                    | 2                 | 11         | 2                          | 10         |                                |            |
| 41 - 56                    |                   |            |                            |            | 7                              | 15         |
| 57 - 72                    |                   |            |                            |            | 3                              | 7          |
| 73 - 88                    |                   |            |                            |            | 2                              | 4          |
| 88 y más                   |                   |            |                            |            | 1                              | 2          |
| <b>TOTALES</b>             | <b>18</b>         | <b>100</b> | <b>21</b>                  | <b>100</b> | <b>46</b>                      | <b>100</b> |

e. en las categorías de árboles pequeños.

#### B. La zona de perturbación.

La caída de un árbol de los estratos superiores produce una zona de perturbación, entidad claramente reconocible dentro de una comunidad de selva desde aspectos fisonómicos, florísticos y estructurales (como veremos en adelante) e inclusive pueden señalarse diferentes partes dentro de ella. Oldeman (1978) esquematiza a la zona de perturbación, como lo muestra la Fig. 3, distinguiendo las partes de: i) hueco dejado por la copa del árbol caído, ii) epicentro, correspondiente a la parte en la que cae la copa del árbol y donde se producen los mayores daños y iii) periferia, reconocida como una banda de vegetación primaria alrededor del epicentro.

El área de una zona de perturbación varía de acuerdo al árbol que cae. Oldeman (1978) estima que en las selvas de la Guayana Francesa la zona de perturbación tiene una superficie promedio de 10 x 20 m hasta 20 x 40 m. Una superficie aproximada de 10 x 10 m está ocupada por el epicentro y una superficie similar por la abertura dejada por la copa del árbol caído. Poore (1968) encontró una superficie máxima dañada por la caída de un gran árbol de 20 x 30 m. Con datos del mismo autor, Hallé et al. (1978) estiman que el área promedio de una zona perturbada en las selvas de Malasia es de 400 m<sup>2</sup>. Whitmore (1975) hace estimaciones similares (0.04 ha) para otras selvas de esa región del mundo. En la localidad La Selva, Costa Rica, Hartshorn (1978) encontró que una abertura en el dosel tiene  $91 \pm 88$  m<sup>2</sup> (con

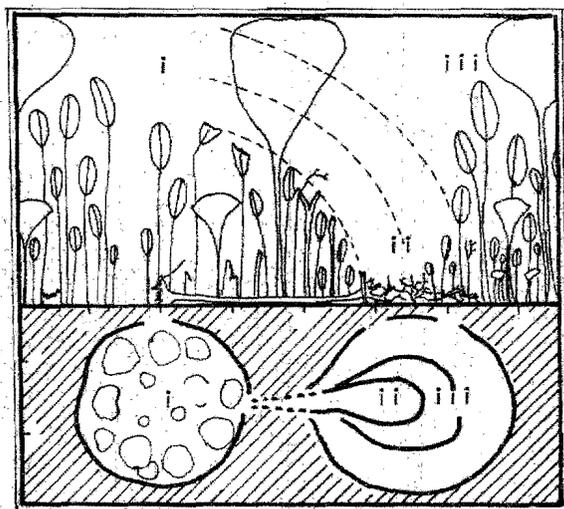


FIG. 3. El patrón idealizado de una zona de perturbación. La caída de un árbol produce diferentes ambientes de luz: i) hueco dejado por la copa del árbol que cae, ii) epicentro, lugar donde cae la copa y el macroclima llega hasta el nivel del suelo y iii) periferia, banda de vegetación alrededor del epicentro, con una transición gradual del macroclima al microclima de las partes maduras (de Oldeman, 1978).

un rango de  $54 \pm 43 \text{ m}^2$  a  $120 \pm 125 \text{ m}^2$ ;  $N=4$ ), valores muy por debajo de los anteriores, pero parece ser estas áreas únicamente corresponden a la parte que denomina Oldeman epicentro.

Como anteriormente se había mencionado, el microclima de las zonas con el dosel cerrado difiere del de las zonas con el dosel abierto (ver Schulz, 1960 y Longman & Jeník, 1974 para datos cuantitativos) pero como menciona Oldeman (1978) parece ser que dentro de cada una de las partes señaladas en una zona de perturbación se presenta un microclima distinto respecto al que prevalece en las zonas maduras. Según el autor, en la parte del hueco dejado por la copa del árbol caído, el macroclima interactúa directamente con los árboles jóvenes que no fueron dañados con la caída del tronco e incluso señala que, por debajo de estos árboles, el patrón del gradiente lumínico no es diferente respecto al que se presenta en una zona madura, pero sí es de mayor intensidad. En el epicentro el suelo está expuesto al macroclima y por último en la periferia hay una transición gradual de las condiciones microclimáticas de las zonas maduras (baja iluminación, alta humedad, temperatura moderada y poco movimiento de aire) al macroclima del epicentro (con las características contrarias a las anteriores). Sin embargo, estas descripciones son más bien intuitivas ya que no hay medidas cuantitativas del microclima que muestren el ambiente físico de la zona de perturbación de esta forma.

### C. Sucesión y el proceso de renovación.

La vegetación arbórea puede expresar diferentes respuestas

a las condiciones ambientales de cada parte de una zona de perturbación. Bajo el hueco dejado por la copa del árbol caído, los árboles jóvenes de especies que ocupan los estratos superiores, al ser liberados de la supresión, entran en una etapa de crecimiento activo. La carencia relativa de árboles jóvenes en la estructura diamétrica de las especies emergentes y del estrato superior (muchos ejemplos se encuentran en Jones, 1956; Schulz, 1960; Sarukhán, 1968; Pérez y Sarukhán, 1970; Whitmore, 1975) sugiere que estas especies requieren de altos niveles de iluminación para desarrollarse durante sus estadios de plántulas y juveniles. Bajo el dosel denso de las zonas maduras de las selvas altas perennifolias, el nivel de iluminación a los 10 m arriba del suelo puede fluctuar entre el 2 y el 5 % de la luz incidente fuera del dosel (Longman & Jeník, 1974; Kira, 1978). Tan pequeños niveles de iluminación sólo permiten que la actividad fotosintética de plántulas y juveniles sea suficiente como para balancear sus gastos por respiración (un 2 a 3 % de insolación es necesario para que la fotosíntesis balancee la respiración - Baker, 1950, en Horn 1976 -); bajo esta situación los árboles permanecen en un estado de supresión, de crecimiento nulo o mínimo y con un alto riesgo de muerte. Sarukhán (1980), analizando datos demográficos de Euterpe globosa, palma de los estratos superiores de selvas de Puerto Rico (Banister, 1970; van Valen, 1975), y de Pentaclethra macroloba (Leguminosae), árbol dominante del estrato superior en la localidad La Selva, Costa Rica (Hartshorn, 1972, 1975), encontró que la esperanza de vida (número de años de vida futura de un

individuo de cierta edad) de estos árboles permanece constante y muy baja a través de los primeros años de desarrollo, correspondientes al período de supresión como plántulas y juveniles, y aumenta notablemente una vez que los individuos alcanzan una edad en la que su incremento en altura es tal, que la copa se ve sometida a niveles altos de iluminación (ver Fig. 4). Un incremento similar podría ocurrir en la esperanza de vida de árboles suprimidos al caer un árbol del dosel superior; el hueco dejado por su copa permite la elevación del nivel lumínico que rodea a los juveniles, de tal forma que la actividad fotosintética de éstos debe incrementarse, entrando a un estado de crecimiento acelerado. Alguno de estos árboles, que ahora compiten, reemplazará al árbol que produjo la perturbación. Asimismo, los árboles adultos que fueron dañados parcialmente o que se encuentran cerca del hueco, reiteran sus ramas contribuyendo a reestablecer la estructura madura de esa parte cerrando o disminuyendo el hueco (Hallé *et al.*, 1978). El proceso reiterativo, quizás inducido por la pérdida de la dominancia apical de las ramas traumatizadas y por fototropismo, se presenta también en los árboles de otras partes de la selva donde han ocurrido pequeños disturbios, por ejemplo, donde sólo se caen partes, como ramas, del árbol senescente o muerto, y no todo (ver también Whitmore, 1975, 1978; Brünig, 1964; Poore, 1968).

En la parte del epicentro puede efectuarse un proceso sucesional de árboles dependiendo del tamaño de las aberturas en el dosel. En las selvas de Surinam, Schulz (1960) encontró que en aberturas que variaban en tamaño de  $100 \text{ m}^2$  a  $1000 \text{ m}^2$  la

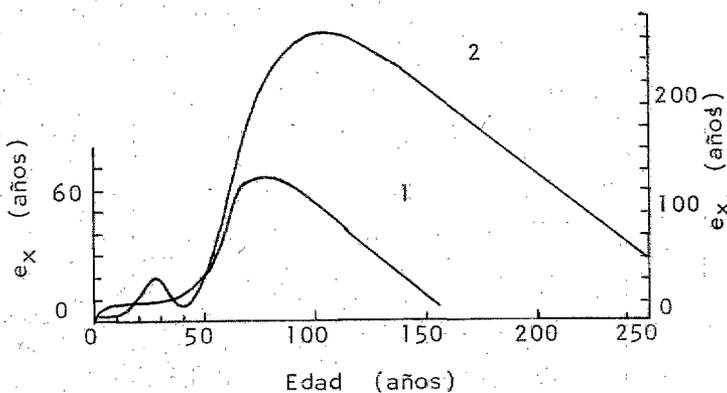


FIG. 4. Tendencias generales de la esperanza de vida ( $e_x$ ) de árboles tropicales pertenecientes a los estratos superiores de selva alta perennifolia: 1. Euterpe globosa (Palmae), 2. Pentaclethra macroloba (Leguminosae). (Tomado de Sarukhán 1980).

vegetación arbórea, encontrada después de dos años de producidas las aberturas, dependió principalmente del porcentaje de insolación en el suelo. En cualquier circunstancia, el crecimiento de las plántulas y juveniles de todas las especies arbóreas, incluyendo las supuestamente más tolerantes a la sombra, fue favorecido por las aberturas. En las aberturas pequeñas ( $100 \text{ m}^2$  o un poco más), con 10 a 20 veces mayor la iluminación a nivel del suelo que en una zona madura, la vegetación consistía principalmente de pequeños árboles de especies primarias, resultado del crecimiento de plántulas y juveniles ya establecidos; no obstante, con una iluminación 15 veces mayor, se encontraron unos cuantos individuos de especies fuertemente demandadoras de luz tales como los de Cecropia sp., el género pionero típico de las selvas neotropicales. Bajo las aberturas grandes (mayores a  $500 \text{ m}^2$ ), con un 50 a 100 % de insolación, se produjo una sucesión secundaria. Si bien los individuos jóvenes de especies primarias que estaban presentes en estos sitios mostraron incrementar su crecimiento, su posterior desarrollo fue suprimido por el crecimiento vigoroso de especies secundarias pioneras.

Kramer (1933) observó eventos similares a los anteriores en una selva alta perennifolia en el oeste de Java: en aberturas menores a  $1000 \text{ m}^2$  los árboles jóvenes de especies primarias, que ya estaban establecidos antes de producirse las aberturas, mostraron un crecimiento activo y formaron la vegetación predominante; esta regeneración de especies primarias fue fuertemente suprimida por el crecimiento vigoroso de especies secundarias en aberturas de más de  $5000 \text{ m}^2$ . (Al parecer, por estos dos

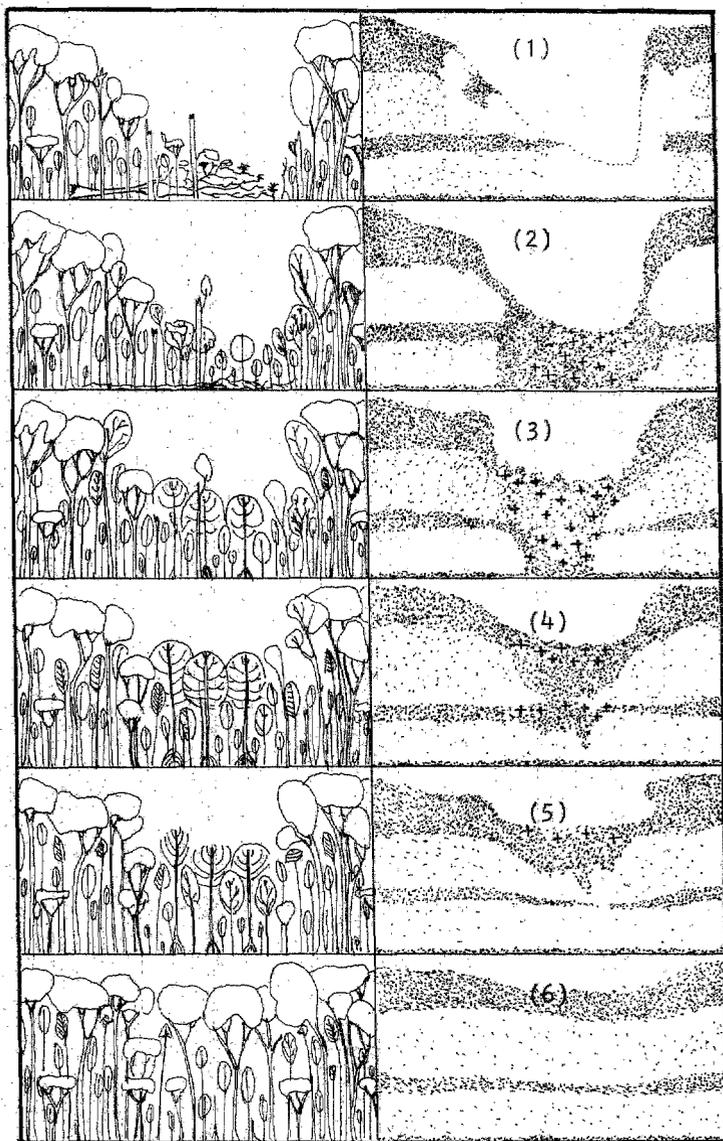
ejemplos, el tamaño de la abertura en el dosel con la que ocurre una sucesión secundaria puede variar entre las distintas comunidades de selva alta perennifolia del mundo, posiblemente en función de las propiedades fisiológicas particulares de la flora que compone a cada comunidad, v.gr. las especies pioneras del neotrópico (por ejemplo las de Surinam) pueden ser menos demandadoras de luz que las de Asia (por ejemplo las del oeste de Java). Otra posibilidad es que la alta diversidad de especies vegetales generalmente observada en las selvas altas perennifolias de Asia (Whitmore, 1975), condiciona a que el umbral de perturbación (y de aquí que el tamaño de la abertura en el dosel) necesario para relajar las relaciones competitivas de especies primarias, que permita la entrada de especies secundarias, sea mayor que en las selvas altas perennifolias de América, relativamente menos ricas en especies que las asiáticas.

A excepción de los trabajos antes mencionados no existen otros que hayan intentado registrar lo que sucede en las zonas con el dosel abierto. Hallé *et al.* (1978) considerando su esquema de la silvigénesis, delinean, de una forma descriptiva muy general, lo que puede ocurrir en el epicentro de una zona de perturbación si se efectúa un proceso sucesional (ver Fig. 5). Lo que a continuación se describe está basado en las ideas de estos autores acerca de la sucesión de árboles dentro de las selvas altas perennifolias de la Guayana Francesa.

Al principio de la sucesión, en el epicentro de una zona de perturbación, se presenta una fase pionera representada en las selvas neotropicales por especies secundarias tales como

FIG. 5. Sucesión en una zona de perturbación.

(1) Destrucción: el conjunto de meristemas y semillas del suelo se activa con la perturbación. (2) Comienza la restauración: los meristemas y semillas empiezan a crecer. (3) Fuerte competición: comunidad sin estructura, compuesta por pioneras que compiten. (4) Fase homeostática: los árboles pioneros alcanzan su crecimiento máximo. (5) Muerte de los árboles pioneros: competencia entre árboles jóvenes de especies más tolerantes a la sombra encontrados en las partes bajas del dosel. (6) Fase homeostática: un nuevo conjunto estructural que se compone y mantiene por este segundo grupo de árboles. + = Meristemas de los árboles pioneros. El punteado en los cuadros de la derecha representa meristemas en las ramas de los árboles y en las semillas localizadas en el suelo. (Tomado de Hallé et al., 1978).



Cecropia obtusifolia (Moraceae), Ochroma lagopus (Bombacaceae), Heliocarpus appendiculatus (Tiliaceae), Trema micrantha (Ulmaceae), etc. Esta etapa puede durar entre 5 y 10 años. Cuando estos árboles llegan a la madurez forman un solo conjunto estructural con un dosel poco denso. Este estado puede alcanzarse entre los 10 y 20 años después de la perturbación. El indicador usado para fechar la duración de la fase pionera es la edad máxima de especies secundarias comunes como Cecropia sp. (Schulz, 1960, menciona que Cecropia sp. puede crecer en parcelas puras y obtener en esas condiciones 10 m de altura en dos años; Sarukhán (1968) encontró comunidades secundarias que tenían de 10 a 20 años de sucesión dominadas por Cecropia obtusifolia y Heliocarpus appendiculatus en la parte Sureste de la Planicie Costera del Golfo de México).

Los árboles secundarios de la fase pionera son producto de la germinación de semillas provenientes de otros puntos de la selva con vegetación secundaria en desarrollo o de porciones de vegetación secundaria que se encuentran en los bordes de la selva primaria; y que funcionan como focos de infección de zonas de perturbación recientes dentro de la comunidad. Estas semillas pueden ser dispersadas por animales (v.gr. aves y murciélagos) o por el viento (Trejo, 1976; Vázquez-Yanes, 1976). Al parecer, al ser dispersadas, estas diásporas se integran al "banco de semillas" del suelo de zonas maduras de la selva (donde su diversidad y número parece ser mayor que el de las semillas de especies primarias -Guevara y Gómez-Pompa, 1972). Debido a que las semillas de especies pioneras parecen tener mecanismos de latencia (Vázquez-Yanes, op.

cit.; Whitmore, 1975), que pueden mantenerlas viables por períodos largos de tiempo, éstas son las originadoras del primer grupo arbóreo que participa en la sucesión al inducirse su germinación cuando se produce una perturbación abriendo grandes claros en el dosel. A este respecto, Vázquez-Yanes (1974) encontró que 27 especies secundarias de una selva alta perennifolia del sur de Veracruz poseían semillas con latencia impuesta por factores de luz y temperatura. La latencia desapareció cuando las semillas se expusieron a temperaturas altas y a altos niveles de iluminación. Estas son condiciones que se presentan en una zona de perturbación reciente. Sin embargo, aún queda por determinarse si la latencia de esas semillas es suficiente como para mantenerlas viables por largos períodos de tiempo, antes de que se presente una perturbación. O bien, es posible que, las semillas recientemente incorporadas a la zona de perturbación sean las que germinen originando a los árboles pioneros.

Cuando los árboles pioneros mueren se establecen otros árboles de especies demandadoras de luz, de ciclos de vida más largos. Los árboles jóvenes de estas especies se desarrollan bajo el dosel de los árboles pioneros que permiten aún la entrada de porcentajes altos de insolación. Los nuevos árboles forman ahora una segunda fase o postpionera. Entre las especies que se presentan en esta fase en las selvas de la Guayana Francesa se citan a Spondias mombin, Tapirira guianensis (Anacardiaceae), Astrocaryum paramaca (Palmae), Hymenaea courbaril (Leguminosae); Jacaranda copaia, Tabebuia spp. (Bignoniaceae), Apeiba spp. (Tiliaceae). Cuando estos

árboles alcanzan su crecimiento máximo se forman dos conjuntos estructurales; un estrato superior y un estrato de pequeños árboles entre 8 y 10 m de alto. La duración de la fase postpionera es más difícil de fechar ya que se desconoce la edad máxima de la mayoría de estas especies; sin embargo se sabe que en Surinam, Virola surinamensis, que puede adjudicarse a esta fase, se desarrolla y muere en 40 años, período que cubriría aproximadamente la transición del estado de crecimiento activo al estado de madurez de los árboles de esta fase (Hallé et. al., 1978).

Al morir los árboles de la fase postpionera se dispara el crecimiento activo de los árboles de una tercera fase. En ella se presentan árboles de otro complejo florístico (incluyendo especies como la pantropical Ceiba pentandra) con copas de ramas reiteradas profusamente, lento crecimiento, ciclos de vida más largos y ramas más delgadas que las de los árboles de las fases anteriores. Al madurar estos árboles, se establecen tres conjuntos estructurales, dos arborescentes y uno arbustivo. No hay datos para fechar la duración de esta fase.

Después de la tercera fase se pueden presentar otras fases, sucediéndose como se ha descrito para las anteriores. En las fases avanzadas se establece un bloque arbóreo organizado en conjuntos estructurales mejor definidos en estratos. Este bloque arbóreo es el constitutivo de las zonas maduras de las selvas altas perennifolias y el número de estratos que pueden ser reconocidos en tales zonas varía entre las selvas del mundo de acuerdo con las condiciones edá

ficas y climáticas de una localidad particular (Richards, 1957). En general, se pueden distinguir cuatro estratos arbóreos: El de árboles emergentes, un estrato superior, un estrato medio y un estrato inferior (Richards, op. cit.; Sarukhán, 1968; Whitmore 1975; Longman & Jeník, 1974). Entre las emergentes se encuentran los gigantes de las selvas altas perennifolias con copas de 18 a 20 m de diámetro, troncos de 1.5 m de diámetro o más y grandes contrafuertes, representadas por Shorea spp., Dipterocarpus spp., (Dipterocarpaceae), Koompassia excelsa (Leguminosae) y Dryobalanops aromatica (Annonaceae), algunos con más de 80 m de altura, en las selvas altas perennifolias de Malasia (Whitmore, op. cit.). En las selvas neotropicales se presentan árboles de Gutteria anomala (Annonaceae), Swietenia macrophylla (Meliaceae) y Terminalia amazonia (Combretaceae) con alturas de 65 a 75 m.

Aún cuando pudiera parecer que todas las especies arbóreas de las fases avanzadas son tolerantes a la sombra, por la premisa de que reemplazan a los árboles demandadores de luz de las fases previas, varios hechos sugieren que las especies de los árboles emergentes y del estrato superior son también demandadoras de luz y que únicamente las del estrato medio e inferior pueden considerarse como tolerantes a la sombra: i) la estructura diamétrica de las especies de los estratos superiores muestran carencia de individuos en las clases diamétricas inferiores (ver ejemplos en Jones, 1956; Schulz, 1960; Sarukhán, 1968; Longman & Jeník, 1974; Whitmore, 1975); por el contrario las especies del

estrato medio e inferior muestran estructuras diamétricas log-normal (ver ejemplos en las citas anteriores); ii) las especies arbóreas de los estratos superiores tienden a mostrar patrones de distribución agregados (ver ejemplos en Schulz, 1960); al parecer las agregaciones de estos árboles son el resultado del crecimiento coétaneo de individuos jóvenes favorecidos con la creación de aberturas grandes que se forman al caerse árboles del dosel superior (Oldeman, 1978); iii) la mayoría de los árboles de los estratos superiores mantienen debajo de su copa un "tapete" de plántulas que se renueva continuamente, una cohorte de plántulas muere pero es reemplazada por una nueva al germinar las semillas diseminadas de abundantes cosechas (Whitmore, 1975; Sarukhán, 1980); bajo la copa del árbol parental, a niveles de iluminación reducidos, estas plántulas mantienen un crecimiento mínimo pero si se produce un claro grande en el dosel, las plántulas y los juveniles incrementan notablemente su crecimiento (ver ejemplos en Schulz, 1960 y Ng, 1978).

Un ejemplo notable de lo anterior lo encontramos con Nectandra ambigens (Lauraceae), una especie arbórea que representa aproximadamente el 37% de los árboles del estrato superior (20 a 35 m de altura) de una selva alta perennifolia de la región de Los Tuxtlas, Veracruz; y que parece mostrar la estructura típica de una especie demandadora de luz. Un diseño experimental, que duró un año, permitió mostrar que las plántulas expuestas a la luz solar directa, en zonas de la selva con aberturas grandes en el dosel, crecieron más en biomasa, altura y produje-

ron más hojas que las plántulas que se localizaron bajo las condiciones de una zona madura de esta selva (Córdova, 1979). Por el contrario, parece ser que las plántulas y juveniles de los árboles de estrato medio e inferior crecen continuamente en lugares que reciben pequeños parches de luz ("sunfleck-light") (Longman & Jeník, 1974). Los datos de Wyatt-Smith (1966) apoyan esta observación ya que con ellos se puede estimar que la probabilidad de reclutamiento de un árbol a un tamaño mínimo de 10 cm de diámetro troncal, es mayor en las especies de los estratos inferiores que en las especies pioneras y de los estratos superiores. En estas últimas la probabilidad de reclutamiento tiene valores muy bajos (ver Tabla 3).

Aunado a los puntos anteriores podemos añadir las declaraciones de Hartshorn (1978) de que en las selvas de Costa Rica aproximadamente el 75 % de las especies del dosel superior son demandadoras de luz y que el número de especies demandadoras de luz decrece a medida que se desciende hacia las partes internas de la comunidad. Declaraciones similares se pueden encontrar en Tomlinson & Zimmermann (1978, Capítulos 23-27).

Todo lo expuesto anteriormente sugiere que los árboles de los estratos superiores empiezan su crecimiento hacia las partes más altas del dosel, lo que puede durar hasta siglos, cuando se produce la caída de un árbol y la consecuente zona de perturbación. Las estimaciones de Nicholson (1965) dan edades que fluctúan entre 130 y 570 años para varias especies emergentes de selvas altas perennifolias de Sabah (Borneo) y de 60 a 260 pa-

TABLA 3. Probabilidad de muerte y reclutamiento (probabilidad de alcanzar 10 cm de d.a.p.) en un período de 12 años (1947 - 1959) para especies arbóreas pioneras, para especies arbóreas de los estratos inferiores y para especies de los estratos superiores de una selva alta perennifolia en Sungei Menyala, Malasia (calculados con datos de Wyatt-Smith, 1966). N = número de especies observadas.

| ESPECIES                          | $\bar{X}$ DE ARBO-<br>LES/ESPE-<br>CIE EN<br>1947 | $\bar{X}$ DE RE-<br>CLUTAS/<br>ESPECIE<br>HASTA<br>1959 | $\bar{X}$ DE MUER-<br>TES/ESPE-<br>CIE HASTA<br>1959 | PROBLABI-<br>LIDAD DE<br>RECLUTA-<br>MIENTO | PROBABILIDAD<br>DE MUERTE |
|-----------------------------------|---|---|--|---|---------------------------|
|                                   | (a)   | (b)   | (c)  | (b)/(a)                                     | (c)/(a)                   |
| PIONERAS<br>(N = 5)               | 5.8   | 0.4   | 3.6  | 0.07  | 0.62                      |
| DEL DOSEL<br>BAJO<br>(N = 7)      | 13.6  | 1.8   | 3.0  | 0.13  | 0.22                      |
| DEL DOSEL<br>SUPERIOR<br>(N = 10) | 19.8  | 0.8   | 4.7  | 0.04  | 0.24                      |

ra otras del estrato superior; sin embargo, las especies de los estratos inferiores de estas selvas parecen ser más longevas, ya que se encontró un rango de edades de 110 a 720 años -lo que se puede deber a la capacidad de estos árboles para mantenerse en un crecimiento mínimo por períodos prolongados bajo las condiciones umbrías de las zonas maduras de la comunidad-.

Cuando los árboles de los estratos superiores de las últimas fases de la sucesión, que muestran una reiteración muy abundante (Hallé et al., 1978), entran a la senescencia, la probabilidad de que ocurra una nueva perturbación se hace casi del 100 %. Cuando un gran árbol cae, la zona (antes madura) es regresada a la primera fase pionera (o etapa de apertura de Whitmore), iniciándose así un nuevo ciclo de rejuvenecimiento.

De acuerdo con la concepción de los autores que han tratado de describir el proceso de renovación y con la información expuesta, se puede decir que las selvas altas perennifolias son comunidades dinámicas y heterogéneas: mientras algunos árboles del dosel caen en puntos distintos de la comunidad y a tiempos diferentes; otros sitios, después de haber sufrido perturbaciones, se encuentran bajo sucesión vegetal dirigiéndose a un nuevo estado de madurez, en tanto que, la mayor parte de una selva se encuentra en estado de madurez con alta homeostasis microclimática. Hallé et al. (1978) estiman que en una selva alta perennifolia de la Guayana Francesa del 3 al 4 % de la superficie de una parcela de la comunidad está ocupada por perturbaciones muy recientes (provocada por la caída de árboles), alrededor del 10 al 20 % es-

tá bajo vegetación secundaria (correspondiendo a las porciones en etapa de construcción según Whitmore) y lo restante por selva homeostática o madura. De manera similar, Poore (1968) estimó que en una superficie de 12.2 ha de una selva alta perennifolia de Malasia, cerca del 19 % (2.3 ha) estaba ocupada por perturbaciones naturales recientes (porciones en etapa de abertura según Whitmore), aproximadamente el 22 % (2.7 ha) por porciones de vegetación con indicios de perturbaciones pasadas (en etapa de construcción) y el 59 % (7.2 ha) por vegetación no perturbada o madura.

Aún cuando de la amplia información sinecológica que se tiene para las selvas altas perennifolias, realmente poco se sabe de la sinecología de procesos como el de la sucesión, actuando como parte de la dinámica de renovación de estas comunidades. La mayor parte del conocimiento del fenómeno de sucesión secundaria, en las regiones cálido-húmedas, proviene del estudio de comunidades secundarias de las selvas primarias y no como resultantes de la acción de agentes naturales de perturbación (Sarukhán, 1964; Sousa, 1963; Sarukhán, 1968; Rico 1972). Es precisamente con la información provista por este tipo de trabajos que es posible asignar a una especie como secundaria o primaria, dependiendo si está presente a principios de la sucesión o en estadios tardíos de ésta, respectivamente (van Steenis, 1958; Sousa, *op. cit.*). Sin embargo, queda por averiguar si la designación de una especie como secundaria o primaria, en una comunidad secundaria, corresponde a su funcionamiento (v.gr. tiempo de aparición en la sucesión, dominancia y requerimientos de establecimiento) como tal

en alguna de las diferentes fases del ciclo de renovación de una comunidad primaria de selva alta perennifolia. Si poco se sabe de los efectos que tiene sobre el curso de una sucesión, en una comunidad secundaria, factores como el tiempo en el que se efectúa la perturbación, intensidad de la perturbación (si se dejan o no en el suelo estructuras vegetativas como rizomas, bulbos o "tocones" al efectuarse la perturbación), agente causante de la perturbación (si incluye fuego o no), etc., (ver al respecto Sarukhán, 1964); menos aún se sabe como puede proceder una sucesión dentro de la comunidad de una selva primaria bajo la acción variable de estos factores y otros que incidan sobre la dinámica de poblaciones de semillas, plántulas, juveniles (y otros como los meristematos de los árboles dañados) de especies que se suceden dentro del marco de una perturbación natural. Por lo tanto, quedan por responderse preguntas tales como: ¿Cuál es la importancia relativa de estos factores y de cada uno de los elementos regenerativos de los árboles en el proceso de renovación de la comunidad?

Hartshorn (1978) ha señalado una serie de factores físicos y bióticos que pueden actuar como selectivos en el establecimiento de especies arbóreas que potencialmente pueden colonizar un sitio de selva primaria que haya sido perturbado por la caída de árboles. Teóricamente, postula como importantes a las mostradas en la Tabla 4. De este modo, si tenemos diferentes zonas perturbadas de una forma natural (en etapa de abertura según Whitmore) con condiciones ambientales que difieran en algunos de los factores señalados por Hartshorn, por ejemplo diferente tamaño de abertura y como consecuencia distinto microclima, los procesos suce-

TABLA 4. Consideraciones teóricas de la dinámica de renovación de las selvas altas perennifolias en relación con factores importantes en la ocupación exitosa de especies arbóreas en zonas perturbadas por la caída de árboles (de Hartshorn, 1978)

---

1. El tiempo en el que ocurre la perturbación es importante ya que la mayoría de las especies arbóreas tropicales producen semillas de una forma intermitente. La mayoría de las especies arbóreas que dependen de aperturas en el dosel parecen no tener mecanismos de latencia ni plántulas tolerantes a la sombra que permita a su progenie persistir dentro o sobre el suelo de la selva hasta que ocurra una perturbación. Por esto, debe existir una relación directa entre el tamaño de las semillas y el período de tiempo en el que la zona perturbada es colonizable por las especies.
2. La proximidad de la fuente de semillas a una zona recién perturbada y los mecanismos de dispersión deben ser determinantes importantes de qué especies consiguen llegar a la zona de perturbación. La baja densidad de individuos reproductivos de muchas especies arbóreas y la presencia de especies dioicas puede dar como resultado distancias considerables entre la fuente de semillas y una zona perturbada.
3. Diferentes condiciones del substrato de una zona perturbada, v.gr. un suelo mineral, la degradación del tronco y los restos de la copa del árbol caído, pueden tener un efecto selectivo sobre la germinación o el establecimiento de plántulas de especies diferentes.
4. El tamaño de la abertura del dosel influye en qué especies colonizan una zona perturbada. Entre más grandes sean las aberturas más son las especies pioneras que hay en la zona perturbada. El tamaño de las aberturas probablemente tiene un efecto importante en los cambios del microclima, competencia a nivel de las raíces de los árboles y probablemente en la infección endomicorrizal.
5. Es probable que las relaciones planta-herbívoro sean importantes en determinar qué especies colonizan exitosamente una zona perturbada. Experimentalmente se ha probado que hay un rango amplio de palatabilidad foliar en alrededor de 100 especies arbóreas de La Selva (Costa Rica). El nivel

(Cont.)

de defensa debe de estar positivamente relacionado con la abundancia de la especie, v.gr. una planta debe de recibir mayor presión de herbívoros en lugares donde ésta es más común que en lugares donde es rara. Hay indicios de que las especies raras en las zonas perturbadas son más palatables que las que son más comunes en tales zonas. Si las especies comunes en las zonas perturbadas tienen niveles de defensa mayores que las especies raras, las últimas podrían tener mayor proporción de energía disponible para las interacciones competitivas. La mayor capacidad competitiva de las especies raras en ausencia de herbívoros puede ayudar a entender la persistencia de especies raras en las selvas altas perennifolias.

---

sionales que pueden ocurrir dentro de cada una podrían tomar diferentes rutas hacia la restauración de la estructura madura, de acuerdo a las especies que puedan colonizar inicialmente la zona (si pioneras o no) y a los cambios sinecológicos (v.gr. alteración del microclima y de la rizósfera) que resulten de la presencia de tales especies.

Todos los factores mencionados por Hartshorn se pueden tomar como parte de hipótesis de trabajos empírico-experimentales que prueben o modifiquen estas ideas. Particularmente, las relaciones planta-herbívoro parecen cobrar una relevancia notable en la sobrevivencia y regeneración de las especies arbóreas de las selvas. Los trabajos de Janzen (ver por ejemplo 1970 y 1971), sobre la relación planta-depredador, han hecho evidente que las especies arbóreas, del trópico cálido-húmedo, tienen depredadores hospedero-específicos a nivel de semillas y plántulas que combinados con patrones de dispersión de semillas (Janzen, 1978), bajo la copa del árbol parental, determinan diferentes probabilidades de que una semilla pueda llegar a germinar y establecerse como juvenil a cierta distancia del árbol progenitor. Sería de sumo interés conocer que cambios ocurrirían en estas probabilidades si el árbol parental estuviese en diferentes ambientes del ciclo de renovación de la comunidad. El éxito de establecimiento de una especie, en alguna fase del ciclo de renovación, podría depender entonces de la combinación de una estrategia de escape al depredador con una estrategia óptima de utilización del ambiente lumínico que rodea a las plántulas y juveniles que han escapado al depredador.

Si bien se señala que la sucesión en las comunidades boscosas procede a través del reemplazamiento de árboles, desde extremos demandadores de luz a extremos tolerantes a la sombra, ningún intento se ha hecho para probar este supuesto en las selvas altas perennifolias donde, como ya se mencionó, parece ser válido para las especies de los estratos inferiores pero no para las que ocupan los estratos superiores.

Horn (1975, 1976), haciendo el estudio más formal que es conocido sobre sucesión de árboles, intentó probar esta hipótesis con un modelo teórico que después aplicó a bosques de zonas templadas de Norte América. Trabajando con el factor luz como única variable dependiente para el establecimiento de los árboles durante la sucesión, postuló dos tipos de estrategias de captación de luz en los árboles en relación con el tamaño de las hojas y la organización de éstas en la copa: árboles con copas multiestratificadas (copas de varias capas de hojas pequeñas dispuestas difusamente y al azar) y árboles con copas monoestratificadas (copas de una sola capa de hojas grandes dispuestas uniformemente). Al relacionar la forma de las hojas, la distancia máxima de proyección de sombra de las hojas según su diámetro, la tasa fotosintética por unidad de área foliar y evapotranspiración de las hojas, encontró que los árboles multiestratificados deberían reemplazar a los árboles monoestratificados a niveles altos de iluminación (más del 50 % de insolación); por lo que, dice Horn, los árboles multiestratificados deben ser demandadores de luz y los monoestratificados tolerantes a la sombra. Así que, según su modelo, la sucesión debería pro-

mo el de Horn, aplicable a estas comunidades. Hay una serie de trabajos que han intentado relacionar la geometría de los árboles del trópico cálido-húmedo (considerando la forma y tamaño de las hojas, crecimiento del tronco y ramas, forma de la copa, etc.) con los microclimas que ocupan dentro de las fases del ciclo de renovación de las selvas altas perennifolias (Hallé et al., 1978; Asthon, 1978; Brünig, 1979). Algunos resultados de estos trabajos no concuerdan con la teoría de Horn, ya que, por ejemplo, la copa de los árboles pioneros en las selvas altas perennifolias son monoestratificadas con hojas grandes y no multiestratificadas con hojas pequeñas como señala la teoría. Las respuestas a este tipo de discordancias parecen localizarse a nivel fisiológico, bajo la consideración de otros factores microclimáticos además de la luz (Parkhurst & Loucks, 1972; Givnish & Vermeij : in Asthon, 1978); de la forma en la que un árbol asigna su energía no reproductiva en la construcción de ramas y ramillas verticales (ortótropos) y/o horizontales (plagiótropos) y de la posición que guardan las hojas respecto a los rayos de luz solar (Asthon, op. cit.; ver también Tomlinson & Zimmermann, 1978, secciones III y V).

Desde el punto de vista estructural tampoco se tiene un panorama claro de lo que ocurre durante la transición del estado perturbado al estado maduro dentro de una selva primaria. Porque, si bien Hallé y Oldeman describen el proceso de renovación de las selvas altas perennifolias con cambios estructurales, éstos son muy generales y no dan información cuantitativa alguna de ellos, ni en qué medida las especies de cada supues-

Si bien se señala que la sucesión en las comunidades boscosas procede a través del reemplazamiento de árboles, desde extremos demandadores de luz a extremos tolerantes a la sombra, ningún intento se ha hecho para probar este supuesto en las selvas altas perennifolias donde, como ya se mencionó, parece ser válido para las especies de los estratos inferiores pero no para las que ocupan los estratos superiores.

Horn (1975, 1976), haciendo el estudio más formal que es conocido sobre sucesión de árboles, intentó probar esta hipótesis con un modelo teórico que después aplicó a bosques de zonas templadas de Norte América. Trabajando con el factor luz como única variable dependiente para el establecimiento de los árboles durante la sucesión, postuló dos tipos de estrategias de captación de luz en los árboles en relación con el tamaño de las hojas y la organización de éstas en la copa: árboles con copas multiestratificadas (copas de varias capas de hojas pequeñas dispuestas difusamente y al azar) y árboles con copas monoestratificadas (copas de una sola capa de hojas grandes dispuestas uniformemente). Al relacionar la forma de las hojas, la distancia máxima de proyección de sombra de las hojas según su diámetro, la tasa fotosintética por unidad de área foliar y evapotranspiración de las hojas, encontró que los árboles multiestratificados deberían reemplazar a los árboles monoestratificados a niveles altos de iluminación (más del 50 % de insolación); por lo que, dice Horn, los árboles multiestratificados deben ser demandadores de luz y los monoestratificados tolerantes a la sombra. Así que, según su modelo, la sucesión debería pro-

ceder de árboles multiestratificados, estableciéndose como pioneros, que son reemplazados por árboles monoestratificados a medida que el nivel lumínico de las plántulas y juveniles disminuye. Sin embargo, considera, dado que el índice de área foliar de los monoestratificados debe ser menor que el de los multiestratificados, el cociente área foliar productiva entre tejido de soporte no productivo (raíces, tronco y ramas) debe decrecer más rápidamente en los primeros a medida que el árbol consigue más altura; así, hay un límite de crecimiento en altura menor en los árboles monoestratificados cuando han crecido hasta el estado en el que toda la energía fijada por las hojas se gasta en mantener los tejidos no productivos. Por lo tanto, según Horn, el tamaño máximo de los árboles monoestratificados debe ser menor que el de los árboles multiestratificados creciendo en el mismo lugar. Bajo esta consideración, un bosque, en las etapas tardías de la sucesión, estaría compuesto por árboles multiestratificados ocupando la parte superior del dosel y árboles monoestratificados ocupando las partes inferiores del mismo; de tal forma que, se debería encontrar en los bosques una tendencia a la disminución del número de capas foliares en la copa de los árboles yendo de un mayor número en la parte alta del dosel a menor número de capas en las partes bajas de éste. Por otro lado, añade, dado que la sombra producida por los árboles monoestratificados debe impedir el establecimiento de juveniles de los árboles multiestratificados, estos últimos deben mantenerse en la comunidad creciendo en sitios con aberturas en el dosel (ocasionadas por ejemplo por la caída de árboles) donde el nivel de iluminación es alto. Lo anterior impli-

ca que la comunidad "clímax" resultante sería un mosaico de diferentes estados sucesionales (ver también Horn, 1976') (¡ lo mismo que se expresó para las selvas altas perennifolias !).

Haciendo observaciones en bosques de New Jersey, USA, Horn pudo probar su teoría y constatar que: i) La sucesión de árboles, en las zonas templadas, procede a través del reemplazamiento de árboles demandadores de luz a árboles tolerantes a la sombra, ii) durante la sucesión, el número de capas foliares por árbol disminuye, iii) el número de capas foliares por árbol disminuye desde las partes altas del dosel hacia las partes bajas de éste y iv) muchos bosques supuestamente en estado "clímax" son comunidades formadas por porciones de vegetación en distintos estadios sucesionales. Por otro lado, la teoría de Horn corrobora la observación de que la productividad neta debe ir en decremento a medida que avanza la sucesión (Odum, 1969; Margalef, 1974) hacia un estado estable, donde la respiración y producción de los árboles debe estar en equilibrio. El estado estable, señala Horn, no está referido a estructuras estables de edades de los árboles, ya que en el "clímax" la estructura de edades de los árboles de la parte superior del dosel muestran ser más bien seniles (muchos adultos y pocos jóvenes), sino a la composición florística de la comunidad ya que ésta puede mantenerse más o menos constante a través del tiempo.

La gran diversidad de especies arbóreas de las selvas altas perennifolias, contrastada con la baja diversidad de especies arbóreas de los bosques en zonas templadas, acarrea mayores dificultades a la construcción de modelos sucesionales, co

mo el de Horn, aplicable a estas comunidades. Hay una serie de trabajos que han intentado relacionar la geometría de los árboles del trópico cálido-húmedo (considerando la forma y tamaño de las hojas, crecimiento del tronco y ramas, forma de la copa, etc.) con los microclimas que ocupan dentro de las fases del ciclo de renovación de las selvas altas perennifolias (Hallé et al., 1978; Asthon, 1978; Brünig, 1979). Algunos resultados de estos trabajos no concuerdan con la teoría de Horn, ya que, por ejemplo, la copa de los árboles pioneros en las selvas altas perennifolias son monoestratificadas con hojas grandes y no multiestratificadas con hojas pequeñas como señala la teoría. Las respuestas a este tipo de discordancias parecen localizarse a nivel fisiológico, bajo la consideración de otros factores microclimáticos además de la luz (Parkhurst & Loucks, 1972; Givnish & Vermeij : in Asthon, 1978); de la forma en la que un árbol asigna su energía no reproductiva en la construcción de ramas y ramillas verticales (ortótropos) y/o horizontales (plagiótropos) y de la posición que guardan las hojas respecto a los rayos de luz solar (Asthon, op. cit.; ver también Tomlinson & Zimmermann, 1978, secciones III y V).

Desde el punto de vista estructural tampoco se tiene un panorama claro de lo que ocurre durante la transición del estado perturbado al estado maduro dentro de una selva primaria. Porque, si bien Hallé y Oldeman describen el proceso de renovación de las selvas altas perennifolias con cambios estructurales, éstos son muy generales y no dan información cuantitativa alguna de ellos, ni en qué medida las especies de cada supues-

ta fase de la silvigénesis contribuyen a la conformación estructural de su fase. Esto es importante ya que la consideración de características estructurales de una comunidad tales como el número de individuos de una parcela y sus áreas basales y coberturas, posibilita la determinación de atributos comunitarios como la estimación de la biomasa en pie o de la diversidad de especies que componen una comunidad. El análisis estructural de parcelas de diferente edad sucesional permite determinar cambios tanto en la biomasa como en la diversidad a través de la sucesión. Además, hace posible señalar los estadios de la sucesión en los que el ambiente puede soportar un mayor o menor número de individuos y/o especies y se obtiene información acerca de los requerimientos de establecimiento de las especies que se suceden. Lo último puede ser particularmente sugerente respecto a la capacidad competitiva de las especies (entendiéndose por capacidad competitiva la aptitud de los individuos de una especie, respecto a los de otras especies que crecen en el mismo habitat, para cumplir su ciclo de vida y dejar descendencia, -Sakai, 1961-). Como una premisa se podría esperar que cuando una especie constituye una mayor fracción de la estructura de una comunidad que otras especies, la primera "explota" de una forma más eficiente los recursos del ambiente que las otras. Esto es un problema de competencia si las especies que crecen bajo condiciones ambientales similares ocupan un mismo nivel trófico (el de productores primarios en las plantas). Lo anterior se acentúa si las especies vegetales ocupan el mismo estrato en el dosel de la comunidad, e.g. bajo la influen-

cia del mismo nivel lumínico. (Aunado a lo anterior, existen múltiples factores bióticos como depredación, polinización, fenología floral, de fructificación y foliar que pueden ser determinantes en el éxito competitivo de una especie vegetal).

El delineamiento de los cambios estructurales que puede ocurrir en una comunidad vegetal en proceso de sucesión secundaria en el trópico cálido-húmedo dado por Sarukhán (1968), puede ser tomado como patrón de comparación a los que pueden ocurrir durante una sucesión vegetal dentro de una selva primaria. En la figura 6 se muestran algunas tendencias de cambio en la estructura de comunidades secundarias de distinta edad de perturbación, resultantes de la tala de selvas altas perennifolias primarias, encontradas por este autor. A continuación describiremos estas tendencias.

El número de individuos en una hectárea (Fig. 6a) varía abruptamente durante la sucesión. Hay dos máximos, uno en los 10 primeros años en el que individuos de especies pioneras se han establecido. Después de este punto hay una reducción considerable, debida a la muerte de muchos árboles pioneros. El otro pico se encuentra hacia los 55 años, reflejando la entrada de individuos jóvenes de especies primarias que se establecerán en los estadios tardíos de la sucesión.

La situación por estratos (Fig. 6e) permite observar que siempre el estrato inferior contribuye con una proporción mayor al número total de individuos de la comunidad, a excepción de los 55 años donde el porcentaje aportado por este estrato es mí-

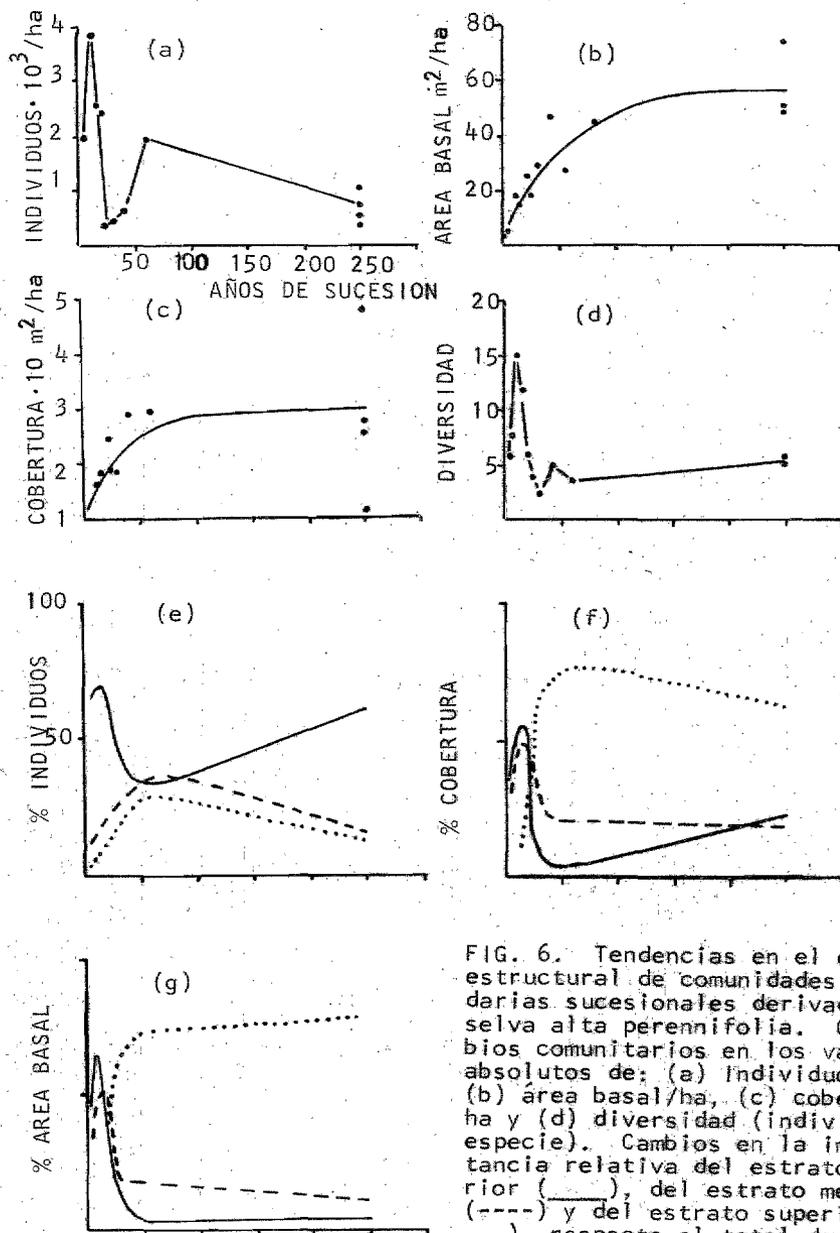


FIG. 6. Tendencias en el cambio estructural de comunidades secundarias sucesionales derivadas de selva alta perennifolia. Cambios comunitarios en los valores absolutos de: (a) individuos/ha, (b) área basal/ha, (c) cobertura/ha y (d) diversidad (individuos/especie). Cambios en la importancia relativa del estrato inferior (—), del estrato medio (----) y del estrato superior (· · · ·), respecto al total de: (e) Número de individuos, (f) cobertura y (g) área basal. (Tomado de Sarukhan, 1968).

nimo, reflejando la desaparición de especies pioneras del estrato inferior. Lo anterior es también notable en los porcentajes de cobertura (Fig. 6f) y área basal (Fig. 6g) aportados por este estrato a los valores totales de la comunidad.

Los valores de área basal total (Fig. 6b) y cobertura total (6c) siguen patrones similares durante la sucesión. Después de incrementos graduales durante los primeros 150 años, el área basal tiende hacia un valor constante de  $60 \text{ m}^2/\text{ha}$ , en tanto que los valores de cobertura total se mantienen en promedio, después de 100 años de sucesión, en  $30 \cdot 10^3 \text{ m}^2/\text{ha}$ .

Respecto al área basal y cobertura relativa por estratos (Fig. 6f y 6g), en los 10 primeros años el estrato inferior contribuye con proporciones mayores que el estrato medio a los valores totales de área basal y cobertura, respectivamente; el estrato superior aún no está representado. Si bien el estrato superior tiene la menor proporción de individuos de la comunidad (Fig. 6e), éste contribuye con la mayor proporción del área basal y cobertura totales a través de la sucesión una vez que se ha constituido. Por otro lado, el estrato inferior parece contribuir más que el estrato medio a la cobertura de comunidades maduras (Fig. 6f).

Por último, el patrón mostrado por la diversidad (Fig. 6d), que cambia en forma parecida al número de individuos totales, indica que la diversidad máxima no se alcanza hacia los estados maduros, sino más bien, en las etapas tempranas o intermedias de la sucesión. El mismo fenómeno se ha observado en comunidades

vegetales sucesionales de latitudes templadas (Loucks, 1970). Sarukhán (1968) y Picket (1976) sugieren que este fenómeno ocurre cuando se mezclan grupos de especies pioneras que están por desaparecer de la comunidad con grupos de especies primarias, representadas por individuos jóvenes, que se establecerán en algún estrato del dosel de la comunidad en las etapas maduras de la sucesión. En esa situación los recursos del ambiente sostiene una diversidad máxima, enriqueciendo florísticamente a la comunidad.

Hay que resaltar que no puede haber un paralelo entre la secuencia de cambios estructurales que ocurren en una comunidad secundaria, como el ejemplo que se describió, y la secuencia que puede presentarse en una zona que fuese perturbada de una forma natural dentro de una selva primaria. En una comunidad secundaria la sucesión empieza casi enteramente con la germinación de semillas de plantas herbáceas y árboles pioneros (a menos que existan remanentes vegetativos de las plantas que son removidas por la perturbación tales como bulbos, rizomas o "tocones", que pueden funcionar como regeneradores de las plantas eliminadas). Dentro de una selva primaria, además de los anteriores elementos de regeneración, existen los árboles establecidos, ya sea como plántulas, juveniles o individuos maduros, que pueden contribuir al reestablecimiento de una estructura madura en una forma más rápida y quizás con otra secuencia.

Haciendo un resumen de todo lo anteriormente expuesto notamos lo siguiente:

- i. El proceso de renovación de las selvas altas perenniforo-

lias es cíclico.

ii. Las perturbaciones por la caída de árboles del dosel superior son frecuentes y son la causa principal de alteración de la estructura madura de las selvas primarias.

iii. Estas perturbaciones producen claros en el dosel lo que induce alteraciones en el microclima de las partes internas, haciéndolo semejante al macroclima.

iv. Hay dos grupos generales de especies arbóreas en las selvas altas perennifolias: a) "Nómadas biológicas", "demandadoras de luz" o "secundarias", que se desarrollan en sitios abiertos, con niveles altos de insolación, e incluyen especies de corta vida, o "pioneras", y de larga vida; b) "dryadas", "estacionarias", "tolerantes a la sombra" o "primarias", especies de larga vida que se desarrollan en condiciones de baja iluminación cuando jóvenes, sin necesidad de aberturas en el dosel.

v. Hay una transición gradual en el establecimiento de especies arbóreas demandadoras de luz a las extremas tolerantes a la sombra, que va de sitios con grandes claros en el dosel a sitios en los que impera la umbría en las partes bajas del dosel.

vi. Cuando el grado de la perturbación es pequeño (e.g. pequeñas aberturas en el dosel) el estado maduro del sitio se restaura con el crecimiento lateral (reiteraciones) de las ramas de los árboles adjuntos a la zona de perturbación; y por el crecimiento de árboles "jóvenes", de especies que ocupan los estratos superiores, que son liberados de la supresión al producirse la abertura. Cuando hay claros grandes

en el dosel se efectúa un proceso sucesional de árboles que va desde pioneros a demandadores de luz de larga vida.

vii. Cada zona perturbada por la caída de árboles contiene un conjunto de factores físicos y bióticos que pueden actuar como selectivos de que especies arbóreas pueden colonizarla.

viii. Las selvas altas perennifolias son mosaicos formados por porciones de vegetación en distintas fases de renovación. (Ambientalmente, son comunidades en parches para el crecimiento de las especies arbóreas).

La consideración de los puntos anteriores conducirá a un mejor entendimiento de la composición, estructura y funcionamiento de las selvas altas perennifolias como ecosistemas; asimismo, las respuestas básicas sobre el significado adaptativo (y posiblemente el entendimiento de las rutas evolutivas) de los diferentes rasgos fenotípicos a nivel morfológico, fisiológico, fenológico y de historia de vida, de las especies vegetales que habitan en estas comunidades, podrán obtenerse tomando en cuenta al ambiente o a los diferentes ambientes a los que una planta puede enfrentarse durante la dinámica de renovación.

## MATERIALES Y METODOS

### I. El Area de Estudio.

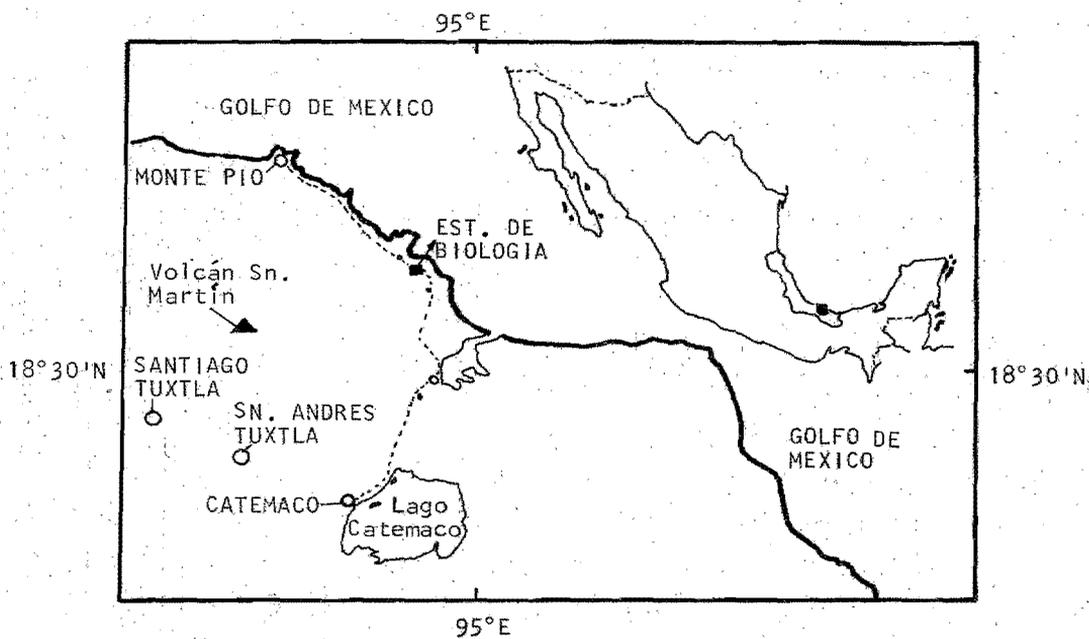
La comunidad vegetal en la que se realizó el presente trabajo se encuentra dentro de los terrenos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles, perteneciente al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

#### A. Localización geográfica.

La Estación se encuentra en la región conocida en general como Los Tuxtles ubicada en la parte sureste del estado de Veracruz. Geográficamente se encuentra entre los  $95^{\circ} 04'$  y  $95^{\circ} 09'$  de longitud oeste y entre los  $18^{\circ} 34'$  y  $18^{\circ} 36'$  de latitud norte, aproximadamente sobre el kilómetro 35 de una carretera de terracería que va del poblado de Catemaco al de Monte Pío (ver Mapa 1).

#### B. Geología y suelos.

Esta reserva biológica descansa sobre la ladera este del cerro El Vigía, uno de los vestigios del macizo volcánico de Los Tuxtles, ocupando un rango altitudinal de 150 a 530 m.s.n.m. El material geológico subyacente en la zona está constituido por rocas ígneas (basaltos y andesitas) mezcladas con cenizas volcánicas (Ríos MacBeth, 1952). Entre los afloramientos de estos materiales volcánicos, se encuentran rocas sedimentarias tales como calizas, arcillas y areniscas (Flores, 1971). De acuerdo a esto,



MAPA 1. Localización geográfica de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. (De Piñero *et al.*, 1977).

en el cerro El Vigía la parte geológica del suelo se encuentra formada por una mezcla de materiales ígneos y sedimentarios.

Si bien la Estación carece de estudios edáficos detallados, basándonos en los trabajos preliminares que al respecto hacen Sousa (1968), Flores (1971) y Rico (1972), puede decirse que las características del suelo son: latosoles de migajón arcilloso, moreno rojizos, con pH ligeramente ácido (6 a 6.5), cantidades variables de nitrógeno, fósforo, calcio, potasio y materia orgánica que se enrarecen hacia la cima y son abundantes en las partes bajas del cerro. El grosor del suelo varía, siendo somero en sitios con pendiente fuerte donde hay mayor cantidad de roca basáltica aflorante, y profundo en las partes planas.

### C. Clima.

Desafortunadamente la Estación de Biología no cuenta con la información climática suficiente para elaborar un esquema preciso del clima en esta localidad. No obstante, tomando como base el análisis realizado por Soto (1976), sobre los climas de la región de Los Tuxtlas, y tomando la información climática de la Estación Meteorológica de Coyame (ver Fig. 7), localizada a unos 25 Km de la Estación de Biología, el clima presente aquí podría ser el designado como Af(m)w'(e)g conforme a la clasificación climática de Köppen modificado por García (1974). Tal clima es cálido-húmedo caracterizado por tener una temperatura media anual mayor a los 22°C, lluvias en todo el año (quizás la precipitación anual promedio en la localidad sea de unos 4,500 mm) pero concentrándose en verano (donde hay canícula) y otoño, oscilación térmica extremosa

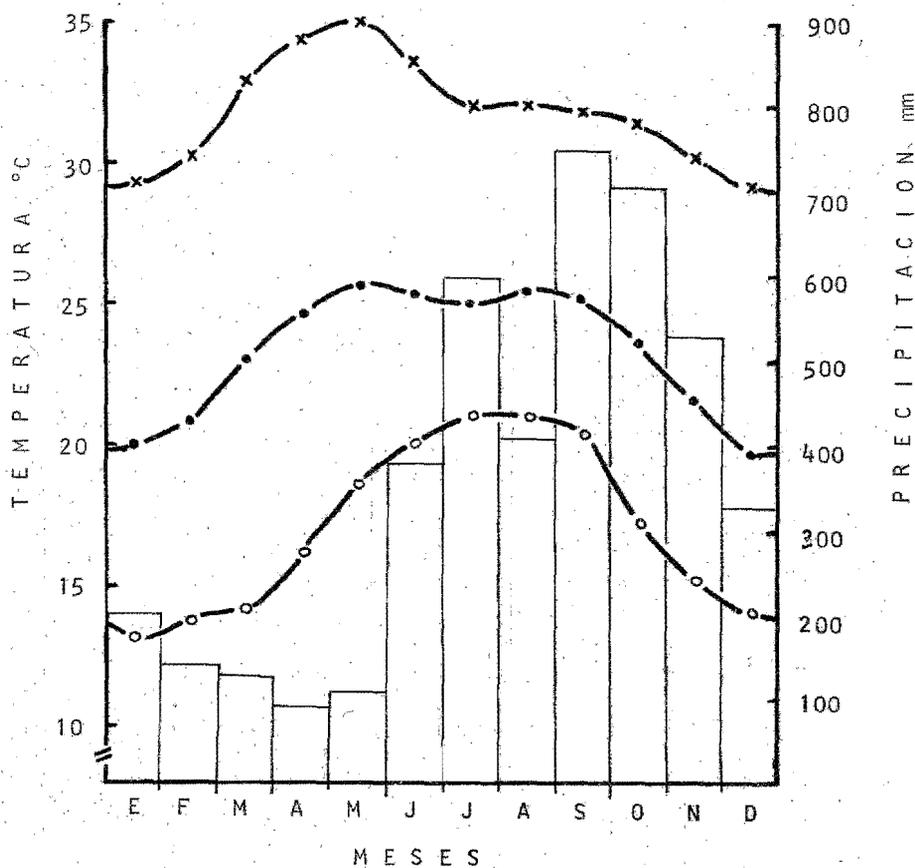


FIG. 7. Climograma de la Estación Meteorológica de Coyame, Veracruz. Las barras indican la precipitación promedio mensual. (o) Temperatura mínima promedio mensual, (•) temperatura media promedio mensual, (x) temperatura máxima promedio mensual. (Datos en García, 1974)

(con 7 a 14 °C de diferencia entre la temperatura del mes más caliente y la del mes más frío) presentándose el mes más caliente del año antes de junio y el mes más frío en enero o febrero.

Es importante señalar la presencia en la región de los vientos comúnmente llamados "nortes" que ocurren desde octubre y durante el invierno. Estos vientos son el resultado del desplazamiento de masas de aire polar continental provenientes del norte, que al pasar por el Golfo de México adquieren humedad, parte de la que se precipita en la región aportando hasta cerca de un 15 % de la precipitación anual promedio. Por otro lado, debido a la velocidad con la que se desplazan, estos vientos son la causa de que muchos árboles de la selva caigan y por lo tanto, pueden ser considerados como un agente importante de perturbación natural de la comunidad.

#### D. Vegetación.

En las 700 ha que comprende la Estación de Biología se encuentra representado un solo tipo de vegetación que corresponde al de Selva Alta Perennifolia de la clasificación de Tipos de Vegetación de Miranda y Hernández (1963). Pennington y Sarukhán (1968) dan descripciones generales de este tipo de vegetación y Sousa (1968) y Sarukhán (1968) algunas consideraciones particulares de la selva alta perennifolia encontrada sobre las laderas del bloque montañosos del macizo volcánico de Los Tuxtlas. Para la vegetación de la Estación, Flores (1971) y Piñero et al. (1978) dan información de la estructura de diferentes

sitios de la comunidad arbórea (d.a.p.  $\geq$  3.3 cm).

De acuerdo a los últimos autores, la selva alta perennifolia en la Estación de Biología presenta tres estratos arbóreos: un estrato superior, con un rango de alturas de 20 a 35 m, en el que se encuentran especies como Nectandra ambigens (Lauraceae), Poulsenia armata (Moraceae), Omphalea cardiophylla (Euphorbiaceae), Dussia mexicana (Leguminosae), Brosimum alicastrum (Moraceae), Pithecellobium arboreum (Leguminosae), etc.; en el rango de alturas de 10 a 20 m se detecta un estrato medio formado principalmente por árboles de Pseudolmedia oxyphyllaria (Moraceae), Quararibea funebris (Bombacaceae), Croton glabellus (Euphorbiaceae) y Stemmadenia domell-smithii (Apocynaceae); por último, por debajo de los 10 m se encuentra un estrato inferior caracterizado por la abundancia de la palma Astrocaryum mexicanum que imprime la principal característica fisonómica de esta selva: la impresión de que existe un palmar incluido en la comunidad. La presencia de otras palmas como Geonoma mexicana ayudan a fomentar esta impresión. Junto a estas palmas los árboles de Faramea occidentalis (Rubiaceae) y Trophis racemosa (Moraceae) también son comunes en el estrato inferior. El bejuco Salacia megistophylla (Hippocrateaceae), que se comporta como un árbol al menos hasta los 10 m de alto, es abundante en este estrato.

Esparcidos en sitios donde hubo perturbaciones naturales o humanas en la comunidad, se pueden encontrar árboles de especies secundarias tales como Cecropia obtusifolia (Moraceae), He-

liocarpus appendiculatus, H. donnell-smithii (Tiliaceae), Trema micrantha (Ulmaceae), Ochroma lagopus (Bombacaceae) y Piper ama lago (Piperaceae). También se encuentran arbustos de especies secundarias tales como Piper auritum, P. hispidum, P. sanctum (Piperaceae), Acalypha sp. (Euphorbiaceae), Urera caracasana y Myriocarpa longipes (Urticaceae).

## II. Método de Campo.

Debido a que el presente trabajo es parte de un estudio autecológico general de Astrocaryum mexicanum, iniciado años antes al nuestro, gran parte de la metodología de campo fue similar a la empleada en los inicios de ese estudio (Piñero et al, 1978). Los procesos de observación y selección de los sitios de trabajo, su demarcación y dimensiones y el conjunto de datos obtenidos de ellos, estuvieron en función de los requisitos que para un estudio demográfico son necesarios y en relación al tamaño de los individuos y al número de ellos por unidad de área de A. mexicanum. La base metodológica de este tipo de estudios es la de demarcar sitios permanentes de observación, en los que, a través de revisiones frecuentes de las plantas presentes en ellos, es posible detectar la pérdida y ganancia de individuos en las poblaciones en el transcurso del tiempo.

Respecto al análisis sinecológico que pretendemos, es necesario aclarar que la determinación del área de los sitios de estudio que utilizamos, se apejó en lo más posible a las dimensiones de los sitios permanentes de observación que se han venido

utilizando para el estudio de A. mexicanum en zonas maduras (no perturbadas) de esta selva los cuales son de  $30 \times 20 \text{ m} = 600 \text{ m}^2$  (Piñero et al., 1977).

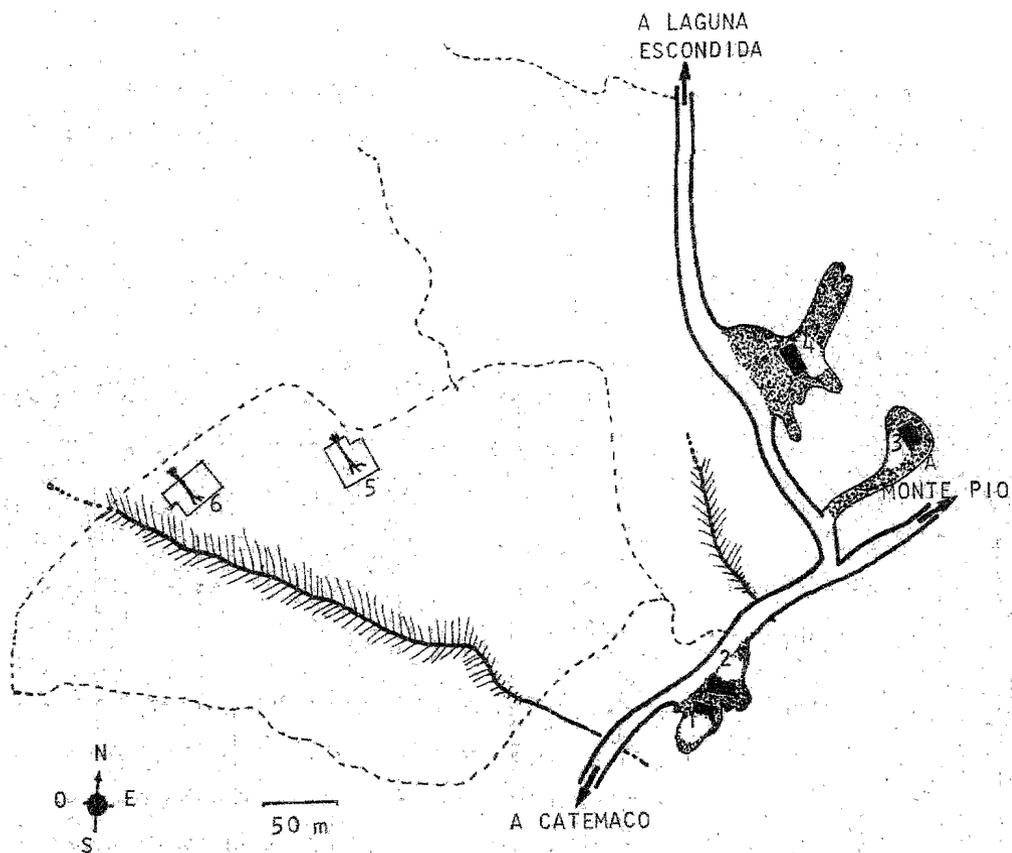
#### A. Elección, localización y descripción de los sitios de estudio.

En marzo de 1977 se eligieron dos zonas de la selva alta perennifolia que fueron perturbadas por la caída de árboles del estrato superior. Las zonas se encuentran en la parte baja de la ladera este del cerro El Vigía, a un lado de una vereda que va en dirección suroeste-noreste (ver Mapa 2). La pendiente en estas partes de la ladera varía entre  $20^\circ$  y  $40^\circ$ .

La elección de las zonas se basó en la determinación de evidencias de perturbación tales como la presencia de una vegetación secundaria, reminiscencias de los troncos de los árboles caídos que produjeron la perturbación y aberturas en el dosel (Lamina 1).

Dentro de cada zona se delimitó un sitio permanente de observación, los cuales serán llamados aquí, para distinguir uno de otro, Sitio D y Sitio DD. Al delimitar estos sitios se procuró abarcar lo más posible el área cubierta por los árboles caídos y la vegetación secundaria circundante.

La zona en la que se encuentra el Sitio D fue perturbada hace 8 años con la caída de un árbol de Nectandra ambigens de aproximadamente 35 m de alto. Este sitio tiene un área de  $650 \text{ m}^2$ .

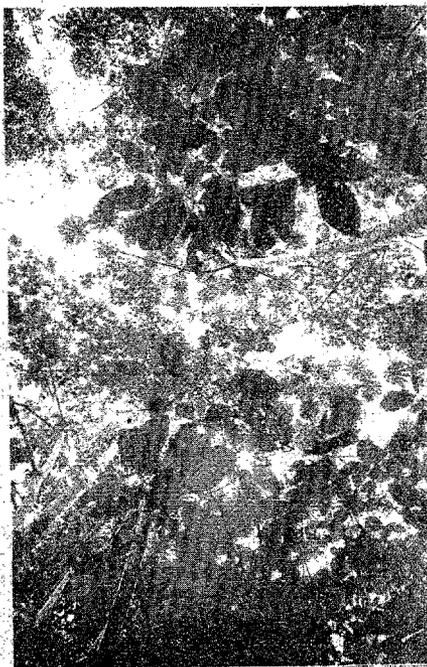


- 1, 2, 3 = Casas
- 4 = Laboratorio
- 5 = SITIO D.
- 6 = SITIO DD.
-  = Cañadas
-  = Veredas dentro de la selva

MAPA 2. Localización de los sitios de estudio dentro de los terrenos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz.



SITIO D



SITIO DD

LAMINA 1. Vistas hacia las aperturas en los sitios de estudio. En el dosel del sitio D (con 8 años de haber sido perturbado) se pueden ver las copas de la especie secundaria Cestrum sp., (ramas con hojas pequeñas y lanceoladas); mas allá de estas copas solo se observa un gran claro y las copas de grandes árboles primarios rodeando a éste. En la vista del sitio DD (perturbado hace aproximadamente 20 años) se observa un crecimiento vigoroso de árboles secundarios: las grandes hojas simples, en la parte superior e inferior de la fotografía, corresponden a la especie secundaria Myriocarpa longipes Liebm.; hacia la parte central se observa un árbol de Cecropia obtusifolia Bert.; los troncos restantes que se observan en la fotografía corresponden a la especie secundaria Heliocarpus appendiculatus Turcz.

La zona en la que se encuentra el Sitio DD fue perturbada hace cerca de 20 años por la caída de un árbol de alrededor de 35 m de alto que no ha sido identificado. Este sitio mide  $575 \text{ m}^2$ . La edad de perturbación de estas zonas fue proporcionada por el personal de la Estación de Biología.

En el suelo de ambos sitios crece una vegetación herbácea abundante en la que se pueden distinguir plantas de las familias Araceae y Marantaceae, localizadas alrededor y sobre los troncos de los árboles caídos. La placa de raíces de los árboles caídos están expuestas sobre el nivel del suelo formando montículos de materia orgánica en descomposición de cerca de 2 m de alto.

#### B. Obtención de datos: El censo y mediciones de los árboles.

Siendo nuestros sitios de estudio lugares en los que se efectúa una sucesión vegetal, en la que los árboles pequeños juegan un papel importante como posibles regeneradores de los árboles adultos que mueren, se consideró importante censar a todos los árboles que tuvieran 3.3 cm o más de perímetro troncal a la altura del pecho (p.a.p = 1.3 m arriba del suelo) en adelante.

Para llevar a cabo el censo, los sitios se dividieron en cuadros, o unidades de muestreo, de  $5 \times 5 \text{ m}$  ( $25 \text{ m}^2$ ) marcados en sus vértices con estacas metálicas. Los lados de los cuadros sirvieron como ejes de coordenadas con los que se pudo hacer una adecuada localización, en un croquis a escala de cada sitio, de los árboles considerados (ver Fig. 8).

A cada árbol así registrado, se le estimó la altura total y

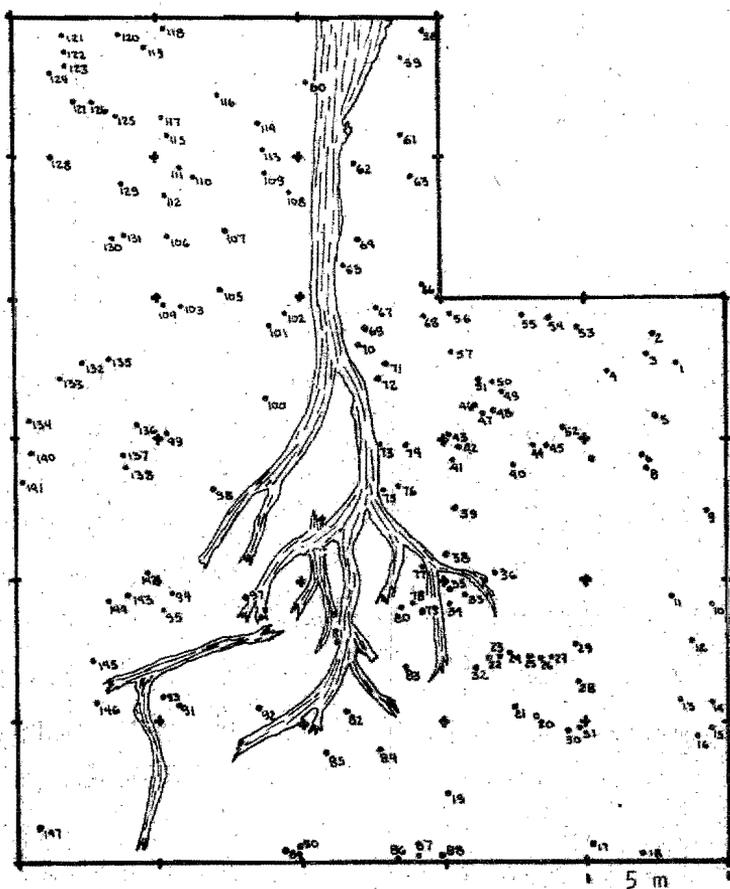


FIG. 8. Croquis de localización de los árboles con 3.3 cm o más de perímetro troncal a la altura del pecho incluidos en el sitio permanente de observación D (dentro de la zona que fue perturbada hace 8 años). Se representa la forma y disposición del tronco caído del árbol que produjo la perturbación.

el radio de cobertura máximo, se le midió su p.a.p., fue etiquetado con un número para su rápido reconocimiento en el campo y se tomó material de él para su posterior identificación en el herbario.

### III. Metodología de análisis estructural.

Como se mencionó en la introducción, este trabajo se restringe a tocar, dentro de la concepción sinecológica que pretende, aspectos florístico-estructurales de los sitios de estudio. Antes de exponer la metodología empleada para el análisis de los datos de campo, se mencionará enseguida algunos puntos importantes de los métodos que se utilizan para el análisis de la estructura de una comunidad vegetal.

La estructura de una comunidad vegetal puede entenderse como la organización en el espacio de los individuos que la conforman (Dansereau, 1957). Los ecólogos que estudian a la vegetación pueden tratar de describir tal organización con cinco niveles de exactitud, que según Mueller-Dombois & Ellenberg (1973) son: 1) Fisonomía de la vegetación, 2) estructura de la vegetación, 3) estructura de formas de vida, 4) estructura florística y 5) estructura de la parcela; siendo el nivel 1 el más general y el 5 el más exacto en la descripción.

Para tratar de cubrir todos los aspectos que se relacionan con la organización de los individuos en el espacio, deberíamos utilizar herramientas metodológicas que siendo cualitativas (v.

gr. el uso de diagramas que ilustren la distribución de los individuos en los planos verticales y horizontales de la comunidad) nos den una exposición general de tal organización, o bien, siendo cuantitativas (v.gr. la utilización de índices que den valor de importancia a las especies basados en mediciones de coberturas, áreas basales, frecuencia y número de individuos de cada especie — ver Cain & Castro, 1959; Daubenmire, 1968; Sarukhán, 1968 — u otros que midan la diversidad en especies y formas de vida de la parcela o den valor al patrón de distribución de los individuos de las especies en el área — ver Mueller-Dombois & Ellenber, 1973; Poole, 1974) nos precisen el papel ecológico, que relacionadas unas con otras, cada especie tiene en la conformación de la comunidad.

Por lo anterior, se pueden distinguir dos tipos de metodologías que nos permitirán conocer la estructura de una comunidad vegetal: cualitativa y cuantitativa. Con los métodos cualitativos es posible conocer, de los niveles estructurales antes mencionados, la fisonomía de la vegetación (descripción de los rasgos morfológicos y anatómicos generales de la vegetación), la estructura de la biomasa (distribución de los individuos en el espacio horizontal y vertical) y la estructura florística, que puede ser tan solo un listado de especies. Con los métodos cuantitativos, es posible detallar la estructura florística, con medidas de diversidad florística, y caracterizar los niveles de estructura de formas de vida (v.gr. Raunkiaer, 1937) y la estructura de la parcela; esta última, tratando de hacer el registro de las especies en diferentes estratos verticales y estimaciones de

su importancia en los estratos y en toda la comunidad. Para comunidades arbóreas la estructura de la parcela también se caracteriza como la frecuencia de individuos en diferentes categorías de tamaños de altura, cobertura y diámetro troncal.

Un análisis estructural que contenga tanto métodos cualitativos como cuantitativos proveerá el material necesario para detallar adecuadamente la situación espacial y la importancia de cada especie en la constitución de la comunidad. Conocida así la estructura de una comunidad vegetal, estructura que nos muestra la organización de los individuos en un instante de tiempo, podrá relacionarse con los procesos funcionales o dinámicos que ocurran en ella, por ejemplo, reciclaje de nutrientes y energía, cambios sucesionales o cambios numéricos de las poblaciones de las especies que la componen, que conjuntamente nos den un conocimiento más o menos preciso del ecosistema como un todo.

Procurando abarcar lo más posible los distintos niveles estructurales a los que se ha referido, en la metodología de análisis de los datos obtenidos de los sitios de estudio se usaron algunos cualitativos y otros cuantitativos que se describirán a continuación:

#### A. Cualitativos

- i. Perfiles diagramáticos.
- ii. Mapas de coberturas.
- iii. Listado de especies.

## B. Cuantitativos.

- i. Número de individuos, frecuencia y alturas.
- ii. Coberturas y áreas basales.
- iii. Índice de Dominancia.
- iv. Índice de Diversidad.

## A. Métodos de análisis cualitativo.

- i. Perfiles diagramáticos.

La estructura vertical de un bosque es convencionalmente de tectada por un perfil diagramático. Davis y Richards (1933-4), propusieron considerar a todos los árboles, con una altura mayor a los 5 m, que se encontraran incluidos en transectos de 7.5 x 60 m, para elaborar diagramas a escala en los que se les representara con sus alturas, diámetros troncales, dimensiones de la copa y posición aproximada en el transecto, como un método adecuado de visualizar la organización vertical de los árboles en una selva alta perennifolia. Ya que en estos perfiles sólo se considera una porción estrecha de la comunidad, es posible distinguir en ellos la disposición estratificada de los árboles.

Para cada sitio de estudio se elaboró un perfil diagramático, que muestra a todos los árboles con 10 cm o más de p.a.p. incluidos en un transecto de 30 x 5 m en el Sitio D y de 20 x 5 m en Sitio DD, ambos a lo largo de los árboles caídos (los perfiles se presentan más adelante). A cada árbol se le ilustra en los diagramas con una forma que no es la real pero que está basada

en las medidas de altura, fuste y copa tomadas en el campo. El propósito de estos perfiles es el de mostrar la fisonomía de las porciones de los sitios que resultaron más dañadas con la caída de los árboles.

### ii. Mapas de coberturas.

Con los croquis de localización y los datos de radio de cobertura máximo de todos los árboles de una altura igual o mayor a 8 m, y suponiendo que la proyección de una copa es circular, se elaboró un mapa de coberturas para cada sitio de estudio con el fin de resaltar la distribución horizontal de las copas de los árboles de especies secundarias y primarias en relación a las aberturas en el dosel. Por otro lado, se consideró interesante observar si hay alguna relación entre la distribución de copas de los individuos de Astrocaryum mexicanum con la de individuos de especies secundarias que tuvieran menos de 8 m de altura, altura máxima que alcanza la palma, esperando la exclusión entre estos dos grupos de plantas. Para tal fin, se elaboraron mapas de coberturas considerando únicamente a estos árboles.

### iii. Listado de especies.

Durante el censo de los árboles presentes en los sitios se hizo un listado en el que cada árbol registrado tenía un número y en muchos de ellos su nombre común. Las colectas de los árboles fueron identificadas en el Herbario Nacional del Instituto de Biología de la UNAM. Aquellas especies que no se pudieron identificar con su nombre latino se quedaron con su nombre común o bien con su número de registro. Las especies fueron califica-

das como primarias o secundarias de acuerdo a la literatura que hay sobre la vegetación primaria o secundaria de la región de Los Tuxtlas y lugares circunvecinos (Sarukhán, 1964, 1968; Sousa, 1963, 1968; Flores, 1971; Rico, 1972). Finalmente todas las especies registradas se integraron en una lista en la que se indica cuales se presentan en cada sitio de estudio.

#### B. Métodos de análisis cuantitativo.

La cohabitación de un gran número de especies propicia un alto grado de competencia interespecífica. Sarukhán (1968) considera que la capacidad competitiva de una especie se refleja en "el grado y constancia con la que una especie puede modificar el ambiente en el que se desarrolla y de la influencia que ejerce sobre el resto de la comunidad". El éxito e importancia ecológica de una especie, se designa con el término de dominancia. La dominancia de una especie puede medirse como la contribución de ella a la biomasa de la comunidad. Se han propuesto una serie de estimadores de esta contribución considerando la abundancia de individuos (densidad y frecuencia relativa) de la especie y/o características fisonómicas de cobertura del follaje, clase de copa, área basal, etc., (Cain y Castro, 1959; Daubenmire, 1968; Brünig, 1973). Una forma más precisa de conocer la dominancia de las especies arbóreas fue propuesto por Sarukhán (op. cit.): "la influencia de una especie sobre el resto de la comunidad, ..., está en relación tanto con el número de sus individuos y la distribución que éstos presentan en el área (frecuencia relativa), así como la masa relativa que poseen (área basal/m<sup>2</sup>)", lo que él incluye en un

índice, el Índice de Dominancia (I.D.), que resume en un valor estas tres cualidades de las poblaciones. Este autor propone que para hacer comparable la dominancia de las especies los estimadores que se utilicen deben ser obtenidos tomando en cuenta únicamente a los árboles que ocupan un mismo estrato, sometidos a presiones competitivas semejantes (e.g. un nivel lumínico similar).

Aquí se ha tratado de determinar la diversidad en especies y la contribución de cada una, a las características estructurales de cobertura, área basal y frecuencia relativa a nivel de los estratos y de la comunidad arbórea incluida en los sitios de estudio. La dominancia de las especies fue estimada con el índice antes mencionado. También se hizo esto considerando a las especies secundarias como un grupo y a los individuos de Astrocaryum mexicanum como otro con el fin de obtener una información más precisa del papel desempeñado por estas plantas en la conformación de la estructura de los sitios.

#### i. Número de individuos, frecuencia y alturas.

Una vez delimitados los estratos arbóreos de los sitios, se procedió a separar los individuos de cada especie, contando el número de ellos en cada estrato. Se calculó la frecuencia relativa de cada especie como el porcentaje del total de unidades de muestreo (26 en el Sitio D y 23 en el Sitio DD) en el que aparecían los árboles de cada especie. Por último, se calculó la altura promedio que las especies ocupan en los estratos. Esto es simplemente el resultado de la media aritmética de las alturas de los

árboles que representan a las especies en cada uno de los estratos.

### ii. Areas basales y coberturas.

El área basal de cada árbol se calculó como:  $A.B. = \frac{(p.a.p.)^2}{4(3.1416)}$  donde p.a.p. es el perímetro del tronco a la altura del pecho. Obtenidas las áreas basales se hizo la suma total para cada especie, por estratos y para toda la comunidad.

La cobertura de cada árbol fue estimada a partir de los datos de radio de cobertura máximo considerando que la proyección vertical de las copas de los árboles son circulares:  $A.C = 3.1416 \cdot R^2$ , donde R es el radio de cobertura máximo. Los datos obtenidos se manejaron igual que los de área basal.

### iii. Índice de Dominancia (I.D.).

La dominancia de las especies fue determinada según el índice (I.D.) propuesto por Sarukhán (1968). El I.D. resume en un valor la densidad, la regularidad de distribución y la biomasa de los individuos de una especie arbórea en un área dada. La densidad se expresa como el número de individuos por metro cuadrado; la regularidad de distribución por la frecuencia relativa y la biomasa como el área basal total de la especie medida en metros cuadrados. El I.D. se calcula según la relación:

$$I.D. = i.d. \times A.B.$$

i.d. es el índice de distribución que es el producto de la frecuencia relativa por la densidad:  $i.d. = f(\%) \times \text{ind./m}^2$ , y mide la ho-

homogeneidad de distribución de los árboles en el área. Por último A.B. es el área basal total de la especie en el sitio.

Varias son las ventajas del uso del I.D.: a) ya que utiliza valores absolutos permite la comparación de los I.D. obtenidos para cada especie, b) los I.D. de las especies se pueden sumar y obtener un solo Índice de Dominancia Total (I.D.T.) para conjuntos de especies, para un estrato completo o para toda la comunidad, permitiendo estimar la importancia relativa de cada uno de estos grupos. Esto es particularmente útil, cuando se estudia una comunidad bajo sucesión, ya que a través de este índice se puede comparar la importancia relativa de diferentes estadios serales (Sarukhán, 1968).

#### iv. Índices de Diversidad (H).

La diversidad en especies de una comunidad resulta de la relación del número total de especies con el número de individuos por especie (Poole, 1974). Habiendo censado en su totalidad cada sitio permanente de observación, se utilizó el Índice de Diversidad (H) de Brillouin (1962) para poblaciones finitas, para conocer la diversidad florística de los sitios:

$$H = \frac{1}{N} \cdot \log_{10} \frac{N!}{n_1! \cdot n_2! \cdot n_3! \cdot \dots \cdot n_s!}$$

N = número total de individuos

$n_1, n_2, n_3, \dots, n_s$  = número de individuos de las especies 1, 2, 3, s.

También se calculó la diversidad máxima ( $H_{max}$ ) por medio del índice propuesto por Pielou (1969):

$$H_{\max} = \frac{1}{N} \log_{10} \frac{N!}{(N/S!)^{S-r} \{[(N/S) + 1]!\}^r}$$

S es el número total de especies y N el número total de individuos registrados. N/S es la parte entera del cociente N/S y r se obtiene del producto S x a donde a es la parte fraccionaria del cociente N/S.

$H_{\max}$  supone que cada especie tiene el mismo número de individuos. Así el cociente  $(H)/(H_{\max})$  mide la regularidad (J) de la diversidad de una comunidad. Cuando J se aproxima a valores de 1 las especies componentes de la comunidad se conforman de una cantidad equitativa de individuos.



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

## RESULTADOS Y DISCUSION

Como una medida de ordenación en la exposición de los resultados y su discusión, éstos se han arreglado en la siguiente secuencia:

- I. Fisonomía general de los sitios.
- II. Florística de los sitios.
- III. Dominancia de las especies por estratos.
- IV. Diversidad en especies y su relación con la suma total de los índices de dominancia de las especies de cada sitio.
- V. Valores estructurales (número de individuos, áreas basales, etc.) de la comunidad arbórea en los sitios.
- VI. Valores estructurales por estratos.
- VII. Participación de Astrocaryum mexicanum en la conformación estructural de los sitios.

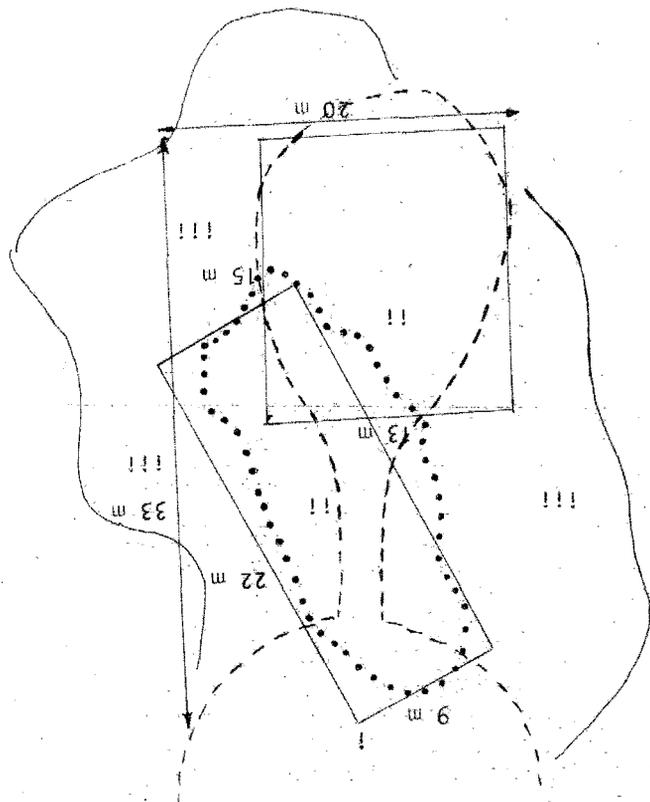
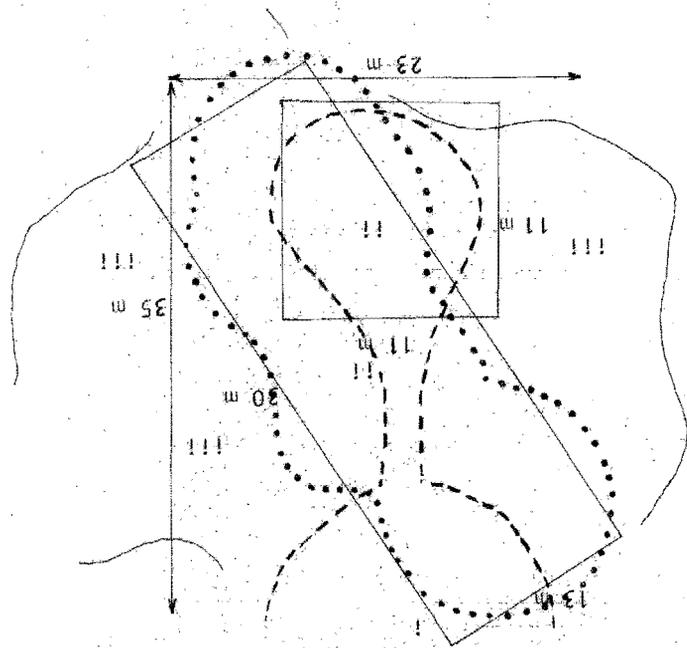
Con los puntos I y II abarcamos niveles estructurales muy generales que conciernen a la situación de los árboles en el espacio vertical y horizontal de la comunidad y a la identificación de las especies a las que pertenecen éstos. En los puntos III hasta el VI se tratan niveles estructurales más detallados precisando la participación de cada especie en la conformación de la estructura de los sitios y en el aporte de ellas a la biomasa de la vegetación arbórea, estimada con medidas de número de individuos, área basal y cobertura por especie. Particularmente, en el punto V se intenta relacionar la diversidad florística de los sitios con el valor de dominancia total de ellos, esperando que cuando una comunidad tiene valores altos de dominancia total existen en ella especies

de alta capacidad competitiva que impiden una alta diversidad y viceversa. Por último, basados en el conocimiento de que Astroca-ryum mexicanum presenta los valores de dominancia más altos en varios sitios de la selva alta perennifolia de la Estación de Biología (Piñero et al., 1977), y siendo el objeto de un estudio autoecológico del cual el presente trabajo es parte, en el punto VII se relacionan algunos valores estructurales de esta palma con los correspondientes a las especies secundarias identificadas en los sitios, tratando de ver el posible papel que tiene esta especie en el desarrollo sucesional de la vegetación presente en los sitios de estudio.

## I. Fisonomía general de los sitios.

Según el esquema idealizado de una zona perturbada recientemente por la caída de un árbol del dosel superior (Fig. 3, en la parte de antecedentes), se pueden distinguir tres partes diferentes en ella: (i) Hueco dejado en el dosel por la copa del árbol caído, (ii) epicentro, lugar donde queda la copa del árbol que cae y el macroclima incide en el suelo y (iii) periferia, vegetación circundante al epicentro.

En la Fig. 9 se muestran los mapas de coberturas de los sitios, que ilustran la disposición de los árboles mayores a 8 m de altura de especies primarias y secundarias (círculos punteados en la figura). Se han dibujado a escala los troncos de los árboles que produjeron la perturbación en cada sitio, intentando reconocer en estos mapas las partes de una zona de perturbación, antes señaladas. La parte del hueco en el dosel (i) está delineada tomando en cuenta la base de los troncos y el diámetro aproximado del área ocupada por los restos de las copas de los árboles caídos. Suponemos que este sería el diámetro aproximado de la copa del árbol, cuando estaba vivo en pie. La parte del epicentro (ii) está delineada como la porción del sitio en la que se localizan los restos de las copas y una franja de vegetación secundaria (en punteado en los esquemas) que sigue lo que fue la trayectoria de caída de los árboles que produjeron la perturbación. Por último, la parte de la periferia (iii) está representada por los bordes de las copas de los árboles primarios (círculos en blanco en la figura). De las tres partes señaladas, únicamente la parte del hueco en el do-





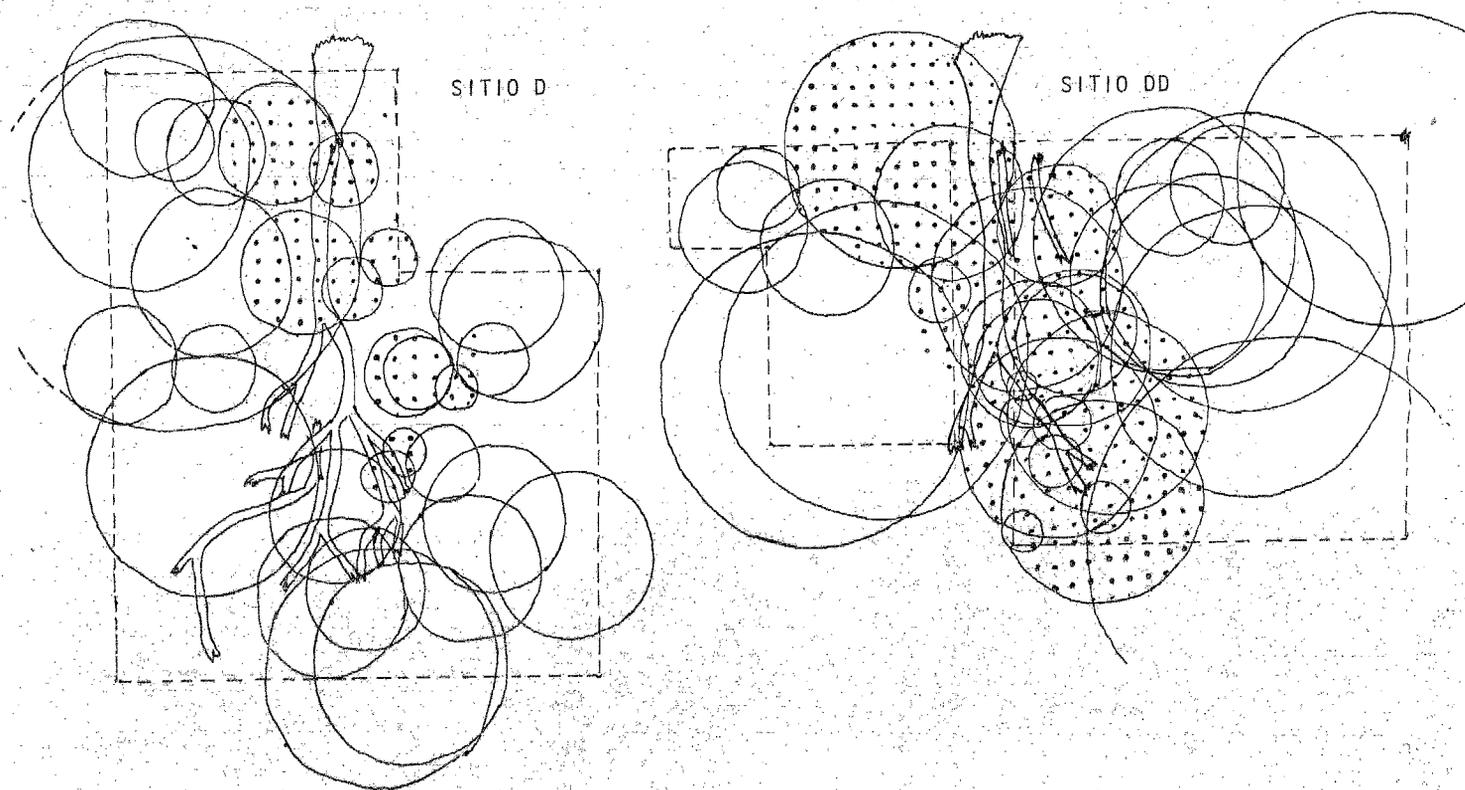


FIG. 9. Distribución espacial de copas de árboles primarios y secundarios (punteado) mayores a 8 m de altura. Se delinear las partes y sus dimensiones de las zonas perturbadas: (i) Hueco dejado por la copa del árbol caído, (ii) epicentro y (iii) periferia.

sel (i) no está incluida en los sitios permanentes de observación.

Tomando como base a los mapas de coberturas y una vez delimitadas las zonas perturbadas, se estimaron cada una de sus partes. Si bien el hueco dejado por la copa del árbol caído está fuera de los sitios, su dimensión puede estimarse en  $131 \text{ m}^2$  en el Sitio D y  $94 \text{ m}^2$  en el Sitio DD. Considerando únicamente las porciones donde se localizan los restos de las copas de los árboles caídos, el epicentro en el Sitio D cubre un área de  $121 \text{ m}^2$  ( $11 \times 11 \text{ m}$ ). La porción que ocupan las copas de los árboles secundarios, a lo largo de los troncos de los árboles caídos (encerrada en rectángulos en la Fig. 9), cubre un área de  $198 \text{ m}^2$  ( $9 \times 22 \text{ m}$ ) en el Sitio D y  $390 \text{ m}^2$  ( $13 \times 30 \text{ m}$ ) en el Sitio DD. La superficie total de la zona de perturbación en el Sitio D se estimó en  $660 \text{ m}^2$  ( $20 \times 33 \text{ m}$ ) y en el Sitio DD en  $805 \text{ m}^2$  ( $23 \times 35 \text{ m}$ ). Los números anteriores se apegan notablemente a los reportados por Hallé et al. (1978) para áreas de perturbación natural por caída de árboles en las selvas altas perennifolias de la Guayana Francesa, que en promedio lo estiman en  $600 \text{ m}^2$ .

En realidad, las dimensiones de las partes del hueco en el dosel (i) y epicentro (ii) en el Sitio DD debieron ser mayores que las estimadas, cuando se produjo la perturbación. Seguramente, varias porciones de la copa del árbol caído se han perdido como resultado de su degradación después de haber pasado cerca de 20 años después de su caída, por lo que se hace difícil hacer una buena estimación del tamaño de esas partes como es el caso del Sitio D donde sólo lo han pasado 8 años después de la perturbación.

Un indicio de que tales dimensiones debieron ser mayores en el

Sitio DD está en el tamaño de la franja ocupada por las copas de los árboles secundarios. El tamaño de esta franja es más del doble que el estimado para el Sitio D, aunque en este último las partes (i) y (ii) son mayores. Por lo anterior, la copa del árbol que cayó en el Sitio DD debió ser mayor al de la copa del árbol que cayó en el Sitio D. Si consideramos a estas franjas como las partes donde se abrió el dosel al caer los árboles, entonces la abertura en el Sitio DD fue el doble en tamaño de la que se produjo en el Sitio D.

Con la última consideración, se puede decir que cuando se produjo la perturbación en cada sitio, la superficie del suelo que quedó bajo la influencia del macroclima fue mayor en el Sitio DD que en el Sitio D.

De acuerdo a la diferencia de edad de la perturbación de los sitios deberíamos encontrar en ellos diferentes estadios sucesionales (dentro de la etapa de construcción propuesta por Whitmore, 1975-78) mostrados directamente por el nivel de desarrollo de la vegetación secundaria. Un indicio de lo anterior queda reflejado en la escasez de copas de árboles secundarios en el Sitio D, contrastada con la gran superposición de esas copas en el Sitio DD (porciones punteadas en la Fig. 9). Podría decirse que en este sitio se ha formado un "parche" de vegetación secundaria en las aperturas que dejó en el dosel la caída del árbol, en tanto que en el Sitio D existen aún aberturas y el "parche" de vegetación secundaria es muy incipiente.

Según Hallé et al. (1978) entre los 5 a 10 años del proceso

sucesional dentro de una zona perturbada por la caída de árboles, se encuentra una comunidad de árboles pioneros en crecimiento activo y que no están organizados en estratos, en tanto que, entre los 10 a 20 años puede distinguirse en la comunidad de árboles un estrato formado por las copas de los árboles secundarios que han llegado a su máximo crecimiento (ver Fig. 5 en los antecedentes).

Los perfiles diagramáticos de los sitios de estudio parecen corroborar lo anterior. En la Fig. 10 están contenidos estos perfiles, los cuales muestran la porción de los sitios donde crece la vegetación secundaria. Considerando el intervalo de 0 a 20 m de largo en los perfiles, es notable en el Sitio D la ausencia de árboles mayores a 15 m de alto. Se distinguen arbustos y árboles pequeños de especies secundarias que forman un conjunto estructural de 0 a 7 m de alto con dos árboles que emergen a 15 m. No hay un estrato definido. Esta estructura vertical se asemeja a la descripción de Hallé et al. (1978, ver el cuadro 2º de la Fig. 5) para la fase de crecimiento activo de los árboles pioneros. En ese mismo intervalo en el perfil del Sitio DD, se distinguen árboles secundarios bien desarrollados, algunos de los cuales alcanzan los 20 m de altura. Aquí pueden distinguirse dos conjuntos estructurales: uno entre los 0 a 6 m de altura, formado por arbustos y árboles pequeños de especies secundarias, así como por árboles jóvenes de especies primarias que ocupan en su estado adulto los estratos superiores de esta selva (e.g. Poulsenia armata); otro conjunto estructural se distingue entre los 10 a 20 m de alto, formado principalmente por los árboles de las especies secundarias Helicarpus appendiculatus (Tiliaceae) y Cecropia obtusifolia (Moraceae). Este

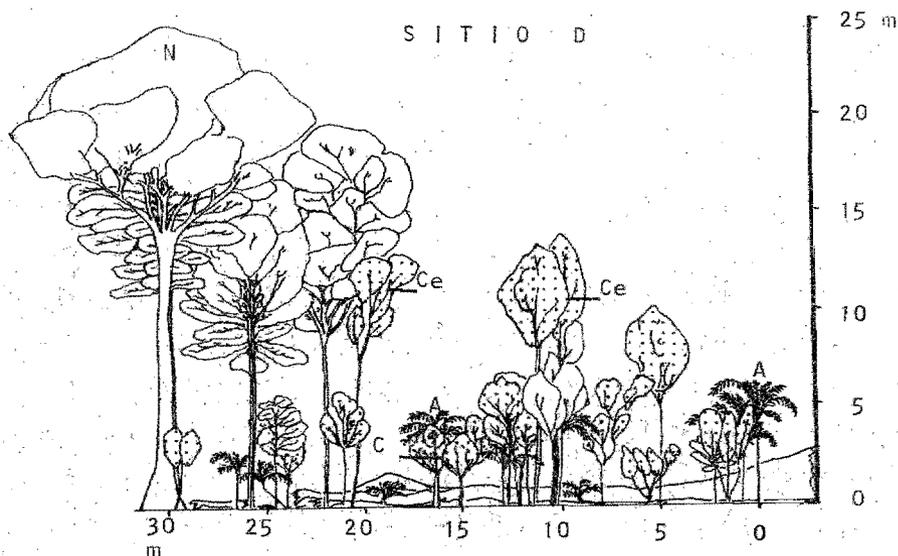
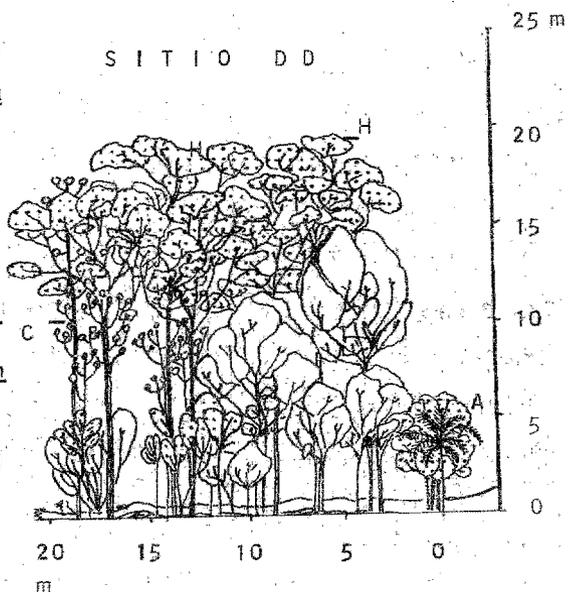


FIG. 10. Perfiles diagramáticos de los sitios de estudio. Algunas de las especies presentes son: Astrocaryum mexicanum (A), Cecropia obtusifolia (C), Cestrum sp. (Ce), Heliocarpus appendiculatus (H), Nectandra ambigens (N). Las especies secundarias se ilustran en punteado. Árboles con un diámetro troncal a la altura del pecho de 10 cm o más.



estrato podría ser el conjunto estructural mencionado por Hallé et al. (1978, ver el cuadro 4º de la Fig. 9) que se presentó 20 años después de la perturbación. Si éste es el caso, los árboles de estas especies son árboles que han llegado a su máximo crecimiento o bien están cerca de alcanzar ese estado. Es interesante hacer notar que Heliconia appendiculata y Cecropia obtusifolia son especies dominantes en comunidades secundarias de 20 años derivadas de selvas altas perennifolias del sudeste del estado de Veracruz (Sarukhán, 1968), por lo que se puede sospechar que las condiciones ambientales de este sitio (el Sitio DD) son semejantes a las encontradas en comunidades secundarias derivadas de la tala de selvas primarias.

Desde el punto de vista microclimático, de acuerdo a lo expresado en los párrafos anteriores, debemos esperar diferencias entre el ambiente de los sitios. En el Sitio D, las aberturas en el dosel deben de permitir la entrada de mayor cantidad de luz solar hasta el nivel del suelo, que la cantidad de luz que pasa a través de las copas de los árboles de las especies secundarias del Sitio DD. En el primer sitio debe haber más luz y aunada a ésta menos humedad y en términos generales, menor homeostasis microclimática (mayor fluctuación de luz y humedad durante el día y a través del año) que en el segundo sitio.

## II. Florística general de los sitios.

Habiendo descrito las características estructurales generales de los sitios de estudio, en esta parte nos centraremos a mencio-

nar a las especies que participan en tal estructuración. Hay que señalar que dada la disposición de los sitios permanentes de observación, en ellos se incluye tanto vegetación secundaria, en el epicentro de la zona de perturbación, como primaria, en la periferia de la misma, pero aquí se dará mayor énfasis a las especies secundarias, ya que estas especies son ahora en los sitios de estudio, los principales elementos de regeneración después de la perturbación.

La Tabla 5 contiene la lista de especies arbóreas con p.a.p  $\geq$  3.3 cm, encontradas en los sitios de estudio. Fueron registradas un total de 66 especies diferentes, de las cuales 22 se presentan en ambos sitios permanentes de observación. De las especies comunes a los dos sitios, 8 son secundarias: Acalypha diversifolia (Euphorbiaceae), Cecropia obtusifolia (Moraceae), Heliocarpus appendiculatus (Tiliaceae), Myriocarpa longipes (Urticaceae), Piper amalago, P. aff. misantlense (Piperaceae), Spondias mombin (Anacardiaceae) y una con nombre vulgar de "Chetchillo". Para el Sitio D se totalizó el registro de 41 especies diferentes de las cuales 18 fueron reconocidas como secundarias. Para el Sitio DD se identificaron 49 especies y entre ellas a 14 secundarias.

Varias familias de plantas leñosas se caracterizan por contener grandes grupos de especies secundarias pioneras que juegan partes importantes en el ciclo de renovación de las selvas altas perennifolias del mundo. Entre las más características se citan a las siguientes: Bombacaceae, Compositae, Euphorbiaceae, Moraceae, Piperaceae, Tiliaceae, Solanaceae, Ulmaceae y Urticaceae (van Steenis, 1950; Gómez-Pompa, 1971; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1976; Whit-

TABLA 5. Listado de especies encontradas en los sitios permanentes de observación D y DD, representadas por árboles con 3.3 cm o más de p.a.p.

| ESPECIE  | NOMBRE COMUN   | FAMILIA       | SITIO |    |
|--|----------------|---------------|-------|----|
|  |                |               | D     | DD |
| 1. <u>Acalypha diversifolia</u> Jacq.          |                | Euphorbiaceae | X     | X  |
| 2. <u>Astrocaryum mexicanum</u> Liebm.         | CHOCHO         | Palmae        | X     | X  |
| 3. <u>Brosimum alicastrum</u> Sw.              | OJOCHE         | Moraceae      |       | X  |
| 4. <u>Bunchosia swartziana</u> Griseb.         | COQUITO        | Malpighiaceae | X     |    |
| 5. <u>Bursera simaruba</u> (L.) Sarg.          | PALO MULATO    | Burseraceae   | X     |    |
| 6. <u>Carica papaya</u> L.                     | PAPAYA         | Caricaceae    |       | X  |
| 7. <u>Cecropia obtusifolia</u> Bert.           | CHANCARRO      | Moraceae      | X     | X  |
| 8. <u>Cestrum</u> sp.                          | HUELE DE NOCHE | Solanaceae    | X     |    |
| 9. <u>Coccoloba diversifolia</u> Jacq.         | UVERO          | Polygonaceae  |       | X  |
| 10. <u>Croton glabellus</u> L.                 | CASCARILLA     | Euphorbiaceae | X     |    |
| 11. <u>Cymbopetalum baillonii</u> Fries        | HUEVO DE MOND  | Annonaceae    |       | X  |
| 12. <u>Cynometra retusa</u> Br. & Rose.        |                | Leguminosae   |       | X  |
| 13. <u>Dendropanax arboreus</u> (L.) Decne.    | HOGO           | Araliaceae    |       | X  |
| 14. <u>Enallagma donnell-smithii</u> (M.) & S. | JICARILLO      | Bignoniaceae  | X     | X  |

| ESPECIE   | NOMBRE COMUN    | FAMILIA         | SITIO |    |
|---|-----------------|-----------------|-------|----|
|   |                 |                 | D     | DD |
| 15. <u>Erithroxylon</u> sp.                         |                 | Erithroxylaceae |       | X  |
| 16. <u>Eugenia</u> sp.                              |                 | Myrtaceae       | X     |    |
| 17. <u>Faramea occidentalis</u> (L.) Rich.          | HUESILLO        | Rubiaceae       | X     | X  |
| 18. <u>Forchammeria</u> aff. <u>trifoliata</u> Rod. | ROMANCILLO      | Capparidaceae   |       | X  |
| 19. <u>Guarea bijuga</u> C. DC.                     | GAGA            | Meliaceae       |       | X  |
| 20. <u>Guarea glabra</u> Vahl.                      |                 | Meliaceae       | X     |    |
| 21. <u>Hampea</u> aff. <u>integerrima</u> Standl.   | TECOLIXTLE      | Malvaceae       | X     |    |
| 22. <u>Heliocharpus appendiculatus</u> Turcz.       | JONOTE          | Tiliaceae       | X     | X  |
| 23. <u>Inga</u> sp.                                 |                 | Leguminosae     | X     | X  |
| 24. <u>Licaria</u> aff. <u>alata</u> S/A            | LAUREL PIMIENTO | Lauraceae       | X     | X  |
| 25. <u>Myriocarpa longipes</u> Liebm.               | PALO DE AGUA    | Urticaceae      | X     | X  |
| 26. <u>Nectandra ambigens</u> (Blake) Allen.        | LAUREL          | Lauraceae       | X     | X  |
| 27. <u>Neurolaena macrocephala</u> Sch. & H.        |                 | Compositae      | X     |    |
| 28. <u>Ocotea chiapensis</u> (Lund.) Standl.        |                 | Lauraceae       |       | X  |
| 29. <u>Platymiscium yucatanum</u> Standl.           |                 | Leguminosae     |       | X  |
| 30. <u>Pithecellobium arboreum</u> (L.) Urb.        |                 | Leguminosae     |       | X  |
| 31. <u>Piper auritum</u> H. B. & K.                 | YERBA SANTA     | Piperaceae      |       | X  |

(Continuación)

| ESPECIE  | NOMBRE COMUN. | FAMILIA        | SITIO |    |
|--|---------------|----------------|-------|----|
|  |               |                | D     | DD |
| 32. <u>Piper amalago</u> L.                          |               | Piperaceae     | X     | X  |
| 33. <u>Piper hispidum</u> Sw.                        |               | Piperaceae     | X     |    |
| 34. <u>Piper lapatifolium</u> (Kunth) S.             |               | Piperaceae     | X     |    |
| 35. <u>Piper</u> aff. <u>misantlense</u> C. DC.      |               | Piperaceae     | X     | X  |
| 36. <u>Poulsenia armata</u> (Miq.) Standl.           | ABASBABI      | Moraceae       | X     | X  |
| 37. <u>Pouteria</u> sp.                              |               | Sapotaceae     | X     | X  |
| 38. <u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u> Donn.           | TOMATILLO     | Moraceae       | X     | X  |
| 39. <u>Psychotria</u> aff. <u>altorum</u> Standl.    |               | Rubiaceae      |       | X  |
| 40. <u>Psychotria</u> aff. <u>chiapensis</u> Standl. | CORALILLO     | Rubiaceae      |       | X  |
| 41. <u>Psychotria</u> aff. <u>flava</u> Oersted.     |               | Rubiaceae      | X     |    |
| 42. <u>Quararibea funebris</u> (Llav.) Vis.          | MOLINILLO     | Bombacaceae    | X     | X  |
| 43. <u>Rheedia edulis</u> (Seem.) T. & P.            |               | Guttiferae     | X     | X  |
| 44. <u>Rhacoma parviflorum</u> Lund.                 |               | Celastraceae   | X     | X  |
| 45. <u>Robinsonella mirandae</u> Gómez-Pom.          |               | Malvaceae      |       | X  |
| 46. <u>Siparuna nicaraguensis</u> Hemsl.             | LIMONCILLO    | Monimiaceae    | X     |    |
| 47. <u>Salacia megistophylla</u> Standl.             | BEJUCO ZAPOTE | Hippocrataceae | X     | X  |
| 48. <u>Sapium lateriflorum</u> Hemsl.                |               | Euphorbiaceae  | X     | X  |

more, 1975). Todas estas familias se encuentran representadas por las especies secundarias identificadas: Anacardiaceae (Spondias mombin), Annonaceae (Cymbopetalum baillonii), Bombacaceae (Hampea aff. integerrima), Burseraceae (Bursera simaruba), Caricaceae (Carica papaya), Compositae (Neurolaena macrocephala), Euphorbiaceae (Acalypha diversifolia, Croton glabellus, Sapium lateriflorum), Momiaceae (Siparuna nicaraquensis), Moraceae (Cecropia obtusifolia, Trophis racemosa), Piperaceae (Piper auritum, P. amalago, P. hispidum, P. lapatifolium, P. aff. misantlense), Solanaceae (Cestrum sp.), Tiliaceae (Helioarpus appendiculatus) y Urticaceae (Myriocarpa longipes, Urera caracasana). Además de estas especies secundarias se registraron a otras que no fueron identificadas con su nombre latino. Entre todas las registradas en los dos sitios forman un grupo de 25 especies.

Como una guía para ubicar a las especies anteriores en el

(Continuación)

| ESPECIE                                     | NOMBRE COMUN      | FAMILIA       | SITIO |    |
|---|-------------------|---------------|-------|----|
|   |                   |               | D     | DD |
| 49. <u>Spondias mombin</u> L.               | JOBO MONO         | Anacardiaceae | X     | X  |
| 50. <u>Sapranthus</u> sp.                   |                   | Annonaceae    | X     |    |
| 51. <u>Solanum schechtendalianum</u> Walp.  |                   | Solanaceae    | X     |    |
| 52. <u>Trichilia parviflora</u> Blake & S.  |                   | Meliaceae     |       | X  |
| 53. <u>Trichilia breviflora</u> Blake & S.  |                   | Meliaceae     |       | X  |
| 54. <u>Trophis racemosa</u> (L.) Urban.     |                   | Moraceae      |       | X  |
| 55. <u>Urera caracasana</u> (Jacq.) Griseb. | HUEVA DE CANGREJO | Urticaceae    | X     | X  |
| 56. No identificada D-8                     | CHETCHILLO        |               | X     | X  |
| 57. No identificada D-18                    | ZAPOTILLO         |               | X     |    |
| 58. No identificada D-91                    |                   | Tiliaceae     | X     |    |
| 59. No identificada DD-17                   | PALO BEJUCO       |               |       | X  |
| 60. No identificada DD-00                   |                   | Urticaceae    |       | X  |
| 61. No identificada D-00                    |                   |               | X     |    |
| 62. No identificada DD-01                   | TRONADOR          |               |       | X  |
| 63. No identificada DD-70                   | CHIRME            |               |       | X  |
| 64. No identificada DD-66                   | QUELITE           |               |       | X  |
| 65. No identificada DD-50                   |                   | Rubiaceae?    |       | X  |
| 66. No identificada DD-144                  |                   |               |       | X  |

more, 1975). Todas estas familias se encuentran representadas por las especies secundarias identificadas: Anacardiaceae (Spondias mombin), Annonaceae (Cymbopetalum baillonii), Bombacaceae (Hampea aff. integerrima), Burseraceae (Bursera simaruba), Caricaceae (Carica papaya), Compositae (Neurolaena macrocephala), Euphorbiaceae (Acalypha diversifolia, Croton glabellus, Sapium lateriflorum), Mimosaceae (Siparuna nicaraquensis), Moraceae (Cecropia obtusifolia, Trophis racemosa), Piperaceae (Piper auritum, P. amalago, P. hispidum, P. lapatifolium, P. aff. misantlense), Solanaceae (Cestrum sp.), Tiliaceae (Heliocharpus appendiculatus) y Urticaceae (Myriocarpa longipes, Urera caracasana). Además de estas especies secundarias se registraron a otras que no fueron identificadas con su nombre latino. Entre todas las registradas en los dos sitios forman un grupo de 25 especies.

Como una guía para ubicar a las especies anteriores en el transcurso de la sucesión de comunidades secundarias derivadas de selvas altas perennifolias del sudeste de la República Mexicana, éstas se enlistan en la Tabla 6 señalando cuáles se han encontrado en comunidades secundarias jóvenes (de menos de 20 años de sucesión), en comunidades secundarias viejas (de más de 25 años de sucesión) o en comunidades primarias; se agrega una columna que indica si las semillas de estas especies se han encontrado en el suelo de comunidades de selvas primarias. Haciendo a un lado a las especies secundarias que no se registraron en los trabajos consultados, las tres primeras especies que aparecen en la lista como del género Piper y Urera caracasana parecen presentarse únicamente en los comienzos de la sucesión; por lo que puede presumirse su desa-

TABLA 6. Listado de especies secundarias encontradas en los sitios permanentes de observación. Se anotan los trabajos (representados con números) en los que estas especies se han registrado como parte de comunidades secundarias jóvenes (de menos de 20 años de sucesión) o como parte de comunidades secundarias viejas (de más de 25 años de sucesión) derivadas de la tala de selvas altas perennifolias primarias, o bien, en comunidades primarias de selva alta perennifolia y como parte del "banco de semillas" del suelo de selvas primarias.

| ESPECIE                               | COMUNIDADES<br>SECUNDARIAS<br>JOVENES | COMUNIDADES<br>SECUNDARIAS<br>VIEJAS | COMUNIDADES<br>PRIMARIAS | BANCO DE<br>SEMILLAS |
|---------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------|----------------------|
| 1. <u>Acalypha diversifolia</u>       | X                                     | X                                    | X                        | X                    |
| 2. <u>Piper aff. misantlense</u>      | X                                     | X                                    | X                        | X                    |
| 3. <u>Neurolaena macrocephala</u>     | X                                     | X                                    | X                        | X                    |
| 4. <u>Hampea aff. integerrima</u>     | X                                     | X                                    | X                        | X                    |
| 5. TRONADOR                           | X                                     | X                                    | X                        | X                    |
| 6. CHIRME                             | X                                     | X                                    | X                        | X                    |
| 7. QUELITE                            | X                                     | X                                    | X                        | X                    |
| 8. CHETCHILLO                         | X                                     | X                                    | X                        | X                    |
| 9. <u>Piper auritum</u>               | 5, 4, 9,                              | X                                    | X                        | 1, 7,                |
| 10. <u>Piper hispidum</u>             | 3, 5, 9,                              | X                                    | X                        | 7, 13,               |
| 11. <u>Piper lapatifolium</u>         | 5, 9,                                 | X                                    | X                        | X                    |
| 12. <u>Urera caracasana</u>           | 3, 9,                                 | X                                    | X                        | X                    |
| 13. <u>Cestrum sp.</u>                | 11,                                   | 2                                    | X                        | X                    |
| 14. <u>Sapium lateriflorum</u>        | 3, 5, 9,                              | 10,                                  | X                        | 6,                   |
| 15. <u>Bursera simaruba</u>           | 9, 10, 11                             | 10,                                  | 2, 10,                   | X                    |
| 16. <u>Cecropia obtusifolia</u>       | 3, 5, 9,                              | 2, 10,                               | 3,                       | 1, 7, 12, 13,        |
| 17. <u>Heliocarpus appendiculatus</u> | 3, 5, 9, 11,                          | 2,                                   | 3,                       | 1,                   |
| 18. <u>Myriocarpa longipes</u>        | 3, 5, 9, 11,                          | 11,                                  | 5, 8, 11,                | X                    |
| 19. <u>Siparuna nicaraguensis</u>     | 3,                                    | 10,                                  | 8,                       | 13,                  |
| 20. <u>Cymbopetalum baillonii</u>     | 3, 5, 10,                             | 10,                                  | 3, 8, 10, 5,             | X                    |
| 21. <u>Spondias mombin</u>            | 3, 10, 10, 5,                         | 10, 11,                              | 5, 8, 11,                | 6,                   |

(Continuación)

| ESPECIE                     | COMUNIDADES<br>SECUNDARIAS<br>JOVENES | COMUNIDADES<br>SECUNDARIAS<br>VIEJAS | COMUNIDADES<br>PRIMARIAS | BANCO DE<br>SEMILLAS |
|-----------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------|----------------------|
| 22. <u>Trophis racemosa</u> | 3, 9, 10,                             | 10,                                  | 8,                       | X                    |
| 23. <u>Carica papaya</u>    | 11,                                   | 11,                                  | 11,                      | X                    |
| 24. <u>Piper amalago</u>    | X                                     | 4,                                   | 8,                       | X                    |
| 25. <u>Croton glabellus</u> | X                                     | X                                    | 8,                       |                      |

Autores de los trabajos y lugares donde se realizaron éstos, de acuerdo a los números aparrecidos en la lista:

| Número | Autores                            | Lugar del estudio      |
|--------|------------------------------------|------------------------|
| 1      | Castro y Guevara, 1976.            | Los Tuxtías, Veracruz. |
| 2      | León-Cazares y Gómez-Pompa, 1970   | Sudeste de Veracruz.   |
| 3      | Flores, 1971.                      | Los Tuxtías, Veracruz. |
| 4      | Gómez-Pompa, 1971.                 | Sudeste de Veracruz.   |
| 5      | Guevara, 1972.                     | Los Tuxtías, Veracruz. |
| 6      | Guevara y Gómez-Pompa, 1976.       | Los Tuxtías, Veracruz. |
| 7      | López y Vázquez-Yanes, 1976.       | Los Tuxtías, Veracruz. |
| 8      | Piñero, Sarukhán y González, 1977. | Los Tuxtías, Veracruz. |
| 9      | Rico, 1972.                        | Los Tuxtías, Veracruz. |
| 10     | Sarukhán, 1968.                    | Sudeste de Veracruz.   |
| 10'    | Sarukhán, 1964.                    | Tuxtepec, Oaxaca.      |
| 11     | Pérez y Sarukhán, 1970.            | Pichucalco, Chiapas.   |
| 12     | Vázquez-Yanes, 1976.               | Los Tuxtías, Veracruz. |
| 13     | Vizcaino, 1976.                    | Los Tuxtías, Veracruz. |

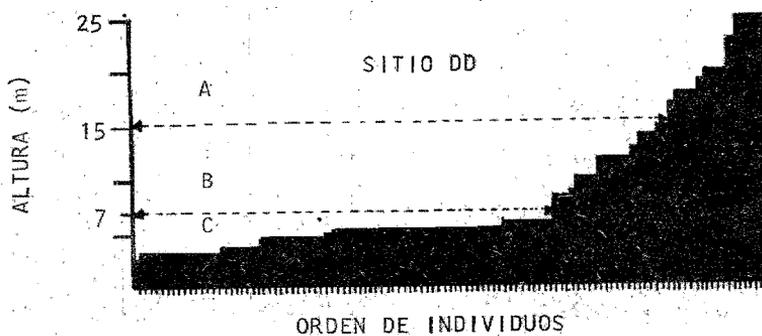
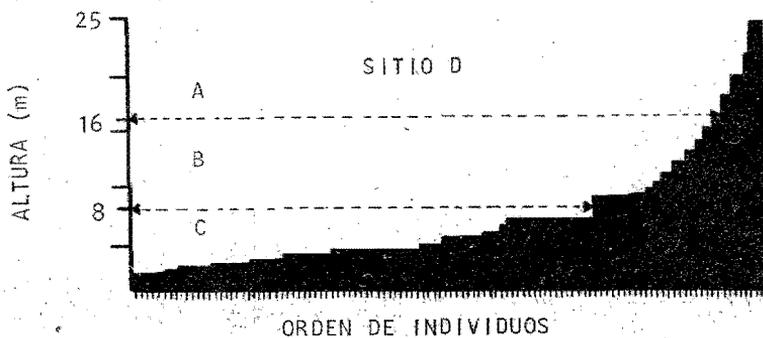
parición de los sitios en los próximos años. Las cuatro especies son arbustivas. Todas las especies restantes, a excepción de Piper amalago, que únicamente se registra para comunidades secundarias viejas, se presentan ya sea en comunidades secundarias jóvenes o viejas. Las especies que aparecen en la Tabla 6 con los números 15 al 23 se han encontrado al muestrear comunidades primarias, posiblemente en zonas donde ocurrieron perturbaciones naturales. Por lo anterior, es probable que estas especies permanezcan por un período más largo que las primeras especies mencionadas. Por último, en los pocos trabajos que han tratado con el "banco de semillas" del suelo de comunidades primarias, se reporta a Cecropia obtusifolia, Heliocarpus appendiculatus, Piper auritum, P. hispidum, Siparuna nicaraguensis, Sapium lateriflorum y Spondias mombin, como integrantes de un conjunto de especies que tienen semillas cuya germinación ocurre tan pronto como se produzcan altas temperaturas y altos porcentajes de insolación, con un espectro lumínico tendiendo al rojo lejano (Vázquez-Yanes, 1974). Tales condiciones se presentan en sitios de una selva alta perennifolia donde se han formado claros grandes en el dosel. Es de notarse que 4 de las 11 especies secundarias de los sitios de estudio que se encuentran recurrentemente reportadas en selvas primarias, se reportan también en el "banco de semillas" de estas últimas, indicando que estas especies son las que más probablemente se establezcan en los sitios recientemente perturbados por la caída de árboles.

### III. Dominancia de las especies por estratos.

Como se discutió anteriormente, la parte de la vegetación de

los sitios de estudio representada por las especies secundarias muestra una estructura vertical nula o muy simple. No obstante, tomando en cuenta que nuestros sitios incluyen porciones de vegetación primaria, que muestra estratificación, y considerando que la dominancia de las especies es susceptible de estimarse considerando únicamente a individuos que están bajo presiones ambientales similares, e.g. a similares niveles de iluminación (Sarukhán, 1968), se delimitaron estratos en la vegetación de los sitios de acuerdo a histogramas de alturas de los árboles; tomando como criterio, en la distinción de los estratos, la agrupación de árboles con alturas similares. La Fig. 11 muestra los histogramas utilizados para la demarcación de los estratos, señalando con flechas las alturas en las que claramente se presenta una discontinuidad entre las alturas de los árboles. Estas alturas se tomaron como los límites de tres estratos arbóreos. En el Sitio D se localiza un estrato inferior con un rango de alturas de 0 a 8 m, un estrato medio con un intervalo de alturas de 8.5 a 16.5 m y un estrato superior que va de los 17 a 25 m de altura. Para el Sitio DD se determinó un estrato inferior entre los 0 y 7 m de altura, un estrato medio entre los 7.5 a 15 m y un estrato superior entre los 15.5 a 25 m. A continuación se tratará de evaluar la dominancia de las especies en los estratos delimitados y medida con el Índice de Dominancia (I.D.) propuesto por Sarukhán (1968).

La Tabla 7 contiene las listas por estratos de las especies con sus valores de área basal total, cobertura total, frecuencia relativa, etc., ordenadas de acuerdo al I.D. Para el estrato inferior de los dos sitios se muestran dos listas; una incluye a los



A = ESTRATO SUPERIOR

B = ESTRATO MEDIO

C = ESTRATO INFERIOR

FIG. 11. Gráficas utilizadas para delimitar estratos arbóreos en la comunidad de árboles incluida en los sitios D y DD. Cada raya en el eje de las abscisas representa un árbol, los cuales se encuentran ordenados de izquierda a derecha del eje del menor al de mayor altura.

árboles con menos de 10 cm de p.a.p., la otra las excluye. El análisis de la Tabla 7 por estratos muestra los siguientes puntos relevantes:

#### A. Estrato inferior.

En ambos sitios permanentes de observación la especie con mayor I.D. fue la palma Astrocaryum mexicanum, incluyendo o no a los árboles con menos de 10 cm de p.a.p. Este resultado se une a los de Flores (1971) y Piñero et al. (1977), para señalar a esta especie como la de mayor dominancia en el estrato inferior de la selva alta perennifolia de la Estación de Biología Los Tuxtlas, e inclusive a la de la mayoría de las especies arbóreas registradas en esta comunidad. Por tal motivo se ha considerado conveniente averiguar algunas relaciones que tiene esta palma con la estructura de los sitios de estudio, las cuales serán tratadas más adelante en una sección aparte.

De acuerdo a las edades de perturbación de los sitios, esperaríamos encontrar en el estrato inferior del sitio que fue perturbado más recientemente (Sitio D) a más especies secundarias que en el estrato inferior del otro sitio (Sitio DD); ya sea representadas por árboles jóvenes de especies secundarias cuyo máximo desarrollo está en un estrato más alto, o bien, por árboles de especies secundarias que se presentan en los primeros años de la sucesión, cuando las condiciones macroclimáticas están aún presentes dentro de la comunidad.

Aún cuando la suposición anterior no se cumple respecto al nú

TABLA 7. Datos sinecológicos e Índice de Dominancia (I.D.), de las especies arbóreas encontradas en los sitios permanentes de observación en el mes de abril de 1977.

SITIO D

Estrato inferior (0 a 8 m de altura). Se incluyen árboles con 3.3 cm o más de p.a.p.

| ESPECIE                        | NUM.<br>IND. | FREC. %<br>(a) | DENS.<br>(b) | ALT. $\bar{x}$<br>m | COBER.<br>TOTAL<br>m <sup>2</sup> | AREA<br>BASAL<br>m <sup>2</sup> | i.d<br>(a)x(b) | I.D       |
|--------------------------------|--------------|----------------|--------------|---------------------|-----------------------------------|---------------------------------|----------------|-----------|
| <u>Astrocaryum mexicanum</u>   | 40           | 73.1           | 0.062        | 2.8                 | 542.0                             | 0.1176                          | 4.499          | 0.5290236 |
| <u>Myriocarpa longipes</u>     | 15           | 30.8           | 0.023        | 3.8                 | 75.8                              | 0.0357                          | 0.708          | 0.0252899 |
| <u>Piper lapatifolium</u>      | 8            | 19.2           | 0.012        | 3.8                 | 44.3                              | 0.0276                          | 0.231          | 0.0063610 |
| <u>Urera caracasana</u>        | 8            | 23.1           | 0.012        | 4.3                 | 42.9                              | 0.0137                          | 0.277          | 0.0037976 |
| <u>Cestrum</u> sp.             | 9            | 23.1           | 0.014        | 6.0                 | 52.6                              | 0.0115                          | 0.323          | 0.0037191 |
| <u>Rhacoma parviflorum</u>     | 4            | 15.4           | 0.006        | 5.2                 | 73.3                              | 0.0237                          | 0.092          | 0.0021870 |
| <u>Neurolaena macrocephala</u> | 7            | 19.2           | 0.011        | 5.2                 | 37.5                              | 0.0080                          | 0.212          | 0.0018615 |
| <u>Rheddia edulis</u>          | 4            | 15.4           | 0.006        | 3.9                 | 29.7                              | 0.0077                          | 0.095          | 0.0007322 |
| <u>Poulsenia armata</u>        | 5            | 15.4           | 0.008        | 4.1                 | 35.5                              | 0.0049                          | 0.123          | 0.0006037 |
| <u>Faremea occidentalis</u>    | 2            | 7.7            | 0.003        | 7.2                 | 23.7                              | 0.0175                          | 0.023          | 0.0004043 |
| <u>Croton glabellus</u>        | 4            | 15.4           | 0.006        | 5.3                 | 25.9                              | 0.0040                          | 0.092          | 0.0003696 |
| <u>Piper amalago</u>           | 3            | 11.5           | 0.005        | 3.1                 | 21.1                              | 0.0039                          | 0.057          | 0.0002250 |

(Continuación)

| ESPECIE                           | NUM.<br>IND. | FREC. %<br>(a) | DENS.<br>(b) | ALT. $\bar{x}$<br>m | COBER.<br>TOTAL<br>$\frac{2}{m}$ | AREA<br>BASAL<br>$\frac{2}{m^2}$ | i.d.<br>(a)x(b) | I.D.      |
|-----------------------------------|--------------|----------------|--------------|---------------------|----------------------------------|----------------------------------|-----------------|-----------|
| <u>Bunchosia swartziana</u>       | 3            | 11.5           | 0.005        | 3.4                 | 20.8                             | 0.0034                           | 0.058           | 0.0001962 |
| <u>Cecropia obtusifolia</u>       | 3            | 11.5           | 0.005        | 4.2                 | 6.8                              | 0.0025                           | 0.058           | 0.0001442 |
| <u>Licaria aff. alata</u>         | 1            | 3.9            | 0.002        | 6.5                 | 24.6                             | 0.0176                           | 0.008           | 0.0001355 |
| <u>Quararibea funebris</u>        | 3            | 11.5           | 0.005        | 4.0                 | 13.7                             | 0.0023                           | 0.058           | 0.0001323 |
| <u>Heliocarpus appendiculatus</u> | 2            | 7.7            | 0.003        | 7.7                 | 22.7                             | 0.0040                           | 0.023           | 0.0000924 |
| <u>Pouteria sp.</u>               | 1            | 3.9            | 0.002        | 6.0                 | 38.4                             | 0.0115                           | 0.008           | 0.0000885 |
| <u>Piper hispidum</u>             | 2            | 7.7            | 0.003        | 3.7                 | 13.3                             | 0.0034                           | 0.023           | 0.0000784 |
| <u>Guarea glabra</u>              | 2            | 7.7            | 0.003        | 4.7                 | 21.6                             | 0.0031                           | 0.023           | 0.0000715 |
| No identificada D-8               | 2            | 7.7            | 0.003        | 3.5                 | 10.9                             | 0.0026                           | 0.023           | 0.0000560 |
| <u>Siparuna nicaraguensis</u>     | 1            | 3.9            | 0.002        | 3.8                 | 9.6                              | 0.0065                           | 0.008           | 0.0000501 |
| <u>Eugenia sp.</u>                | 2            | 7.7            | 0.003        | 4.1                 | 6.0                              | 0.0019                           | 0.023           | 0.0000427 |
| <u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>  | 3            | 11.5           | 0.005        | 2.4                 | 12.1                             | 0.0005                           | 0.058           | 0.0000288 |
| No identificada D-18              | 2            | 7.7            | 0.003        | 3.2                 | 10.6                             | 0.0009                           | 0.023           | 0.0000208 |
| <u>Salacia megistophylla</u>      | 2            | 7.7            | 0.003        | 3.8                 | 4.0                              | 0.0005                           | 0.023           | 0.0000120 |
| <u>Trichilia sp.</u>              | 1            | 3.9            | 0.002        | 4.7                 | 4.5                              | 0.0013                           | 0.008           | 0.0000104 |
| <u>Acalypha diversifolia</u>      | 2            | 7.7            | 0.003        | 2.7                 | 2.7                              | 0.0004                           | 0.023           | 0.0000092 |
| <u>Piper aff. misantlense</u>     | 2            | 7.7            | 0.003        | 2.0                 | 2.2                              | 0.0003                           | 0.023           | 0.0000069 |

(Continuación)

| ESPECIE                          | NUM.<br>IND. | FREC. %<br>(a) | DENS.<br>(b) | ALT. $\bar{x}$<br>m | COBER.<br>TOTAL<br>m <sup>2</sup> | AREA<br>BASAL<br>m <sup>2</sup> | i.d.<br>(a)×(b) | I.D.      |
|----------------------------------|--------------|----------------|--------------|---------------------|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------|-----------|
| <u>Psychotria aff. flava</u>     | 3            | 11.5           | 0.005        | 3.1                 | 7.3                               | 0.0011                          | 0.058           | 0.0000635 |
| <u>Sapium lateriflorum</u>       | 1            | 3.9            | 0.002        | 3.8                 | 7.1                               | 0.0006                          | 0.008           | 0.0000046 |
| <u>Bursera simaruba</u>          | 1            | 3.9            | 0.002        | 4.5                 | 2.5                               | 0.0006                          | 0.008           | 0.0000046 |
| <u>Hampea aff. integerrima</u>   | 1            | 3.9            | 0.002        | 6.0                 | 5.3                               | 0.0003                          | 0.008           | 0.0000023 |
| <u>Enallagma donnell-smithii</u> | 1            | 3.9            | 0.002        | 2.8                 | 2.8                               | 0.0002                          | 0.008           | 0.0000015 |

Estrato inferior (0 a 8 m de altura). Se incluyen árboles con 10 cm o más de p.a.p.

|                                |    |       |       |     |       |        |       |           |
|--------------------------------|----|-------|-------|-----|-------|--------|-------|-----------|
| <u>Astrocaryum mexicanum</u>   | 40 | 73.1  | 0.062 | 2.8 | 542.0 | 0.1176 | 4.499 | 0.5290200 |
| <u>Piper lapatifolium</u>      | 8  | 19.2  | 0.012 | 3.8 | 44.3  | 0.0276 | 0.231 | 0.0063900 |
| <u>Myriocarpa longipes</u>     | 5  | 15.4  | 0.008 | 4.8 | 54.7  | 0.0186 | 0.123 | 0.0022900 |
| <u>Cestrum sp.</u>             | 7  | 23.1  | 0.011 | 6.5 | 46.1  | 0.0089 | 0.254 | 0.0022600 |
| <u>Urera caracasana</u>        | 6  | 19.2  | 0.009 | 4.8 | 38.9  | 0.0108 | 0.176 | 0.0019100 |
| <u>Rhacoma parviflorum</u>     | 4  | 15.38 | 0.006 | 5.2 | 73.3  | 0.0237 | 0.092 | 0.0021900 |
| <u>Rheedia edulis</u>          | 3  | 11.6  | 0.005 | 5.1 | 42.4  | 0.0143 | 0.058 | 0.0008300 |
| <u>Neurolaena macrocephala</u> | 4  | 11.6  | 0.006 | 6.4 | 35.8  | 0.0078 | 0.069 | 0.0005400 |

(Continuación)

| ESPECIE                           | NUM.<br>IND. | FREC.%<br>(a) | DEN.<br>(b) | ALT. $\bar{x}$<br>m | COBER.<br>TOTAL<br>m <sup>2</sup> | AREA<br>BASAL<br>m <sup>2</sup> | i.d.<br>(a)x(b) | I.D.     |
|-----------------------------------|--------------|---------------|-------------|---------------------|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------|----------|
| <u>Faramea occidentalis</u>       | 2            | 7.7           | 0.003       | 7.2                 | 23.7                              | 0.0175                          | 0.023           | 0.000400 |
| <u>Licaria aff. alata</u>         | 1            | 3.8           | 0.002       | 6.5                 | 24.6                              | 0.0176                          | 0.008           | 0.000140 |
| <u>Heliocarpus appendiculatus</u> | 2            | 7.7           | 0.003       | 7.7                 | 22.7                              | 0.0040                          | 0.023           | 0.000090 |
| <u>Pouteria sp.</u>               | 1            | 3.9           | 0.002       | 6.0                 | 38.5                              | 0.0115                          | 0.008           | 0.000090 |
| <u>Guarea glabra</u>              | 2            | 7.7           | 0.003       | 4.7                 | 21.6                              | 0.0031                          | 0.023           | 0.000070 |
| No identificada D-8               | 2            | 7.7           | 0.003       | 3.5                 | 10.9                              | 0.0026                          | 0.023           | 0.000060 |
| <u>Poulsenia armata</u>           | 2            | 7.7           | 0.003       | 3.2                 | 9.6                               | 0.0025                          | 0.023           | 0.000060 |
| <u>Siparuna nicaraquensis</u>     | 1            | 3.9           | 0.002       | 3.8                 | 9.6                               | 0.0065                          | 0.008           | 0.000050 |
| <u>Quararibea funebris</u>        | 2            | 7.7           | 0.003       | 5.0                 | 11.2                              | 0.0021                          | 0.023           | 0.000050 |
| <u>Bunchosia swartziana</u>       | 2            | 7.7           | 0.003       | 3.3                 | 14.9                              | 0.0020                          | 0.023           | 0.000050 |
| <u>Cecropia obtusifolia</u>       | 2            | 7.7           | 0.003       | 4.3                 | 6.5                               | 0.0019                          | 0.023           | 0.000040 |
| <u>Piper amalago</u>              | 2            | 7.7           | 0.003       | 3.4                 | 19.2                              | 0.0010                          | 0.023           | 0.000020 |
| <u>Croton glabellus</u>           | 1            | 3.9           | 0.002       | 7.8                 | 16.6                              | 0.0025                          | 0.008           | 0.000020 |
| <u>Eugenia sp.</u>                | 1            | 3.9           | 0.002       | 5.0                 | 2.4                               | 0.0013                          | 0.008           | 0.000010 |
| <u>Piper hispidum</u>             | 1            | 3.9           | 0.002       | 4.3                 | 11.3                              | 0.0011                          | 0.008           | 0.000010 |

## Estrato medio (8.5 a 16.5 m de altura)

(Continuación)

| ESPECIE                     | NUM.<br>IND. | FREC. %<br>(a) | DENS.<br>(b) | ALT. $\bar{x}$<br>m | COBER.<br>TOTAL<br>m <sup>2</sup> | AREA<br>BASAL<br>m <sup>2</sup> | i. d<br>(a)x(b) | I. D    |
|-----------------------------|--------------|----------------|--------------|---------------------|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------|---------|
| <u>Cestrum</u> sp.          | 11           | 26.9           | 0.017        | 11.3                | 112.2                             | 0.0678                          | 0.458           | 0.03103 |
| <u>Quararibea funebris</u>  | 3            | 11.5           | 0.005        | 14.2                | 139.0                             | 0.0888                          | 0.058           | 0.00512 |
| <u>Trichilia</u> sp.        | 1            | 3.9            | 0.002        | 16.0                | 113.3                             | 0.1146                          | 0.008           | 0.00088 |
| <u>Faramea occidentalis</u> | 2            | 7.7            | 0.003        | 13.0                | 51.0                              | 0.0261                          | 0.023           | 0.00060 |
| <u>Nectandra ambigens</u>   | 1            | 3.9            | 0.002        | 15.0                | 50.3                              | 0.0448                          | 0.008           | 0.00035 |
| <u>Sapranthus</u> sp.       | 1            | 3.9            | 0.002        | 10.0                | 38.5                              | 0.0448                          | 0.008           | 0.00035 |
| <u>Guarea glabra</u>        | 1            | 3.9            | 0.002        | 15.0                | 9.1                               | 0.0232                          | 0.008           | 0.00018 |
| <u>Croton glabellus</u>     | 1            | 3.9            | 0.002        | 12.0                | 50.3                              | 0.0207                          | 0.008           | 0.00016 |
| <u>Poulsenia armata</u>     | 1            | 3.9            | 0.002        | 11.0                | 5.9                               | 0.0127                          | 0.008           | 0.00009 |
| <u>Spondias mombin</u>      | 1            | 3.9            | 0.002        | 9.0                 | 10.2                              | 0.0095                          | 0.008           | 0.00007 |
| No identificada D-91        | 1            | 3.9            | 0.002        | 8.5                 | 19.6                              | 0.0024                          | 0.008           | 0.00002 |

## Estrato superior (17 a 25 m de alto).

|                           |   |     |       |      |       |        |       |         |
|---------------------------|---|-----|-------|------|-------|--------|-------|---------|
| <u>Nectandra ambigens</u> | 2 | 7.7 | 0.003 | 25.0 | 427.3 | 1.6400 | 0.023 | 0.03784 |
| <u>Ficus</u> sp.          | 1 | 3.9 | 0.002 | 25.0 | 201.1 | 1.9100 | 0.008 | 0.01471 |

(Continuación)

| ESPECIE                          | NUM.<br>IND. | FREC. %<br>(a) | DENS.<br>(b) | ALT. $\bar{x}$<br>m | COBER.<br>TOTAL<br>m <sup>2</sup> | AREA<br>BASAL<br>m <sup>2</sup> | i. d.<br>(a)x(b) | I. D.   |
|----------------------------------|--------------|----------------|--------------|---------------------|-----------------------------------|---------------------------------|------------------|---------|
| <u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u> | 2            | 7.7            | 0.003        | 19.0                | 61.5                              | 0.0777                          | 0.023            | 0.00184 |
| No identificada D-0              | 1            | 3.9            | 0.002        | 22.0                | 113.1                             | 0.0575                          | 0.008            | 0.00043 |
| <u>Inga</u> sp.                  | 1            | 3.9            | 0.002        | 20.0                | 50.3                              | 0.0448                          | 0.008            | 0.00035 |

(Continuación.)

SITIO DD

Estrato inferior (0 a 7 m de altura). Con árboles con 3.3 cm o más de p.a.p.

| ESPECIE                            | NUM.<br>IND. | FREC. %<br>(a) | DENS.<br>(b) | ALT. $\bar{x}$<br>m | COBER.<br>TOTAL<br>m <sup>2</sup> | AREA<br>BASAL<br>m <sup>2</sup> | i.d.<br>(a)x(b) | I.D.     |
|------------------------------------|--------------|----------------|--------------|---------------------|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------|----------|
| <u>Astrocaryum mexicanum</u>       | 23           | 43.5           | 0.043        | 2.3                 | 281.0                             | 0.0558                          | 1.870           | 0.104322 |
| <u>Acalypha diversifolia</u>       | 36           | 65.2           | 0.063        | 3.1                 | 130.1                             | 0.0134                          | 4.083           | 0.054716 |
| <u>Myriocarpa longipes</u>         | 15           | 30.4           | 0.026        | 5.1                 | 141.9                             | 0.0284                          | 0.791           | 0.022470 |
| <u>Guarea bijuga</u>               | 7            | 30.4           | 0.012        | 5.7                 | 132.8                             | 0.0361                          | 0.371           | 0.013375 |
| <u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>   | 9            | 30.4           | 0.016        | 4.4                 | 99.6                              | 0.0128                          | 0.476           | 0.006097 |
| <u>Trichilia parviflora</u>        | 9            | 34.8           | 0.016        | 4.6                 | 61.3                              | 0.0087                          | 0.544           | 0.004736 |
| <u>Poulsenia armata</u>            | 10           | 34.8           | 0.019        | 3.5                 | 28.9                              | 0.0055                          | 0.665           | 0.003660 |
| No identificada D-8                | 7            | 30.4           | 0.012        | 4.2                 | 50.8                              | 0.0089                          | 0.370           | 0.003297 |
| <u>Psychotria aff. chiapensis</u>  | 4            | 13.0           | 0.007        | 3.8                 | 20.5                              | 0.0069                          | 0.091           | 0.000626 |
| <u>Forchameria aff. trifoliata</u> | 2            | 8.7            | 0.003        | 6.6                 | 45.6                              | 0.0146                          | 0.030           | 0.000442 |
| <u>Heliocarpus appendiculatus</u>  | 3            | 13.0           | 0.003        | 5.3                 | 17.9                              | 0.0067                          | 0.065           | 0.000437 |
| <u>Salacia megistophylla</u>       | 4            | 13.0           | 0.007        | 3.4                 | 56.5                              | 0.0042                          | 0.091           | 0.000381 |
| <u>Trichilia breviflora</u>        | 3            | 8.7            | 0.005        | 3.8                 | 67.2                              | 0.0058                          | 0.045           | 0.000263 |
| <u>Piper amalago</u>               | 2            | 8.7            | 0.003        | 4.1                 | 4.9                               | 0.0084                          | 0.030           | 0.000255 |
| No identificada DD-17              | 2            | 8.7            | 0.003        | 4.7                 | 26.3                              | 0.0035                          | 0.030           | 0.000082 |

(Continuación)

| ESPECIE                       | NUM.<br>IND. | FREC. %<br>(a) | DENS.<br>(b) | ALT.<br>m | $\bar{x}$ | COBER.<br>TOTAL<br>m <sup>2</sup> | AREA<br>BASAL<br>m <sup>2</sup> | i.d.<br>(a)x(b) | I.D.     |
|-------------------------------|--------------|----------------|--------------|-----------|-----------|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------|----------|
| <u>Piper misantlense</u>      | 2            | 8.7            | 0.003        | 3.0       |           | 9.3                               | 0.0027                          | 0.030           | 0.000082 |
| <u>Piper auritum</u>          | 2            | 4.4            | 0.003        | 6.3       |           | 28.7                              | 0.0049                          | 0.013           | 0.000064 |
| <u>Erithroxyton sp.</u>       | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.3       |           | 19.6                              | 0.0048                          | 0.009           | 0.000041 |
| <u>Quararibea funebris</u>    | 3            | 8.7            | 0.005        | 2.8       |           | 11.7                              | 0.0008                          | 0.045           | 0.000038 |
| <u>Spondias mombin</u>        | 2            | 8.7            | 0.003        | 3.5       |           | 6.4                               | 0.0011                          | 0.030           | 0.000033 |
| <u>Ocotea chiapensis</u>      | 2            | 8.7            | 0.003        | 4.9       |           | 9.3                               | 0.0011                          | 0.030           | 0.000033 |
| <u>Carica papaya</u>          | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.5       |           | 2.5                               | 0.0030                          | 0.009           | 0.000026 |
| No identificada DD-00         | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.0       |           | 7.1                               | 0.0029                          | 0.009           | 0.000025 |
| <u>Faramea occidentalis</u>   | 2            | 8.7            | 0.003        | 3.7       |           | 5.7                               | 0.0008                          | 0.030           | 0.000024 |
| <u>Coccoloba diversifolia</u> | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.0       |           | 5.3                               | 0.0020                          | 0.009           | 0.000017 |
| <u>Brosimum alicastrum</u>    | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.7       |           | 10.2                              | 0.0015                          | 0.009           | 0.000013 |
| No identificada DD-01         | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.5       |           | 6.2                               | 0.0014                          | 0.009           | 0.000012 |
| No identificada DD-70         | 1            | 4.4            | 0.002        | 1.8       |           | 7.1                               | 0.0011                          | 0.009           | 0.000010 |
| No identificada DD-66         | 1            | 4.4            | 0.002        | 4.8       |           | 7.1                               | 0.0009                          | 0.009           | 0.000008 |
| <u>Sapium lateriflorum</u>    | 2            | 4.4            | 0.003        | 2.8       |           | 2.8                               | 0.0005                          | 0.013           | 0.000007 |
| <u>Robinsonella mirandae</u>  | 1            | 4.4            | 0.002        | 5.0       |           | 4.9                               | 0.0006                          | 0.009           | 0.000005 |

(Continuación)

| ESPECIE                          | NUM.<br>IND. | FREC. %<br>(a) | DENS.<br>(b) | ALT. $\bar{x}$<br>m | COBER.<br>TOTAL<br>m <sup>2</sup> | AREA<br>BASAL<br>m <sup>2</sup> | I. d.<br>(a)x(b) | I. D.    |
|----------------------------------|--------------|----------------|--------------|---------------------|-----------------------------------|---------------------------------|------------------|----------|
| <u>Trophis racemosa</u>          | 1            | 4.4            | 0.002        | 3.2                 | 2.8                               | 0.0006                          | 0.009            | 0.000005 |
| <u>Rheedia edulis</u>            | 1            | 4.4            | 0.002        | 4.5                 | 6.2                               | 0.0005                          | 0.009            | 0.000004 |
| <u>Pouteria sp.</u>              | 1            | 4.4            | 0.002        | 5.0                 | 3.5                               | 0.0005                          | 0.009            | 0.000004 |
| <u>Psychotria aff. flava</u>     | 1            | 4.4            | 0.002        | 5.0                 | 3.1                               | 0.0004                          | 0.009            | 0.000004 |
| No identificada DD-50            | 1            | 4.4            | 0.002        | 3.8                 | 4.8                               | 0.0003                          | 0.009            | 0.000003 |
| <u>Enallagma donnell-smithii</u> | 1            | 4.4            | 0.002        | 2.0                 | 2.2                               | 0.0002                          | 0.009            | 0.000002 |
| <u>Urera caracasana</u>          | 1            | 4.4            | 0.002        | 3.5                 | 2.0                               | 0.0002                          | 0.009            | 0.000002 |
| <u>Cymbopetalum baillonii</u>    | 1            | 4.4            | 0.002        | 2.8                 | 0.6                               | 0.0002                          | 0.009            | 0.000002 |
| <u>Inga sp.</u>                  | 1            | 4.4            | 0.002        | 2.2                 | 1.8                               | 0.0001                          | 0.009            | 0.000001 |

Estrato inferior (0 a 7 m de altura). Se incluyen árboles con 10 cm o más de p.a.p.

|                                   |    |      |       |     |       |        |       |          |
|-----------------------------------|----|------|-------|-----|-------|--------|-------|----------|
| <u>Astrocaryum mexicanum</u>      | 23 | 43.5 | 0.043 | 2.3 | 281.0 | 0.0558 | 1.870 | 0.104322 |
| <u>Myriocarpa longipes</u>        | 13 | 30.4 | 0.023 | 5.3 | 150.4 | 0.0274 | 0.689 | 0.018851 |
| <u>Guarea bijuga</u>              | 6  | 26.1 | 0.010 | 6.0 | 125.8 | 0.0358 | 0.272 | 0.009746 |
| <u>Pseudoimmedia oxyphyllaria</u> | 4  | 13.0 | 0.007 | 6.2 | 80.4  | 0.0109 | 0.091 | 0.000995 |
| No identificada D-8               | 4  | 17.4 | 0.007 | 5.3 | 43.0  | 0.0081 | 0.121 | 0.000995 |

(Continuación)

| ESPECIE                            | NUM.<br>IND. | FREC. %<br>(a) | DENS.<br>(b) | ALT. $\bar{x}$<br>m | COBER.<br>TOTAL<br>m <sup>2</sup> | AREA<br>BASAL<br>m <sup>2</sup> | i.d<br>(a)x(b) | I.D.     |
|------------------------------------|--------------|----------------|--------------|---------------------|-----------------------------------|---------------------------------|----------------|----------|
| <u>Acalypha diversifolia</u>       | 6            | 17.4           | 0.007        | 3.9                 | 29.5                              | 0.0045                          | 0.181          | 0.000815 |
| No identificada D-01               | 4            | 17.4           | 0.007        | 5.5                 | 34.2                              | 0.0066                          | 0.122          | 0.000803 |
| <u>Psychotria aff. chiapensis</u>  | 3            | 13.0           | 0.005        | 4.6                 | 34.3                              | 0.0066                          | 0.068          | 0.000449 |
| <u>Forchameria aff. trifoliata</u> | 2            | 8.7            | 0.003        | 6.5                 | 45.6                              | 0.0146                          | 0.030          | 0.000442 |
| <u>Heliocarpus appendiculatus</u>  | 3            | 13.0           | 0.005        | 5.3                 | 17.9                              | 0.0067                          | 0.065          | 0.000434 |
| <u>Salacia megistophylla</u>       | 3            | 8.7            | 0.005        | 3.5                 | 45.5                              | 0.0036                          | 0.045          | 0.000163 |
| No identificada D-17               | 2            | 8.7            | 0.003        | 4.7                 | 26.3                              | 0.0035                          | 0.030          | 0.000106 |
| <u>Piper misantlense</u>           | 2            | 8.7            | 0.003        | 3.0                 | 9.3                               | 0.0027                          | 0.030          | 0.000082 |
| <u>Poulsenia armata</u>            | 2            | 8.7            | 0.003        | 5.5                 | 14.1                              | 0.0027                          | 0.030          | 0.000082 |
| <u>Piper amalago</u>               | 1            | 4.4            | 0.002        | 3.5                 | 3.5                               | 0.0081                          | 0.009          | 0.000071 |
| <u>Piper auritum</u>               | 2            | 4.4            | 0.003        | 6.3                 | 28.7                              | 0.0049                          | 0.013          | 0.000064 |
| <u>Trichilia parviflora</u>        | 1            | 4.4            | 0.002        | 5.0                 | 63.6                              | 0.0052                          | 0.009          | 0.000045 |
| <u>Erithroxilon sp.</u>            | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.3                 | 19.6                              | 0.0048                          | 0.009          | 0.000042 |
| <u>Carica papaya</u>               | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.5                 | 2.5                               | 0.0030                          | 0.009          | 0.000026 |
| No identificada DD-00              | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.0                 | 7.1                               | 0.0029                          | 0.009          | 0.000025 |
| <u>Coccoloba diversifolia</u>      | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.7                 | 10.2                              | 0.0015                          | 0.009          | 0.000013 |
| <u>Brosimum alicastrum</u>         | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.7                 | 10.2                              | 0.0015                          | 0.009          | 0.000013 |

(Continuación)

| ESPECIE                  | NUM.<br>IND. | FREC. %<br>(a) | DENS.<br>(b) | ALT. $\bar{x}$<br>m | COBER.<br>TOTAL<br>m <sup>2</sup> | AREA<br>BASAL<br>m <sup>2</sup> | i.d.<br>(a)x(b) | I.D.     |
|--------------------------|--------------|----------------|--------------|---------------------|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------|----------|
| No identificada DD-01    | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.5                 | 6.2                               | 0.0014                          | 0.009           | 0.000012 |
| No identificada DD-70    | 1            | 4.4            | 0.002        | 1.8                 | 7.1                               | 0.0011                          | 0.009           | 0.000010 |
| <u>Spondias mombin</u>   | 1            | 4.4            | 0.002        | 4.3                 | 5.3                               | 0.0009                          | 0.009           | 0.000008 |
| No identificada DD-66    | 1            | 4.4            | 0.002        | 4.8                 | 7.1                               | 0.0009                          | 0.009           | 0.000008 |
| <u>Ocotea chiapensis</u> | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.7                 | 7.1                               | 0.0009                          | 0.009           | 0.000008 |

Estrato medio (15.5 a 25 m de altura)

|                                   |   |      |       |      |       |        |       |          |
|-----------------------------------|---|------|-------|------|-------|--------|-------|----------|
| <u>Heliocarpus appendiculatus</u> | 5 | 17.4 | 0.009 | 12.4 | 116.2 | 0.0917 | 0.156 | 0.014353 |
| <u>Cecropia obtusifolia</u>       | 6 | 13.0 | 0.010 | 10.5 | 20.8  | 0.0190 | 0.136 | 0.002586 |
| <u>Pouteria</u> sp.               | 2 | 8.7  | 0.003 | 11.0 | 40.3  | 0.0669 | 0.030 | 0.002027 |
| <u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>  | 1 | 4.4  | 0.002 | 12.0 | 78.5  | 0.1146 | 0.009 | 0.000867 |
| No identificada DD-140            | 1 | 4.4  | 0.002 | 12.0 | 50.3  | 0.0674 | 0.009 | 0.000586 |
| <u>Guarea bijuga</u>              | 2 | 8.7  | 0.003 | 11.0 | 40.8  | 0.0189 | 0.030 | 0.000573 |
| <u>Bunchosia swartziana</u>       | 1 | 4.4  | 0.002 | 14.0 | 78.5  | 0.0573 | 0.009 | 0.000498 |
| <u>Platymiscium yucatanum</u>     | 1 | 4.4  | 0.002 | 14.0 | 132.7 | 0.0472 | 0.009 | 0.000411 |
| <u>Rhacoma parviflorum</u>        | 1 | 4.4  | 0.002 | 12.0 | 78.5  | 0.0203 | 0.009 | 0.000177 |

(Continuación)

| ESPECIE                  | NUM.<br>IND. | FREC. %<br>(a) | DENS.<br>(b) | ALT. $\bar{x}$<br>m | COBER.<br>TOTAL<br>m <sup>2</sup> | AREA<br>BASAL<br>m <sup>2</sup> | i. d.<br>(a)x(b) | I. D.    |
|--------------------------|--------------|----------------|--------------|---------------------|-----------------------------------|---------------------------------|------------------|----------|
| No identificada DD-01    | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.5                 | 6.2                               | 0.0014                          | 0.009            | 0.000012 |
| No identificada DD-70    | 1            | 4.4            | 0.002        | 1.8                 | 7.1                               | 0.0011                          | 0.009            | 0.000010 |
| <u>Spondias mombin</u>   | 1            | 4.4            | 0.002        | 4.3                 | 5.3                               | 0.0009                          | 0.009            | 0.000008 |
| No identificada DD-66    | 1            | 4.4            | 0.002        | 4.8                 | 7.1                               | 0.0009                          | 0.009            | 0.000008 |
| <u>Ocotea chiapensis</u> | 1            | 4.4            | 0.002        | 6.7                 | 7.1                               | 0.0009                          | 0.009            | 0.000008 |

Estrato medio (15.5 a 25 m de altura)

|                                   |   |      |       |      |       |        |       |          |
|-----------------------------------|---|------|-------|------|-------|--------|-------|----------|
| <u>Heliocarpus appendiculatus</u> | 5 | 17.4 | 0.009 | 12.4 | 116.2 | 0.0917 | 0.156 | 0.014353 |
| <u>Cecropia obtusifolia</u>       | 6 | 13.0 | 0.010 | 10.5 | 20.8  | 0.0190 | 0.136 | 0.002586 |
| <u>Pouteria</u> sp.               | 2 | 8.7  | 0.003 | 11.0 | 40.3  | 0.0669 | 0.030 | 0.002027 |
| <u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>  | 1 | 4.4  | 0.002 | 12.0 | 78.5  | 0.1146 | 0.009 | 0.000867 |
| No identificada DD-140            | 1 | 4.4  | 0.002 | 12.0 | 50.3  | 0.0674 | 0.009 | 0.000586 |
| <u>Guarea bijuga</u>              | 2 | 8.7  | 0.003 | 11.0 | 40.8  | 0.0189 | 0.030 | 0.000573 |
| <u>Bunchosia swartziana</u>       | 1 | 4.4  | 0.002 | 14.0 | 78.5  | 0.0573 | 0.009 | 0.000498 |
| <u>Platymiscium yucatanum</u>     | 1 | 4.4  | 0.002 | 14.0 | 132.7 | 0.0472 | 0.009 | 0.000411 |
| <u>Rhacoma parviflorum</u>        | 1 | 4.4  | 0.002 | 12.0 | 78.5  | 0.0203 | 0.009 | 0.000177 |

(Continuación)

| ESPECIE                                  | NUM.<br>IND. | FREC. %<br>(a) | DENS.<br>(a) | ALT. $\bar{x}$<br>m | COBER.<br>TOTAL<br>m <sup>2</sup> | AREA<br>TOTAL<br>m <sup>2</sup> | I.d.<br>(a)x(b) | I.D.     |
|--|--------------|----------------|--------------|---------------------|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------|----------|
| <u>Psychotria aff. alatum</u>            | 1            | 4.4            | 0.002        | 10.0                | 28.3                              | 0.0180                          | 0.009           | 0.000157 |
| Estrato superior (15.5 a 25 m de altura) |              |                |              |                     |                                   |                                 |                 |          |
| <u>Heliocarpus appendiculatus</u>        | 8            | 21.7           | 0.014        | 19.3                | 553.7                             | 0.2066                          | 0.303           | 0.062497 |
| <u>Poulsenia armata</u>                  | 1            | 4.4            | 0.002        | 25.0                | 201.1                             | 1.2732                          | 0.008           | 0.011077 |
| <u>Dendropanax arboreus</u>              | 2            | 8.7            | 0.003        | 18.0                | 204.2                             | 0.3103                          | 0.030           | 0.009390 |
| <u>Brosimum alicastrum</u>               | 1            | 4.4            | 0.002        | 25.0                | 314.2                             | 1.0313                          | 0.009           | 0.008972 |
| <u>Nectandra ambigens</u>                | 1            | 4.4            | 0.002        | 23.0                | 176.7                             | 0.5546                          | 0.009           | 0.004825 |
| <u>Cynometra retusa</u>                  | 1            | 4.4            | 0.002        | 25.0                | 201.1                             | 0.5504                          | 0.009           | 0.004786 |
| <u>Pithecellobium arbor</u>              | 1            | 4.4            | 0.002        | 25.0                | 201.1                             | 0.1071                          | 0.009           | 0.000932 |
| <u>Cecropia obtusifolia</u>              | 1            | 4.4            | 0.002        | 18.0                | 6.0                               | 0.0072                          | 0.009           | 0.000063 |

mero de especies encontradas, ya que casi es la misma cantidad de especies en ambos sitios (15 para el Sitio D y 13 para el Sitio DD), no ocurre lo mismo con la dominancia de estas especies en cada sitio de estudio. Así, considerando a los árboles con p.a.p  $\geq 3$  cm, en el Sitio D de las diez especies con mayor I.D. seis son especies secundarias, las cuales ocupan del segundo al séptimo lugar de dominancia. En contraste, en el Sitio DD, si bien el segundo y tercer lugar lo ocupen especies secundarias, solo éstas están entre las diez especies con mayor I.D. A excepción de Cestrum sp. y Rhacoma parviflorum (presentes en el Sitio D), las especies anteriores son arbustivas. Esto implica que estas especies pertenecen realmente a este estrato y no son árboles jóvenes de especies que ocupan estratos más altos.

Lo anterior refleja que la vegetación secundaria del sitio que fue perturbado más recientemente, juega un papel importante en la determinación de las características fisonómicas y ecológicas del estrato inferior, como se mencionó anteriormente al tratar la fisonomía general de los sitios.

En el estrato inferior de ambos sitios se presentan árboles jóvenes de especies primarias que en su estado adulto se encuentran en el estrato medio o superior de esta selva. De este modo, en el Sitio D, Poulsenia armata (Moraceae), árbol que representa aproximadamente el 8 % de los árboles del estrato superior (20 a 35 m del alto) presentes en 1 ha de la selva alta perennifolia de la Estación de Biología (Piñero et al., 1977), ocupa el 9<sup>o</sup> lugar de dominancia. Asimismo, en el Sitio DD, esta especie y Pseudolme-

día oxyphyllaria (Moraceae), especie que representa aproximadamente el 37 % de los árboles del estrato medio (10 a 20 m de alto) de esta selva (Piñero et al., 1977), ocupan el séptimo y quinto lugar de dominancia, respectivamente. La mayoría de los árboles pequeños de P. armata presentan menos de 10 cm de p.a.p. de tal modo que cuando el I.D. se calcula eliminando a éstos, el valor de dominancia de esta especie se reduce, por abajo de las diez especies de mayor dominancia. Esto no sucede con P. oxyphyllaria; por el contrario, sube al cuarto lugar de dominancia (ver Tabla 7). Estas observaciones sugieren que P. oxyphyllaria puede empezar a crecer antes que P. armata o bien que el crecimiento de los árboles de la primera especie es más rápido que el de los árboles de la segunda especie. Por otro lado, dado los valores de dominancia calculados para estas especies en el estrato inferior de los sitios de estudio, es posible proponer que ellas son especies demandadoras de luz, favorecidas en su crecimiento con las aberturas en el dosel de la comunidad. Respecto a esto, es interesante señalar que los árboles juveniles de las especies mencionadas, pueden ser progenie de árboles adultos presentes en los sitios de estudio. En efecto, tanto P. armata como P. oxyphyllaria se presentan en los sitios como adultos y juveniles (ver Tabla 7), por lo cual puede sospecharse que, ya sea la germinación de semillas y/o el establecimiento y crecimiento de plántulas, de estos árboles adultos, se favoreció al producirse las perturbaciones en los sitios.

#### B. Estrato medio.

La especie con mayor I.D. en el estrato medio del Sitio D fue

la especie secundaria Cestrum sp. Su valor de dominancia es seis veces mayor al de la segunda especie en dominancia (Quararíbea Funebris). A esta especie pertenecen los árboles que sobresalen del conjunto estructural de 0 a 7 m de alto en el perfil diagramático del Sitio D (ver Fig. 10). Ya que ninguna otra especie secundaria se presenta en este estrato con un LD. alto, es muy probable que bajo las condiciones ambientales de este sitio Cestrum sp. sea la única especie secundaria que monopolice el estrato medio durante los siguientes años de la sucesión.

Lo anterior contrasta con lo que sucede en el Sitio DD. En principio Cestrum sp. no tiene ninguna participación en la conformación del estrato medio y su lugar de dominancia es ocupado por las especies secundarias Heliocarpus appendiculatus y Cecropia obtusifolia. Estas especies ocupan el primero y segundo lugar de dominancia, respectivamente. Los valores de dominancia de estas últimas son producto de su homogeneidad de distribución (ver valores de i. d., en la Tabla 7), más que de su área basal. Sin embargo, estos árboles ocupan un área restringida, concentrada en el epicentro de la zona de perturbación, calculada en unos 100 m<sup>2</sup> de acuerdo a los valores de frecuencia relativa de cada especie.

#### C. Estrato superior.

En el estrato superior del Sitio D no aparece ninguna especie secundaria, siendo Nectandra ambigens (Lauraceae), la especie con mayor valor de dominancia. Dada la carencia de especies secundarias en el estrato superior de este sitio, se refleja la existen-

cia de aberturas en el dosel, como fue notado en la perte de fisonomía general de los sitios.

En el Sitio DD Heliolepis appendiculatus es la especie con mayor I.D., teniendo un valor de dominancia cinco veces mayor que Poulsenia armata, segunda en dominancia. Por lo anterior, H. appendiculatus es claramente la especie que está imprimiendo las características fisonómicas y ecológicas en este sitio, formando un dosel de follaje poco denso en lo que fue el área de mayor perturbación del sitio. Tal dosel se restringe a una área aproximada de 125 m<sup>2</sup>, según el valor de frecuencia relativa de esta especie.

Haciendo un resumen de los tres puntos anteriores se resalta que las especies secundarias están desempeñando un papel sinecológico, respecto a la estructura de los sitios, más importante en el estrato inferior del sitio que fue perturbado hace 8 años (Sitio D), en tanto que en el sitio que fue perturbado hace cerca de 20 años la influencia mayor es en el estrato medio y superior. Estos datos proveen un apoyo cuantitativo a la descripción de Hallé et al. (1978) para la etapa dinámica y homeostática, respectivamente, de la fase pionera de su esquema de la silvigénesis.

#### IV. Diversidad en especies y su relación con la suma total de los índices de dominancia de las especies de cada sitio.

Los índices de diversidad que fueron empleados en este estudio, consideran el número de especies y el número de individuos de cada especie presentes en un área de dimensiones finitas (Williamson,

1973). La diversidad máxima esperada es aquella en la que cada una de las especies constitutivas de una comunidad contiene el mismo número de individuos, que aquí se ha medido con el Índice de Diversidad Máxima ( $H_{max}$ ) propuesto por Pielou (1969), de tal forma que si tomamos un individuo de la comunidad al azar, los individuos de todas las especies tienen la misma probabilidad de ser elegidos. La diversidad real se midió con el Índice de Diversidad de Brillouin ( $H$ ) que varía, al igual que  $H_{max}$ , de acuerdo al número de individuos totales presentes en la comunidad (Poole, 1974). Entre mayor es el valor del índice, mayor es la diversidad del sitio. Para determinar que tan cerca está la diversidad real ( $H$ ) de un sitio, respecto a su diversidad máxima esperada ( $H_{max}$ ), se utiliza el cociente  $H/H_{max}$ , denominado Índice de Regularidad ( $J$ ). Cuando  $J = 1$ , la diversidad real es máxima.

En la Tabla 8 están contenidos los valores de diversidad, regularidad e Índice de Dominancia Total (I.D.T.), resultante de la suma de los I.D. de todas las especies, de cada sitio de estudio. Estos valores fueron calculados considerando primero a los árboles con p.a.p.  $\geq 3.3$  cm y posteriormente eliminando a los que tenían menos de 10 cm de p.a.p., con el propósito de determinar en qué grado los árboles pequeños, que representan la probable regeneración de las especies, determinan la diversidad de los sitios de estudio.

#### A. Diversidad.

Los valores de diversidad real ( $H$ ) y de diversidad máxima ( $H_{max}$ ) encontrados para los sitios de estudio son semejantes cuan-

TABLA 8. Índices de diversidad, índice de regularidad (J) e índice de dominancia total (I.D.T.) de los sitios permanentes de observación D y DD.

Considerando a todos los árboles con p.a.p.  $\geq 3.3$  cm.

| SITIO | DIVERSIDAD REAL<br>(BRILLOUIN)<br><br>H | DIVERSIDAD MAXIMA<br>(PIELOU)<br><br>$H_{max}$ | RÉGULARIDAD<br><br>J | ÍNDICE<br>DE<br>DOMINANCIA<br>TOTAL | NÚMERO<br>DE<br>ESPECIES | NÚMERO<br>DE<br>INDIVIDUOS |
|-------|---|--|----------------------|-------------------------------------|--------------------------|----------------------------|
| D     | 1.302                                   | 1.510  | 0.86                 | 0.670                               | 41                       | 183                        |
| DD    | 1.327                                   | 1.590  | 0.83                 | 0.340                               | 49                       | 210                        |

Considerando solamente a los árboles con p.a.p.  $\geq 10$  cm.

|    |       |       |      |       |    |     |
|----|-------|-------|------|-------|----|-----|
| D  | 0.963 | 1.390 | 0.69 | 0.641 | 31 | 133 |
| DD | 1.244 | 1.430 | 0.87 | 0.263 | 37 | 128 |

do se consideran a todos los individuos con p.a.p.  $\geq 3.3$  cm. La semejanza se debe a que el número de individuos y el número de especies de un sitio son proporcionales a los del otro, esto es, con 41 especies y 183 individuos del Sitio D da un valor de diversidad similar que con 49 especies y 210 individuos del Sitio DD. Por otro lado, tal similitud indica que la distribución de individuos entre las especies presentes en los sitios es semejante. La Fig. 12, que muestra la distribución de especies por categorías de octavos de frecuencias del número de individuos, refleja esta situación. Una observación detallada de la figura permite ver que la mayoría de las especies presentes en los sitios están representadas por pocos individuos; notado por el hecho de que el 78 % de las especies de ambos sitios están representadas por 1 a 3 árboles con 3.3 cm o más de p.a.p. Por otro lado, la forma general de los histogramas sugiere una mayor diversidad de especies en el Sitio DD, ya que en este sitio se acentúa más la presencia de especies raras (es decir, con pocos individuos).

Lo anterior es notable si se calcula la diversidad de los sitios eliminando a los árboles que tienen menos de 10 cm de p.a.p. Ahora se tiene 31 especies y 133 individuos para el Sitio D y 37 especies y 128 individuos para el Sitio DD (ver Fig. 12). Ocurre una mayor reducción tanto en número de especies como en el número de individuos en el Sitio DD. Aún así, este sitio muestra valores de diversidad (real y máxima) mayores que los del Sitio D. A la vez, el valor de regularidad (J) sigue siendo alto, inclusive mayor que en el primer caso (ver Tabla 8).

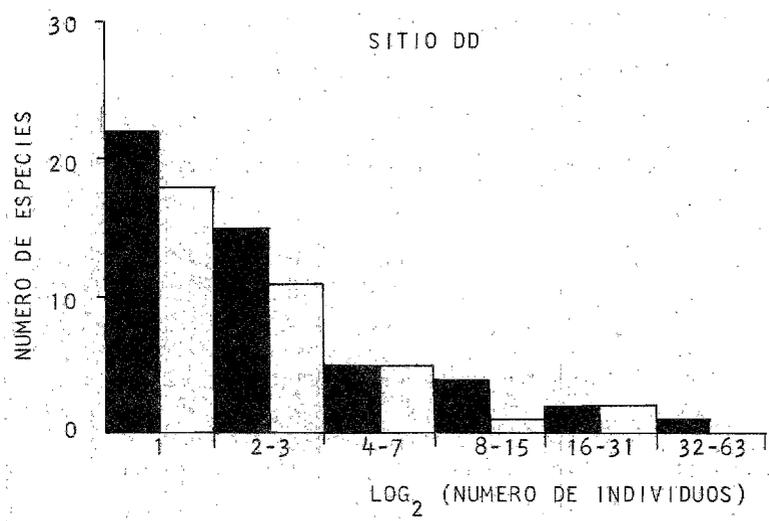
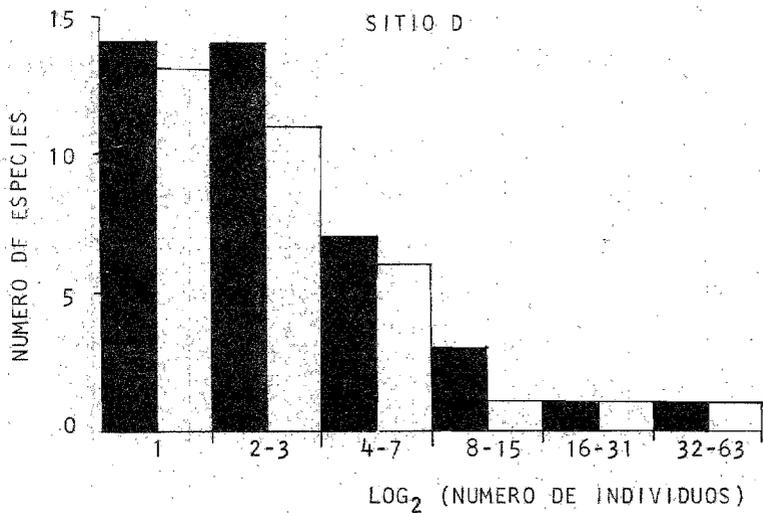


FIG. 12. Distribución de especies por octavos de frecuencias (Log<sub>2</sub>) del número de individuos. Las columnas en negro consideran a los árboles con menos de 10 cm de p.a.p., las blancas no.

Para el Sitio D, la consideración de árboles con p.a.p.  $\geq 10$  cm, deja a un lado a 11 especies (6 con 1 individuo, 3 con 2 individuos y 1 con 3 individuos) que se registran al considerar a los árboles con p.a.p.  $\geq 3.3$  cm. Por lo tanto, éstas son especies representadas por árboles muy pequeños, menores a 3 cm de diámetro del tronco a la altura del pecho. Entre estas especies cinco son secundarias: Acalypha diversifolia, Piper misantlense, Sapium lateriflorum, Bursera simaruba y Hampea aff. integerrima. Por otro lado, siete de las especies que contienen entre 20 a 5 individuos con p.a.p.  $\geq 3.3$  cm (ver Tabla 7), se reducen entre un 10 a un 60 % ( $\bar{x} = 44 \pm 22$  %) en abundancia de individuos al considerar solamente a los árboles con p.a.p.  $\geq 10$  cm. Entre estas especies cinco son secundarias: Cestrum sp., Myriocarpa longipes, Urera caracasana, Croton glabellus y Neurolaena macrocephala; las dos restantes son especies primarias: Pseudolmedia oxyphyllaria y Poulsenia armata. Estas últimas, como ya se discutió anteriormente, son especies constitutivas de los estratos superiores de esta selva que parecen ser favorecidas en su regeneración con las aberturas en el dosel, indicado por el hecho de que árboles jóvenes de estas especies tienen valores altos de dominancia en el estrato inferior de los sitios perturbados que aquí se analizan.

Como es de notarse por lo anterior, la mayoría de las especies secundarias encontradas en el Sitio D (10 de las 18 registradas en el sitio) contienen árboles pequeños, menores a 10 cm de p.a.p. Seguramente, esto es el reflejo de la juventud del sitio, respecto al tiempo de su perturbación. Después de 8 años de ocurrida la perturbación, dos grupos de especies secundarias se han establecido: un grupo formado por 13 especies secundarias, que en promedio contienen

en abundancia de individuos un 59 % o más de árboles con p.a.p.  $\geq 10$  cm, se estableció dentro de la zona de perturbación anteriormente a otro grupo de 5 especies secundarias representadas por 1 a 2 árboles menores a 10 cm de p.a.p., que presumiblemente se ha establecido muy recientemente. Por otro lado, el número de individuos de Astrocaryum mexicanum, que contiene el 22 % de los individuos con p.a.p.  $\geq 3.3$  cm del Sitio D, representa el 30 % de los individuos del sitio si sólo se consideran a los árboles con p.a.p.  $\geq 10$  cm. Esto produce que las diferencias entre la abundancia de esta especie con la abundancia de las especies restantes del sitio se hagan más notorias al considerar solamente a los árboles mayores o iguales a 10 cm de p.a.p., que cuando se consideran a los árboles que tienen desde 3.3 cm de p.a.p. en adelante. En efecto, el coeficiente de variación ( $C.V. = S/\bar{X}$ ) del número de individuos por especie pasa de  $C.V. = 1.63$ , cuando se consideran a los árboles con p.a.p.  $\geq 3.3$  cm, a  $C.V. = 1.76$ , cuando se consideran a los árboles mayores o iguales a 10 cm de p.a.p. Por lo consiguiente, tanto la reducción del número de especies (y por lo tanto de la diversidad real del sitio) como la reducción en la abundancia de las especies, respecto a la de Astrocaryum mexicanum, produce que la regularidad, o abundancia relativa de individuos entre las especies del sitio, sea menos equitativa si solamente se toman en cuenta a los árboles que tienen 10 cm o más de p.a.p., que si incluimos además a los árboles menores a esa medida. Este es el significado de que  $J$  (Índice de regularidad) disminuya de 0.86 a 0.63 al no tomar en cuenta para el cálculo de la diversidad del sitio a los árboles con menos de 10 cm de p.a.p. (Tabla 8).

Resumiendo los dos párrafos anteriores notamos que: i) las especies secundarias del Sitio D poseen un porcentaje alto de individuos jóvenes, lo que puede indicar que el sitio está aún bajo proceso de colonización y ii) por lo anterior, la diversidad del sitio resulta en gran medida de la juventud relativa de los árboles constitutivos de 18 especies (incluyendo 10 secundarias y 8 primarias).

La situación para el Sitio DD es algo diferente. Doce especies están representadas por árboles con menos de 10 cm de p.a.p. (10 con 1 individuo y 2 con 2 individuos), de las cuales cuatro son especies secundarias: Cymbopetalum baillonii, Sapium lateriflorum, Trophis racemosa y Urera caracasana. Seis de las especies de mayor abundancia de individuos del sitio (a excepción de Astrocaryum mexicanum) y que contienen de 36 a 7 individuos con 3.3 cm o más de p.a.p., sufren una reducción del 13 al 83 % ( $\bar{x} = 58 \pm 29$  %) del número de individuos al considerar solamente a los árboles con p.a.p.  $\geq 10$  cm. De estas especies sólo dos son secundarias: Acalypha diversifolia y Myriocarpa longipes. Entre las cuatro especies primarias restantes, nuevamente se encuentran Pseudolmedia oxyphyllaria y Poulsenia armata, que como en el Sitio D se encuentran representadas en el estrato inferior por árboles jóvenes.

En contraste con lo que ocurre en el Sitio D, en el Sitio DD un número menor de especies secundarias (6 de las 14 registradas) están representadas por árboles pequeños, con menos de 10 cm de p.a.p. Después de cerca de 20 años de ocurrida la perturbación del sitio, pueden distinguirse dos grupos de especies secundarias que se han establecido en la zona de perturbación. Un grupo formado por 10 espe-

cies secundarias que en promedio contienen en abundancia de individuos un 52 % o más de árboles con p.a.p.  $\geq 10$  cm y otro grupo de 4 especies secundarias representadas por árboles menores a 10 cm de p.a.p. Presumiblemente, el primer grupo se estableció en la zona de perturbación hace más tiempo que el segundo grupo.

Aunado a lo anterior, es notorio que un grupo más numeroso de especies primarias representadas por un alto porcentaje (64 % o más) de individuos jóvenes, menores a 10 cm de p.a.p., se presentan en este sitio comparativamente con el encontrado en el Sitio D. En el Sitio DD este grupo está representado por 12 especies, en tanto que, en el Sitio D está representado por 8 especies. Es muy sugerente, por lo tanto, que el estadio sucesional del Sitio DD está caracterizado por contener menos especies secundarias, pero que poseen árboles más desarrollados, que la cantidad de especies secundarias encontradas en el Sitio D; y a la vez, por un mayor número de especies primarias representadas por árboles jóvenes que el número de tales especies encontradas en el Sitio D. Posiblemente algunos de los árboles jóvenes de estas especies primarias se establecerán en el futuro en un estrato definido dentro de la comunidad arbórea de cada sitio.

Dado que Acalypha diversifolia, la especie con mayor número de individuos considerando a los árboles con p.a.p.  $\geq 3.3$  cm (ver Tabla 7) en el Sitio DD, se reduce en abundancia de individuos en un 83 % al eliminar a los árboles con menos de 10 cm de p.a.p., la abundancia relativa de individuos entre las especies del sitio se hace más equitativa que cuando son considerados los árboles con menos de 10

cm de p.a.p. El C.V = 1.61 del número de individuos por especie obtenido considerando a los árboles con p.a.p.  $\geq 3.3$  cm se reduce a C.V. = 1.44 al eliminar a los árboles con menos de 10 cm de perímetro troncal a la altura del pecho. Este es el significado de que J (índice de regularidad) aumente de 0.83 a 0.87 al no tomar en cuenta, para el cálculo de la diversidad del sitio, a los árboles con menos de 10 cm de p.a.p. (ver Tabla 8).

En conclusión, la diversidad máxima ( $H_{max}$ ) que puede sustentar el ambiente en el Sitio DD (cerca de 20 años después de la perturbación) está más próxima de ser alcanzada que la diversidad máxima que puede sustentar el ambiente en el Sitio D (8 años después de la perturbación). Esto implica que el estadio sucesional del Sitio DD presenta mayor regeneración de especies que el estadio sucesional en el que se encuentra el Sitio D.

#### B. Relación de la diversidad con el I.D.T. de los sitios.

La dominancia, o importancia ecológica de las especies en una comunidad, ejerce un control poderoso sobre la presencia de otras especies. La dominancia, definida por un índice de importancia de las especies de una comunidad, está relacionada inversamente a la diversidad de la misma. Entre mayor es la dominancia de las especies (que puede ser resumida como la suma de los valores de dominancia de las especies) en una comunidad, menor es su diversidad (Brüning, 1973; Krebs, 1972; Whittaker, 1972).

Piñero et al. (1977) encontraron esta relación para distintos sitios maduros, de 600 m<sup>2</sup> cada uno, de la selva alta perennifolia

de la Estación de Biología Los Tuxtlas, relacionando al I.D.T. (calculado según Sarukhán, 1968) de los sitios con su diversidad real  $H$  (medida con el índice de Brillouin). La Fig. 13 muestra esta relación, incluyendo a los sitios D y DD (sus valores están estandarizados a 600 m<sup>2</sup>). Al relacionarse estas variables se encontró una correlación lineal inversa entre ambas ( $r = 0.80$ ,  $p < 0.05$ ).

La idea que subyace a esta relación es que, debido a que el elemento que probablemente influye más en el valor del I.D. de una especie es el número de individuos (Sarukhán, 1968), a medida que el I.D.T. de un sitio es mayor hay cada vez menos especies que contienen una cantidad grande de individuos que han alcanzado un notable desarrollo y que tienden a estar homogéneamente distribuidos en la comunidad. Tales especies dominantes estarían, por lo tanto, ocupando la mayor parte de los recursos disponibles del sitio, dejando una fracción reducida de los mismos a ser repartida por otras especies representadas por unos cuantos individuos. Lo anterior implica que la diversidad del sitio debe ir proporcionalmente en decremento al aumentar la dominancia de unas cuantas especies.

Es notable en la Fig. 13 la posición que ocupa el sitio DD. Aún cuando este sitio no sea el de menor I.D.T., su diversidad real es la mayor de todos. Esto puede deberse a su estadio sucesional. Se ha observado en comunidades vegetales sucesionales de regiones templadas y tropicales que la diversidad más alta no se alcanza en las etapas maduras, sino en las intermedias de la sucesión, donde los recursos del ambiente permiten el establecimiento de un máximo número de especies (Sarukhán, 1968; Pickett, 1976). Se piensa que

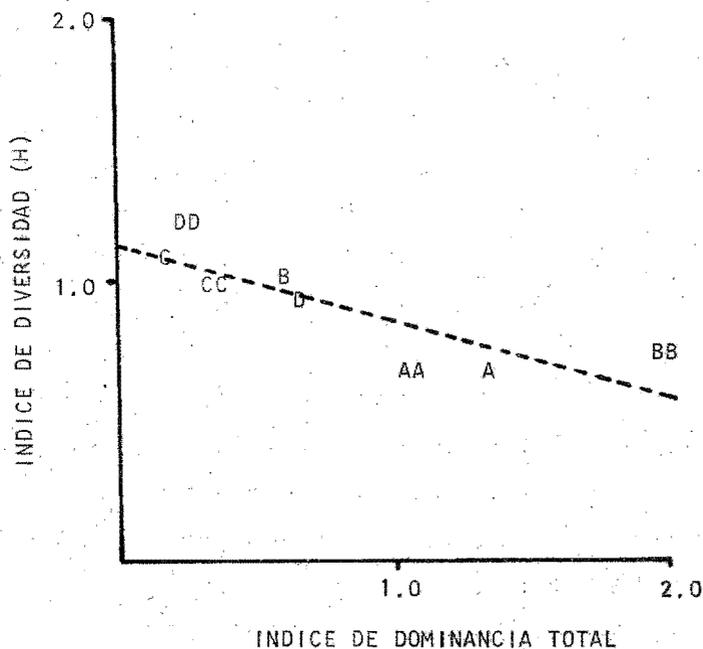


FIG. 13. Relación Índice de Dominancia Total vs. Índice de Diversidad (H). Cada letra representa un sitio de selva alta perennifolia de 600 m<sup>2</sup>, de los cuales a excepción de los sitios D y DD todos se encuentran en zonas maduras (no perturbadas). La relación es lineal:  $Y = -0.28X + 1.17$  ( $r = 0.80$ ,  $p < 0.05$ ).

en esos estadios se mezclan especies pioneras "que van de salida" de la comunidad con especies que se establecerán en estadios posteriores (Pickett, 1976), lo cual enriquece florísticamente al sitio.

Una explicación posible a lo anterior es la siguiente. El número de "nichos espaciales" potencialmente colonizables para las plantas en un estadio intermedio de una sucesión, dentro de una zona de perturbación en una selva alta perennifolia, es mayor que en los estadios tempranos o tardíos. Durante los primeros años de la sucesión, el macroclima incidente, que actúa sin atenuantes dentro de la comunidad, permite únicamente la ocupación espacial de especies fuertemente heliófilas de crecimiento rápido y ciclos de vida cortos. Estas son las pioneras. En el otro extremo, en los estadios tardíos de la sucesión, el microclima dentro de la comunidad permite sólo el crecimiento de especies tolerantes a la sombra, caracterizadas por poseer crecimiento lento y ciclos de vida largos. Cada una de estas últimas especies ocupa una fracción definida del espacio vertical de la comunidad. De este modo, la energía lumínica disponible a las plantas en las partes bajas del dosel sufre una reducción gradual, en forma exponencial, desde las partes superiores a las partes bajas de una comunidad madura de selva alta perennifolia (Kira, 1978). El nivel lumínico que llega al suelo en estas circunstancias, menos del 2% de la luz incidente fuera del dosel (Longman & Jeník, 1974), parece sólo favorecer la regeneración de especies extremas tolerantes a la sombra (Whitmore, 1975). En los estadios intermedios de la sucesión, cuando los árboles pioneros han alcanzado su crecimiento máximo, las condiciones ambientales del sitio permiten tanto el establecimiento de más especies secundarias así como de especies menos he-

liófilas que poseen ciclos de vida más largos que las especies pioneras. Estas especies se ven favorecidas por el decremento del nivel lumínico, propiciado por el crecimiento de las copas de los árboles pioneros, y posiblemente por el aporte nutricional al suelo del sitio, resultante de la degradación de la materia orgánica de los restos de los árboles que produjeron la perturbación. Al parecer, bajo estas circunstancias se efectúa también la regeneración de las especies emergentes de las selvas altas perennifolias (ver más al respecto en la parte de antecedentes).

De acuerdo a lo anterior, es de esperarse que en los estadios intermedios de la sucesión la fracción del espacio, y por lo tanto de los recursos (e.g. energía lumínica y nutrientes del suelo), ocupada por cada especie en el sitio se hace más equitativa entre las especies (que en número deben ser más) que en los estadios tempranos o tardíos. En los extremos de la sucesión, los nichos espaciales solo son ocupados por especies extremas demandadoras de luz o por especies extremas tolerantes a la sombra, respectivamente. Lo anterior implica que las diferencias entre la dominancia de las especies debe ser menor en los estadios intermedios más que en los tempranos o tardíos de la sucesión.

Para probar la idea anterior, el porcentaje que las especies aportan al I.D.T. en los sitios D y DD y en un sitio maduro típico de esta selva (Sitio B), con una superficie de 600 m<sup>2</sup>, se graficó en orden decreciente sobre un eje de coordenadas semilogarítmico, en la forma descrita por Whittaker (1965). Las curvas teóricas esperadas, denominadas curvas dominancia-diversidad, son tres: 1) Si la do

minancia (la repartición de los recursos del ambiente) entre las especies es al azar, la curva resultante debería ser una sigmoide muy aplanada. Esta condición corresponde a una diversidad alta de especies y un patrón de distribución espacial al azar de las especies sobre el área de la parcela de vegetación considerada. 2) Si unas cuantas especies son muy dominantes, i.e. contribuyen con una proporción alta al I.D.T. del sitio, la curva resultante es una sigmoide con una pendiente mayor a la de la curva anterior. La mayoría de las especies tienen dominancia intermedia y son las que contribuyen principalmente a la diversidad del sitio. Este tipo de curva indica que la dominancia relativa de las especies en una comunidad rica en especies está determinada por un gran número de variables independientes que afectan a diferentes especies de manera diferente. (Whittaker, 1970). 3) Si los recursos del ambiente son utilizados por exclusión mutua entre las especies, resulta una curva con una pendiente muy pronunciada. La especie con mayor dominancia ocupa una fracción  $k$  de los recursos disponibles. La segunda especie en dominancia ocupa otra fracción  $k$  de los recursos dejados por la primera especie. Los recursos restantes se reparten entre las demás especies de la misma forma a las anteriores: la especie que sigue en orden de importancia obtiene una fracción  $k$  de los recursos dejados por la especie dominante que le antecede. Si unas cuantas especies son fuertemente dominantes, la pendiente inicial de la curva es muy pronunciada. Bajo esta condición, los recursos restantes se reparten entre unas cuantas especies de dominancia intermedia y entre un grupo relativamente más numeroso de especies muy raras.

Para comunidades vegetales ricas en especies, como las selvas altas perennifolias, deberían resultar curvas del tipo 1 ó 2 antes descritas; implicando que una variedad grande de "nichos espaciales" (producto de un alto grado de heterogeneidad espacial de recursos como luz, agua y nutrientes) es ocupada por especies que han divergido, a través de la evolución, en sus mecanismos de obtención de los recursos, bajo altas presiones de competencia interespecífica (Whittaker, 1970). Tal diversificación puede reflejarse en diferencias substanciales de las características fenotípicas de las especies (como diferentes morfologías foliares y de la estructuración del follaje en las plantas), en sus programas de crecimiento y reproducción (englobadas en un continuo relativo que va de especies heliófilas con crecimiento rápido, ciclos de vida cortos y reproducción temprana a especies umbrófilas de crecimiento lento, ciclos de vida largos y reproducción tardía) o en la posición que ocupan las especies en el espacio vertical (y por lo tanto del gradiente lumínico y del gradiente de nutrientes del suelo) de la comunidad. Exclusión de "nicho espacial" puede producirse también como resultado de diferentes tipos y grados de relación que las plantas mantienen con especies de otros niveles tróficos a nivel de depredación, simbiosis y comensalismo, por ejemplo (Whittaker, 1970, 1972). Brú-nig (1973) da algunas evidencias de lo anterior para selvas altas perennifolias de Borneo.

En la Fig. 14 se muestran las curvas de dominancia-diversidad obtenidas para los sitios D y DD y para el sitio maduro B. El porcentaje con el que cada especie contribuye al I.D.T. de cada sitio

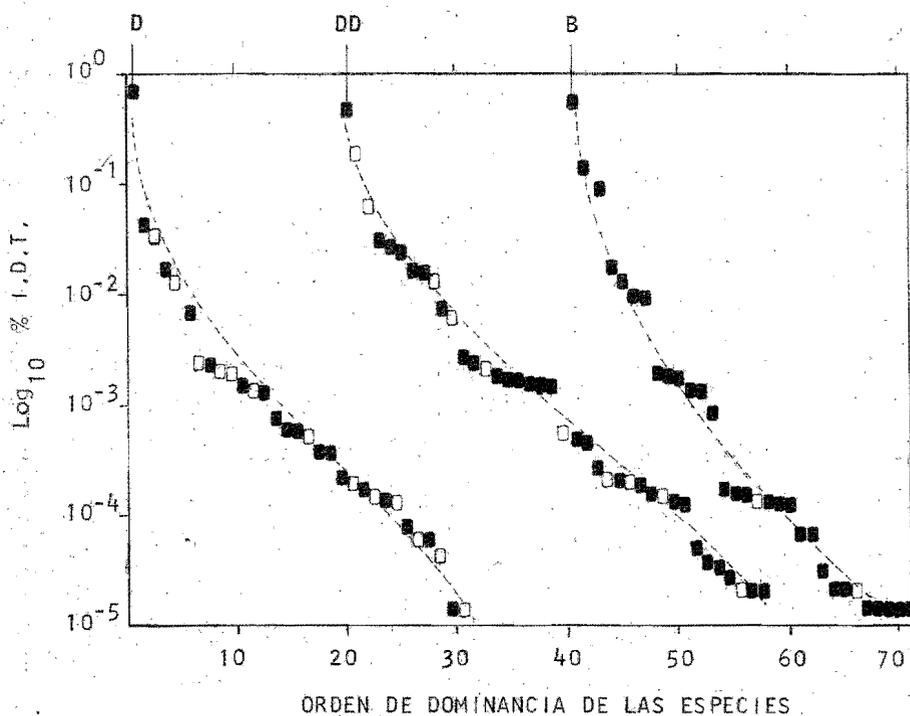


FIG. 14. Curvas dominancia-diversidad: En el eje de las abscisas se encuentran ordenadas las especies de cada sitio en secuencia de izquierda a derecha del eje desde la de mayor a la de menor % I.D.T., cada punto representa una especie. En cada curva el punto más alto representa a la especie más dominante y el punto más bajo a la especie menos dominante. Para dar claridad a la gráfica, las curvas se han separado arbitrariamente, los orígenes de cada curva están separados por 20 unidades a lo largo del eje de las abscisas. Las letras D y DD indican las curvas de los sitios más perturbados y la letra B indica una curva típica de un sitio maduro de 600 m<sup>2</sup> de esta selva. (■) Especies primarias, (□) especies secundarias. Los valores de % I.D.T. de cada especie consideran a los árboles con un p.a.p.  $\geq 10$  cm.

es considerado como la fracción de los recursos ("nicho espacial") que ocupa cada especie en el sitio correspondiente. La forma de las curvas dominancia-diversidad no es independiente del tamaño de muestra, tanto del área considerada como del tamaño mínimo de los árboles considerados (Whittaker, 1965), por lo que se ha tomado cuidado en considerar áreas iguales de los sitios a comparar ( $600 \text{ m}^2$ ) y un mismo límite mínimo de tamaño en los árboles considerados en cada sitio (p.a.p. 10 cm). Según Whittaker (1970) una curva del tipo 2, de las antes descritas, debe resultar si se mezclan una serie de muestras de una comunidad, aún cuando las curvas para cada muestra individual pueden aproximarse a curvas del tipo 3 de las antes mencionadas. Esto parece suceder en el caso presentado; las curvas D, DD y B pueden ajustarse a curvas del tipo 3 (como se verá adelante) pero seguramente la mezcla de las tres resulta en una curva del tipo 1 ó 2, como es de esperarse para una comunidad rica en especies.

Aunque en los tres sitios la mayoría de las especies poseen dominancia intermedia, en el rango de valores de  $10^{-1}$  a  $10^{-4}$  de % I.D. T., el Sitio DD es notablemente más rico en especies dentro de este rango (30 especies) y en secuencia le sigue el Sitio D (24 especies) y por último el Sitio B (20 especies). Por lo tanto, la dominancia de las especies es más equitativa (y asimismo la diversidad es mayor) entre las especies del Sitio DD, que representa un estadio sucesional intermedio, respecto a la equitabilidad entre la dominancia de las especies del Sitio D, que representa un estadio sucesional temprano, y más aún respecto a la de las especies del Sitio B, que representa un estadio sucesional tardío o fase de madu-

rez de esta selva.

Una forma más precisa de ponderar la dominancia relativa de las especies presentes en distintas comunidades se logra comparando las pendientes de las curvas de dominancia-diversidad. Entre menor es la pendiente, mayor es la equitabilidad entre la dominancia relativa de las especies, y mayor es la diversidad, de una comunidad (Whittaker, 1970). Las curvas dominancia-diversidad de cada sitio fueron ajustadas a regresiones exponenciales de la forma  $Y_i = a X_i^{-b}$  ( $= \ln Y_i = \ln a - b X_i$ ); donde  $Y_i$  es el valor del porcentaje que aporta la especie  $i$  al índice de dominancia total (I.D.T.) del sitio y  $X_i$  es el orden de dominancia ocupada por la especie  $i$  en la secuencia de especies de la de mayor a la de menor dominancia relativa del sitio. Estas regresiones se comportan de una manera semejante a la curva dominancia-diversidad del tipo 3 de las antes descritas, la cual queda expresada por la serie geométrica  $p_i = p_1 c^{i-1}$ , en la que  $p_i$  es la dominancia relativa de la especie  $i$ ,  $p_1$  es la dominancia relativa de la primera especie en dominancia,  $i$  es el orden de dominancia de la especie y  $c$  es igual a  $1-k$ , donde  $k$  representa una constante de la fracción de los recursos de una comunidad que es ocupada por cada especie (Whittaker, 1972).

Los valores de los parámetros resultantes de los ajustes exponenciales se encuentran concentrados en la Tabla 9. Las regresiones mostraron tener tanto una alta bondad de correlación a las curvas dominancia-diversidad de los sitios (de acuerdo a los estadísticos:  $n \geq 31$ ,  $r > 0.93$ ,  $p < 0.01$ , para cada sitio) así como diferen-

TABLA 9. Valores de los parámetros de regresiones exponenciales ( $\ln Y_i = \ln a - b X_i$ ) ajustadas a las curvas dominancia-diversidad de los sitios D, DD y B.  $\ln Y_i$  es el % I.D.T. de la especie  $i$  y  $X_i$  el orden de dominancia de la especie  $i$ ;  $\ln a$  es la ordenada al origen y  $b$  la pendiente de la curva. Los valores del coeficiente de correlación ( $r$ ) para los ajustes a las curvas del Sitio D, Sitio DD y Sitio B son: 0.92, 0.97 y 0.96, respectivamente, todas significativas con una  $p < 0.01$ . Se adiciona el valor de  $F$  y su probabilidad de significación, resultante de un análisis de covarianza realizado para probar diferencias entre las regresiones de las curvas, y la probabilidad de significación de encontrar diferencias entre las pendientes de las curvas de acuerdo a comparaciones por parejas de curvas por medio del análisis de Newman-Keuls (Zar, 1974).

| S I T I O S *  |                                   |                                   |
|--|-----------------------------------|-----------------------------------|
| D  | DD                                | B                                 |
| $(\ln Y_i = \ln 0.05 - 0.24 X_i)$  | $(\ln Y_i = \ln 0.13 - 0.21 X_i)$ | $(\ln Y_i = \ln 0.07 - 0.31 X_i)$ |
| -----DIRECCION DE LA SUCESION ----->   |                                   |                                   |
| $F_{2, 95} = 42$ , $p < 0.001$   |                                   |                                   |
| * Diferencias entre las pendientes: $D \neq DD$ , $p < 0.05$<br>$D \neq B$ , $p < 0.01$<br>$DD \neq B$ , $p < 0.001$ |                                   |                                   |

cias entre sus pendientes. En el sentido de la secuencia sucesional Sitio D (8 años después de la perturbación)-Sitio DD (aproximadamente 20 años después de la perturbación)-Sitio B (fase de maduración), los valores de las pendientes de las curvas correspondientes son: -0.24, -0.21 y -0.31, respectivamente. Según un análisis de covarianza, realizado para probar diferencias entre las regresiones obtenidas (que resultó en una  $F_{2,95} = 42$ , significativa a un valor de  $p < 0.001$ ), y un análisis de Newman-Keuls (Zar, 1974), las diferencias entre estas pendientes son estadísticamente significativas con una  $p < 0.05$ . La mayor diferencia entre pendientes se encontró entre los sitios DD y B ( $p < 0.001$ ) y en grado menor entre los sitios D y B ( $p < 0.01$ ) y menos aún entre los sitios D y DD ( $p < 0.05$ ). Esto muestra definitivamente que en el Sitio DD, que representa la fase intermedia de la secuencia sucesional antes mencionada, se presenta tanto la mayor equitabilidad entre la dominancia relativa de las especies, así como la mayor diversidad de especies, respecto a los demás sitios analizados.

Se puede concluir, por lo tanto, que dentro de una zona perturbada naturalmente en una selva primaria se puede presentar el mismo patrón de cambio en la diversidad de especies durante la sucesión, que el observado en comunidades secundarias, derivadas de la tala de selvas primarias (Sarukhán, 1968), es decir, la diversidad máxima se presenta en los estadios intermedios más que en los tempranos o tardíos de la sucesión. Además, el análisis sugiere que un mayor número de "nichos espaciales" son ocupados en el estadio intermedio de la sucesión, representado por el Sitio DD, ya que en este sitio la dominancia relativa de las especies

es más equitativa que en los sitios D (estadio sucesional temprano) y B (estadio sucesional tardío). Una mayor variedad y cantidad de "nichos espaciales" pueden resultar en el Sitio DD como producto de que especies secundarias que han alcanzado un notable desarrollo (con altos valores de % I.D.T.) como Heliocarpus appendiculatus, Myriocarpa longipes (estas dos últimas representadas como los dos primeros puntos claros de izquierda a derecha de la curva dominancia-diversidad del Sitio DD -Fig. 14-) y Cecropia obtusifolia, propicien ambientes lumínicos y nutricionales (composición de nutrientes en el suelo del sitio) favorables al crecimiento de especies que logran su máximo desarrollo en un estadio sucesional posterior, como posiblemente es el caso de Poulsenia armata, Pseudolmedia oxyphyllaria, Quararibea funebris, Trichilia parviflora y otras especies primarias que se encuentran representadas por unos cuantos individuos jóvenes de p.a.p. menor a 10 cm (área basal menor a 0.0008 m<sup>2</sup> -Tabla 7-).

V. Valores estructurales (número de individuos, áreas basales y coberturas) de la comunidad arbórea en los sitios.

Habiendo detallado en la composición florística y la diversidad de los sitios de estudio, en esta parte se hará una "disección" de su estructura por medio de medidas del número de individuos, áreas basales y coberturas como estimadores de la biomasa arbórea de la comunidad.

En la Tabla 10 se resumen algunos valores estructurales de la

TABLA 10. Valores estructurales del número de individuos, áreas basales y coberturas para la comunidad arbórea de los sitio D y DD y para un sitio maduro (resultante de promediar los valores estructurales de seis sitios de 600 m<sup>2</sup> cada uno, reportados por Piñero et al. (1977)). Los valores de los sitios perturbados es tandarizados a 600 m<sup>2</sup> están dentro de paréntesis.

Considerando a los árboles con p.a.p.  $\geq 3.3$  cm.

| SITIO | NUMERO DE INDIVIDUOS | AREA BASAL TOTAL (m <sup>2</sup> ) | COBERTURA TOTAL (m <sup>2</sup> ) |
|-------|----------------------|------------------------------------|-----------------------------------|
| D     | 183 (169)            | 4.53 (4.18)                        | 2,710.7 (2,502.2)                 |
| DD    | 210 (219)            | 4.82 (5.03)                        | 3,860.0 (4,027.8)                 |

Considerando solamente a los árboles con p.a.p. 10 cm.

|                            |              |                 |                     |
|----------------------------|--------------|-----------------|---------------------|
| D                          | 133 (122)    | 4.49 (4.14)     | 2,561.2 (2,363.2)   |
| DD                         | 128 (133)    | 4.80 (5.00)     | 3,629.2 (3,787.0)   |
| MADURO ( $\bar{X} \pm S$ ) | 101 $\pm$ 15 | 3.20 $\pm$ 1.33 | 2,052.2 $\pm$ 538.5 |

comunidad arbórea de los sitios. Estos valores fueron calculados tomando en cuenta primero a los árboles con p.a.p.  $\geq 3.3$  cm y posteriormente eliminando a los que tuvieran menos de 10 cm de perímetro troncal. Esto se hizo con el propósito de comparar los valores obtenidos con los reportados por Piñero et al. (1977), para sitios en fase de madurez de esta selva, y con los de Sarukhán (1968), para comunidades sucesionales derivadas de selvas primarias de sudeste del estado de Veracruz, cuyos valores estructurales fueron calculados teniendo un límite inferior para el tamaño de los árboles considerados de 10 cm de p.a.p. Las comparaciones con los datos de Sarukhán deben tomarse con reserva ya que las dimensiones de los sitios de estudio imponen una fuerte restricción a una comparación franca.

#### A. Número de individuos.

Los valores de número de individuos con p.a.p.  $\geq 10$  cm, extrapolados a una hectárea, para el Sitio D (2,050 ind./ha) y para el Sitio DD (2,230 ind./ha), son muy semejantes a los valores reportados por Sarukhán (1968) para comunidades secundarias de 6 y 18 años de sucesión, respectivamente. En este sentido existe un paralelismo entre la sucesión efectuada en una comunidad secundaria con la que se efectúa dentro de una zona perturbada de una forma natural en una selva primaria, ya que estas edades corresponden aproximadamente a las edades de perturbación de los sitio D y DD, respectivamente.

En el Sitio D, un 43 % del número total de individuos con p.a.

p.  $\geq$  3.3 cm está representado por especies secundarias, en tanto que, en el Sitio DD las especies secundarias representan un 45 % del número total de individuos del sitio (Fig. 15). Esto implica que el paralelismo antes mencionado no se debe únicamente a la vegetación secundaria de los sitios, sino a la mezcla de individuos de especies secundarias y de especies primarias en una proporción aproximadamente igual (50:50 %).

Un porcentaje considerable del número total de individuos en ambos sitios corresponde a los árboles que tienen menos de 10 cm de perímetro troncal. En el Sitio D estos árboles representan el 34 % del número total de individuos, en tanto que, en el Sitio DD representan un 43 % de ese valor. Estos porcentajes muestran que los sitios poseen un potencial regenerativo alto, ya que los árboles pequeños son posibles regeneradores de los árboles que murieron cuando se produjeron las perturbaciones en los sitios o bien de los que mueran durante la sucesión (excluyendo la posibilidad de que algunos de estos árboles sean de especies que no alcanzan tallas más allá de los 10 cm de p.a.p.). En la Figura 16 se muestra mejor esta observación; en la figura se encuentran representados los histogramas de frecuencias de individuos por categorías de p.a.p., con intervalos de 25 cm, y por categorías de altura de los árboles, con intervalos de 2 m, de todos los árboles con p.a.p.  $\geq$  3.3 cm presentes en los sitios de estudio. Los histogramas son del tipo log-normal, típicas de comunidades arbóreas que se están regenerando (Schulz, 1960; Daubenmire, 1968; Sarukhán, 1968). Como es notorio en los histogramas, aproximadamente el 65 % del número total de árboles en cada sitio presentan menos de 4 m de altura.

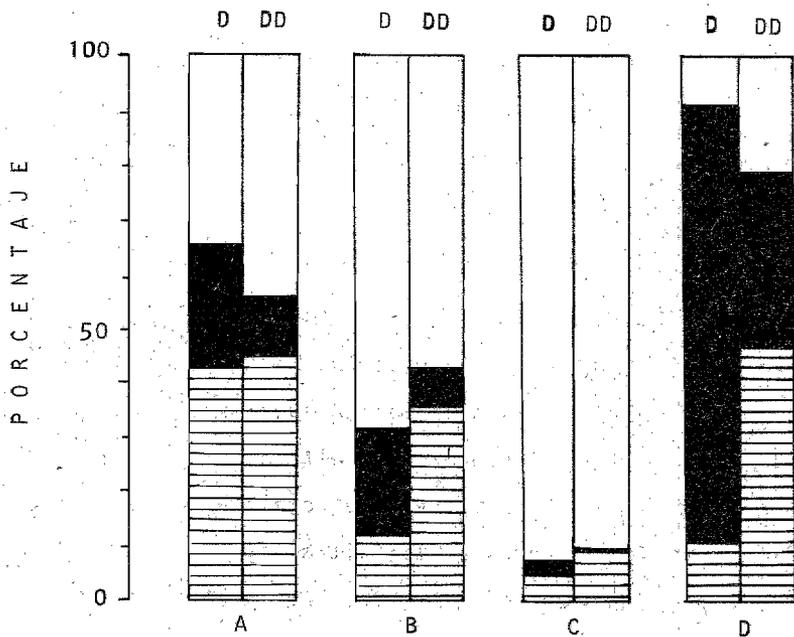
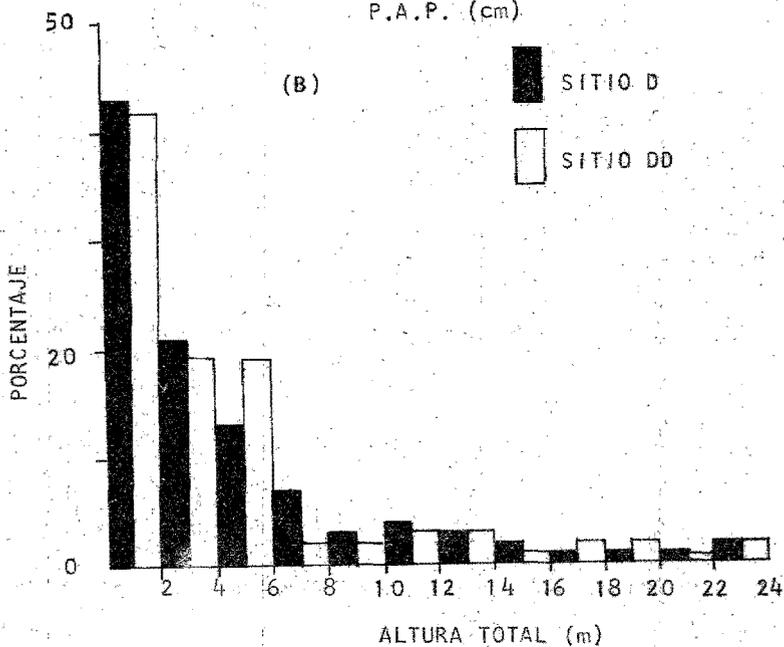
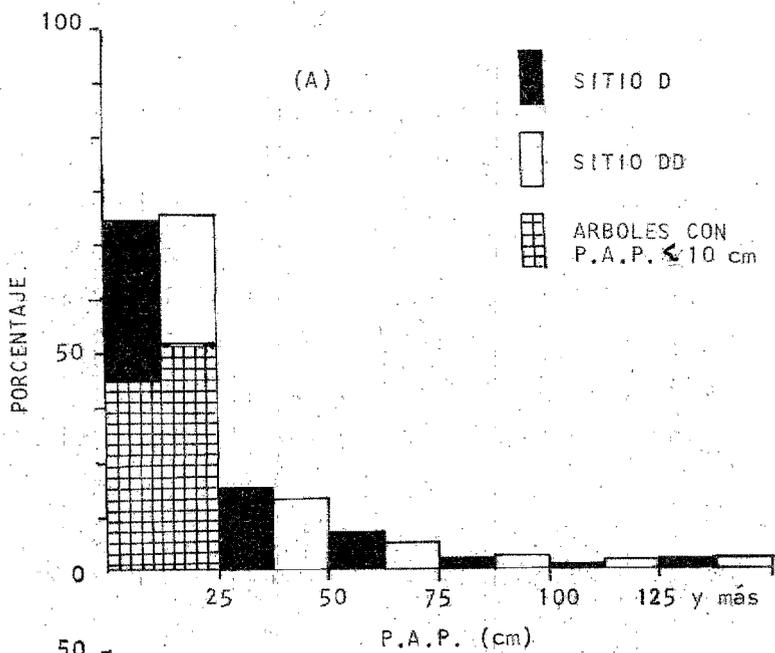


FIG. 15. Representación diagramática de los porcentajes aportados por las especies primarias (□), especies secundarias (≡) y *Astrocaryum mexicanum* (■) a los valores totales de: A) número de individuos, B) cobertura; C) área basal, D) índice de dominancia total de los sitios permanentes de observación D y DD. Los valores absolutos consideran árboles con 3.3 o más de p.a.p.

FIG. 16. Histogramas de distribución de frecuencias de individuos por categorías de: (A) Perímetro troncal a la altura del pecho (P.A.P.) y (B) altura total de los árboles presentes en los sitios permanentes de observación D y DD. Los árboles con p.a.p.  $\geq 3.3$  cm, excepto los de Astrocaryum mexicanum, la especie más abundante en los sitios, están incluidos en las distribuciones. El porcentaje representado por los árboles con menos de 10 cm de p.a.p. está en cuadrícula en el histograma de P.A.P.



## B. Áreas basales.

Los valores de área basal total (Tabla 10), considerando a los árboles de 10 cm o más de perímetro troncal, resultan ser mayores que los calculados para los sitios maduros de esta selva, cuyos valores varían entre 1.31 y 4.42 m<sup>2</sup>/600 m<sup>2</sup>. En realidad, el valor del Sitio D estandarizado a 600 m<sup>2</sup> (4.18 m<sup>2</sup> -Tabla 10-) es similar al valor máximo registrado para los sitios maduros. El 78 % de este valor es aportado por solo tres árboles primarios, dos de Nectandra ambigens y uno de Ficus sp. (Tabla 7, estrato superior del Sitio D). Solo el 5 % del área basal total del sitio es aportado por especies secundarias. El valor de área basal total del Sitio DD (5.00 m<sup>2</sup>/600 m<sup>2</sup>) excede a cualquier valor calculado. Esto resulta, por un lado, de la presencia de árboles con grandes diámetro troncales ya que sólo dos de ellos, uno de Poulsenia armata y otro de Brosimum alicastrum, constituyen el 50 % del área basal total del sitio. Por otro lado, además es el resultado del aporte que hacen las especies secundarias, que aunque pequeño (10 % del valor total) representan 1/2 m<sup>2</sup> de área basal que al restarlo del valor total del sitio resulta en un valor similar al máximo registrado para los sitios maduros (es decir, 4.5 m<sup>2</sup>).

Respecto al aporte que hacen las especies secundarias al área basal de cada sitio, 5 % en el Sitio D y 10 % en el Sitio DD (Fig. 15), puede estimarse que en el segundo sitio existe el doble de biomasa arbórea de vegetación secundaria en proporción a la que se encuentra en el primer sitio, si consideramos que el área basal es un estimador de la biomasa de los árboles (Brü-

nig, 1975). Ya que el porcentaje de individuos de especies secundarias en cada uno de los sitios es prácticamente igual entre ellos (Fig. 15), lo anterior sugiere que en un período de 12 años de sucesión (número aproximado de años de diferencia entre las edades de los sitios de estudio), dentro de una zona de perturbación de una selva primaria, se duplica la biomasa de vegetación secundaria. Por supuesto, dentro de los primeros 20 años de sucesión.

### C. Coberturas.

El valor de cobertura total, estandarizado a  $600 \text{ m}^2$ , del Sitio D ( $2,363.2 \text{ m}^2$ ) está dentro del rango de valores encontrado por Piñero et al. (1977) para porciones maduras de esta selva y que oscilan entre  $1,500$  y  $3,100 \text{ m}^2/600 \text{ m}^2$ . El valor del Sitio DD ( $3,787 \text{ m}^2/600 \text{ m}^2$ ) excede en mucho al valor máximo de la escala anterior, lo cual queda explicado si consideramos que las especies secundarias del sitio aportan un 37 % de la cobertura total (Fig. 15). Si este porcentaje es restado al valor absoluto resulta una cobertura total de  $2,385.8 \text{ m}^2/600 \text{ m}^2$ , que queda incluido entre los valores encontrados para los sitios maduros.

Si se trata de determinar el número de veces que el área de los sitios de estudio se replica en la superficie de coberturas calculadas para cada uno de ellos, se notará que el área del Sitio D ( $650 \text{ m}^2$ ) se replica 4.2 veces y que la cobertura total del Sitio DD alcanzaría para reproducir su superficie 6.7 veces. Es to significa que mientras en el Sitio D se podrían tener aproxima

damente cuatro capas (o estratos) de follaje, en el Sitio DD se podrían tener a casi siete capas. Sólo la mitad de una de las capas del Sitio D sería ocupada por las copas de especies secundarias, en tanto que, en el Sitio DD dos y media capas se formarían de copas de especies secundarias.

Lo anterior cuantifica lo que se mencionó al tratar la parte de fisonomía general de los sitios: En el dosel del Sitio DD se ha formado un "parche" de vegetación secundaria, producto del alto grado de sobreposición de copas de las especies secundarias encontradas en el sitio, lo cual no ocurre en el dosel del Sitio D. Lo mismo se refleja en los porcentajes aportados por las especies secundarias al valor total de coberturas en cada sitio (Fig. 15). El porcentaje de coberturas representado por especies secundarias en el Sitio DD (37 %) es tres veces mayor que el porcentaje de coberturas representado por especies secundarias en el Sitio D (12 %). Tomando en cuenta que el porcentaje de individuos de especies secundarias, respecto al total de individuos de cada sitio, es muy similar entre los sitios (Fig. 15), puede presumirse que la superficie cubierta por biomasa de hojas y ramas de vegetación secundaria se triplica, durante los primeros 20 años de sucesión de una zona perturbada naturalmente en una selva primaria, en un lapso de aproximadamente 12 años (diferencia de años entre las edades de perturbación de los sitios de estudio).

De los tres puntos anteriores se puede concluir que la participación de las especies secundarias en la constitución de la

estructura general de los sitios, se efectúa, principalmente, a través del número de individuos, en menor grado con sus coberturas y mínimamente con sus áreas basales (Fig. 15). Asimismo, la diferencia más notoria entre los valores porcentuales representados por las especies secundarias en los sitios corresponde a coberturas (en una proporción de 1(Sitio D):3(Sitio DD)); las diferencias son menos notorias respecto a los porcentajes de área basal (en una proporción de 1(Sitio D):2(Sitio DD)) y casi nula respecto al porcentaje de número de individuos (en una proporción casi de 1:1 entre los sitios). Estas diferencias son el reflejo de la forma peculiar con la que los árboles secundarios ocupan el espacio a través de su desarrollo. En los árboles secundarios pioneros, existe una tendencia a un desarrollo relativamente rápido en altura, que puede durar entre 10 a 20 años (Hallé *et al.* 1978), y una expansión amplia de la copa, lograda a través de la construcción de ramas que crecen ortótropamente (verticalmente) y que se fusionan secuencialmente en un sentido horizontal (plagiótropo) (Asthon, 1978; Brünig, 1979; Hallé *et al.*, *op. cit.*). Esta forma de crecimiento resulta en árboles que en general tienen diámetros troncales relativamente pequeños y copas relativamente amplias comparadas con las proporciones que muestran entre sí estas estructuras en los árboles primarios: el cociente diámetro de la copa/diámetro troncal tiende a valores grandes en los árboles pioneros y pequeños en los árboles primarios (Whitmore, 1975). El crecimiento rápido en altura y la expansión amplia de la copa de las especies pioneras se ha explicado como parte de la estrategia de colonización que siguen los árboles pioneros en las zonas perturbadas, donde la presiones competitivas entre estos árbo

les, por la ocupación espacial de un ambiente fuertemente lumínico, son altas (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1976).

#### VI. Análisis estructural por estratos.

Un análisis de la estructura de los sitios por estratos permite determinar la disposición de la biomasa de la vegetación arbórea (estimada con número de individuos, coberturas y áreas basales) en el espacio vertical de la comunidad, y al mismo tiempo resaltar la importancia sinecológica que tiene cada estrato en la conformación de la estructura general de los sitios (estimada como el porcentaje que aporta cada estrato al índice de dominancia total - I.D.T. - de un sitio). Este tipo de análisis fue propuesto por Sarukhán (1968) pensando en caracterizar a comunidades de selva alta perennifolia, con los estimadores de biomasa antes mencionados, en grupos de árboles (estratos) que se encontraban bajo presiones competitivas semejantes.

La Tabla 11 contiene los porcentajes del número de individuos, cobertura, área basal e Índice de Dominancia Total, aportados por cada estrato a los valores estructurales totales (Tabla 10) de los sitios de estudio. El análisis de estos datos muestra los siguientes puntos:

##### A. Número de individuos.

En los dos sitios, el estrato inferior posee la mayor proporción del número de individuos totales; en orden decreciente le si

TABLA 11. Número de especies y valores porcentuales del número de individuos, cobertura, área basal e Índice de Dominancia Total (I.D.T.) de los sitios de estudio, representados por cada estrato de la comunidad arbórea. Los valores porcentuales consideran a todos los árboles con p.a.p.  $\geq 3.3$  cm.

| SITIO | ESTRATO | NUMERO DE ESPECIES | INDIVIDUOS % | COBERTURA % | AREA BASAL % | I.D.T. % |
|-------|---------|--------------------|--------------|-------------|--------------|----------|
|       | I       | 34                 | 83           | 46          | 8            | 86       |
| D     | M       | 11                 | 13           | 22          | 10           | 6        |
|       | S       | 5                  | 4            | 32          | 82           | 8        |
|       | I       | 40                 | 81           | 35          | 5            | 63       |
| DD    | M       | 10                 | 10           | 17          | 11           | 7        |
|       | S       | 8                  | 9            | 48          | 84           | 30       |

que el estrato medio y luego el superior (Fig. 17). Este tipo de estratificación fué encontrado por Sarukhán (1968) para comunidades sucesionales de 15 años derivadas de selvas primarias del sud este de Veracruz. Por otro lado, casi la mitad del porcentaje re presentado por cada estrato en los sitios, es aportado por las es pecies secundarias, a excepción del estrato superior del Sitio D donde ningún árbol secundario fue encontrado (Fig. 17).

#### B. Cobertura.

En el Sitio D la cobertura tiende a estar repartida en forma homogénea entre los estratos, en tanto que en el Sitio DD hay mayor cobertura en el estrato superior que en el inferior y más aún que en el medio (Fig. 17). Sarukhán encontró un patrón similar a este último para comunidades secundarias de 20 años de sucesión.

No obstante que el porcentaje de individuos de especies secundarias en los estratos y en toda la comunidad son similares en los dos sitios (Fig. 15 y Fig. 17), el aporte de las especies secundarias a la cobertura de cada estrato es menor en el Sitio D, lo que muestra el poco desarrollo de los árboles secundarios aquí.

En el Sitio DD aproximadamente un tercio de los valores porcentuales de cada estrato está constituido por copas de árboles secundarios (Fig. 17). Así, la cobertura de los árboles secundarios forman una proporción considerable del dosel de este sitio. Si bien las copas de los árboles secundarios son poco densas, la proporción con la que estos árboles contribuyen a la cobertura del Sitio DD puede producir un ambiente lumínico favorable al

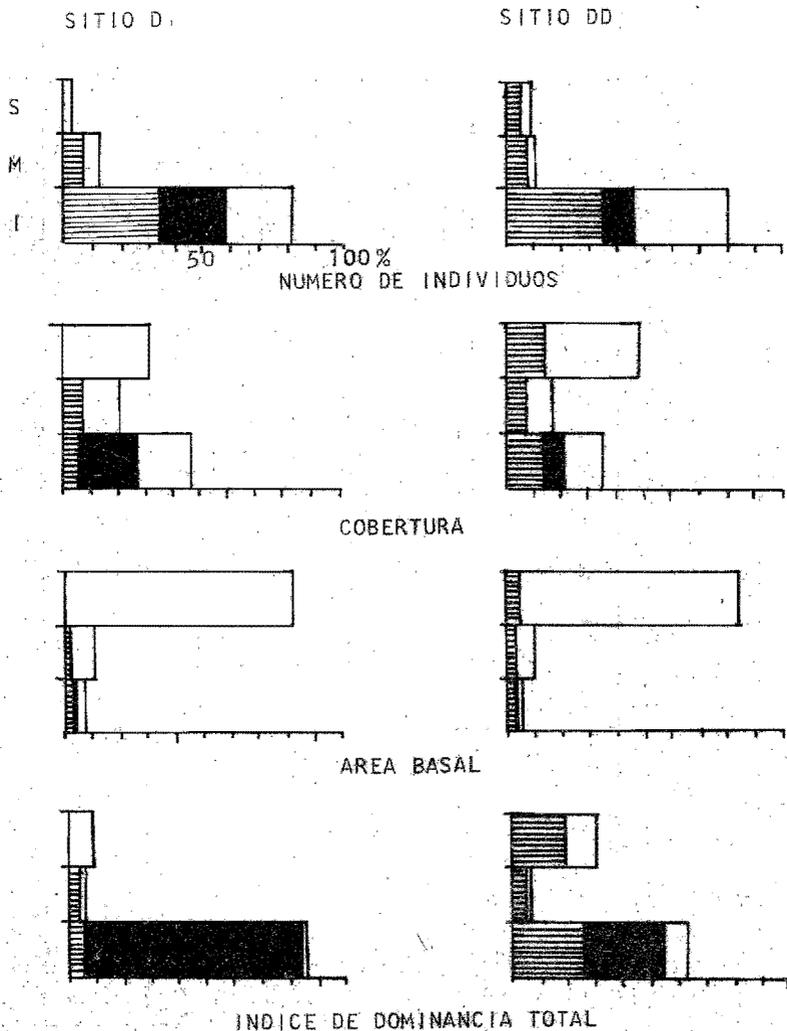


FIG. 17. Representación diagramática de los porcentajes aportados por el estrato inferior (I), medio (M) y superior (S) a los valores totales de número de individuos, cobertura, área basal e Índice de Dominancia Total de la comunidad arbórea en los sitios D y DD: (□) Porcentaje aportado por las especies primarias, (▨) por las especies secundarias y (■) por *Astrocaryum mexicanum*.

crecimiento de especies menos heliófilas que en un futuro reemplazan a los árboles pioneros durante el proceso de sucesión. De hecho especies de este tipo se encuentran en el sitio, como muy probablemente es el caso de Poulsenia armata y Pseudolmedia oxyphyllaria (ver dominancia de las especies en el punto III).

#### C. Area basal.

En los dos sitios el estrato superior tiene el mayor porcentaje del área basal total y el porcentaje del estrato medio es casi el doble que el del estrato inferior (Fig. 17). Este patrón de estratificación es similar al encontrado por Piñero et al. (1977) para porciones maduras de esta selva. Esto es de esperarse ya que la presencia de la vegetación secundaria no debe modificar el patrón de estratificación de áreas basales en los sitios con su aporte tan pequeño en cada estrato (un máximo de 4.4 % - Fig. 17-).

#### D. Índice de Dominancia.

De todas las características analizadas hasta ahora ninguna muestra tan notorias diferencias tanto entre especies secundarias versus especies primarias como entre sitios, como pasa con los valores relativos de I.D. que poseen los grupos de especies señaladas y los estratos en los sitios y entre los sitios (Fig. 15 y Fig. 17). (El caso particular de Astrocaryum mexicanum será discutido posteriormente).

En el Sitio D el 86 % del I.D.T. es aportado por el estrato inferior, en tanto que, en el Sitio DD aporta un 63 %. Por otro lado, el estrato superior del Sitio D representa sólo un 8 % del I.D.T., que contrasta con el 30% que aporta este estrato al I.D.T. del Sitio DD (Fig. 17).

De acuerdo a los valores porcentuales aportados por las especies secundarias en cada estrato al valor absoluto de I.D.T. de cada sitio de estudio, las especies secundarias tienen mayor importancia, como contribuyentes a la estructura de la comunidad arbórea, en el estrato inferior más que en el estrato medio del Sitio D, mientras que en el Sitio DD la tienen en los estratos inferior y superior (Fig. 17). Aunado a esto, considerando al I.D.T., la vegetación secundaria del Sitio D aporta un 11 % de este valor, muy por debajo del 47 % que representan del I.D.T. del Sitio DD (Fig. 15). Aún cuando prácticamente existe el mismo porcentaje de individuos de especies secundarias, respecto al número total de individuos de cada sitio (Fig. 15), la diferencia anterior se debe a que algunas de las especies secundarias (como Heliocarpus appendiculatus, Cecropia obtusifolia y Myriocarpa longipes) en el Sitio DD se encuentran representadas por árboles que han alcanzado un notable desarrollo tanto en altura, diámetro troncal como en cobertura (Tabla 7), lo que no sucede con los árboles de las especies secundarias del Sitio D. Además, la homogeneidad de distribución de los individuos de las especies secundarias es mayor en el primer sitio que en el segundo. En efecto, el índice de Distribución de las especies secundarias (ver columnas de I.D. en la Ta-

bla 7) tiene valores mayores en el Sitio DD ( $\bar{x} \pm s = 0.38 \pm 1.04$ ; C.V. = 2.75) que en el Sitio D ( $\bar{x} \pm s = 0.15 \pm 0.20$ ; C.V. = 1.33). El coeficiente de variación (C.V.) indica que mientras en el Sitio DD existen especies cuyos individuos se encuentra dispersos por casi toda el área del sitio y otras cuyos pocos individuos se localizan en unos cuantos puntos del sitio, en el Sitio D los individuos de las especies secundarias, con abundante o escaso número de individuos, están concentrados en pequeñas porciones de la superficie del sitio (ver valores de frecuencia relativa para las especies secundarias de ambos sitios en la Tabla 7). Esto es muy probablemente el resultado de que las condiciones macroclimáticas, favorables al crecimiento de especies secundarias, en el Sitio DD actuaron en una área más extensa que en el Sitio D. El tamaño de las aberturas en el dosel de los sitios, provocadas con la caída de los árboles, apoyan esta idea, ya que de acuerdo con las estimaciones obtenidas de los mapas de coberturas (Fig. 9, ver punto I de la discusión), el tamaño de la abertura en el dosel del Sitio DD fue el doble en tamaño que la que se produjo en el dosel del Sitio D.

Los datos anteriores cuantifican la pobre participación sinécológica que tienen las especies secundarias en la estructura del Sitio D contrastada con la notable influencia de las mismas sobre las características estructurales y ecológicas del Sitio DD.

## VII. Participación de Astrocaryum mexicanum en la conformación de la estructura de los sitios.

Como se mencionó anteriormente, Astrocaryum mexicanum es la especie con mayor I.D. en los sitios de estudio así como en la mayor parte de la selva alta perennifolia donde se realizó este trabajo (Flores, 1971; Piñero et al., 1978). Los valores de I.D. de Astrocaryum mexicanum son notablemente mayores comparados con los de cualquier especie de esta comunidad (por ejemplo, comparada con cualquier especie de los sitios de estudio-Tabla 7-). Esto da una medida directa de la alta capacidad competitiva de esta especie.

Hay sugerencias adicionales sobre la alta capacidad competitiva de A. mexicanum, particularmente, si se relaciona el porcentaje aportado por esta especie al I.D.T. de un sitio con la diversidad real (H) del mismo. La Fig. 18 muestra esta relación para distintos sitios de 600 m<sup>2</sup> de la selva alta perennifolia de la Estación de Biología Los Tuxtlas (utilizando datos de Piñero et al., 1978), incluyendo a los sitios D y DD con sus valores estandarizados a 600 m<sup>2</sup>. Si se elimina al Sitio CC, donde Faramea occidentalis ocupa el lugar de dominancia de A. mexicanum (Piñero et al., op. cit.) se encuentra una correlación lineal inversa significativa ( $Y = 0.01X + 1.72$ ;  $n = 7$ ,  $r = 0.78$ ,  $p < 0.05$ ). (Esta correlación es aún mayor si el % I.D.T. de F. occidentalis es considerado en la relación, ya que como se ve en la gráfica al hacer este procedimiento el Sitio CC queda incluido en la regresión lineal; y los valores obtenidos para este caso son:  $Y = -0.011X + 1.74$ ;  $n =$

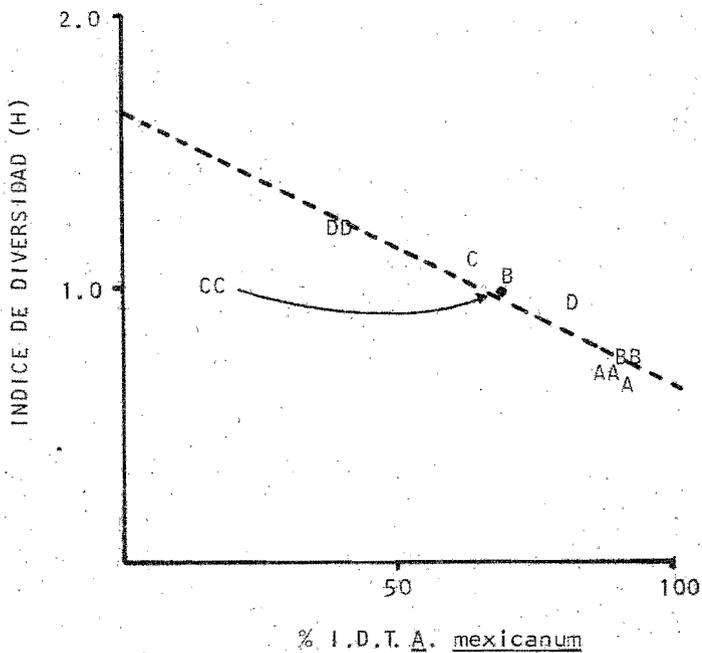


FIG. 18. Relación porcentaje del I.D.T. aportado por Astrocaryum mexicanum vs. Diversidad (H). Cada letra representa un sitio de 600 m<sup>2</sup> de selva alta perennifolia, de los cuales a excepción de los D y DD se encuentran en zonas maduras. La relación es lineal:  $Y = -0.01X + 1.72$  ( $r = 0.78$ ,  $p < 0.05$ ), excluyendo al Sitio CC.

8,  $r = 0.93$ ,  $p < 0.01$ . Esto significa que la relación se cumple si se considera a la especie de mayor dominancia de una comunidad, que en la mayoría de los sitios aquí analizados es A. mexicanum). Entre mayor es el valor de dominancia de la palma, menor es la diversidad del sitio. Es posible que la presencia de un grupo denso de palmas en un sitio dado evite el establecimiento de varias especies, las cuales en otras condiciones podrían coexistir.

Tomando en cuenta lo anterior, se analizará en esta parte la participación de A. mexicanum en la estructura de los sitios perturbados que estudiamos.

#### A. Número de individuos, cobertura, área basal e I.D.

El número de palmas de A. mexicanum representan el 22% y 11% del número total de individuos con p.a.p.  $\geq 3.3$  cm presentes en los sitios D (40 individuos) y DD (23 individuos) (Fig. 15 y Fig. 17), así que el porcentaje del primero es el doble del segundo. Como consecuencia de esto, tanto la cobertura, el área basal y el I.D. de A. mexicanum son mayores en el primer sitio.

En cobertura, A. mexicanum representa el 20 % del valor total del Sitio D, en tanto que, en el Sitio DD representa sólo el 7 % (Fig. 15 y Fig. 17). En este caso el porcentaje de cobertura en el primer sitio representa casi el triple al del segundo. Los valores absolutos muestran que si se disponen a las copas de A. mexicanum en una forma contigua, éstas abarcarían casi toda la extensión del Sitio D ( $542 \text{ m}^2/650 \text{ m}^2$ ), mientras que en el Sitio DD cubrirían aproximadamente la mitad de su superficie ( $281 \text{ m}^2/575$

m<sup>2</sup>). Tal disposición puede influir grandemente en las condiciones microclimáticas que imperen bajo la cobertura de las palmas, en cada sitio y, a su vez, sobre el crecimiento de especies fuertemente heliófilas, como son las pioneras.

Morfológicamente, A. mexicanum tiene un tallo cilíndrico muy delgado (4 a 7 cm de diámetro) que sostiene a una copa de hojas dispuestas en espiral en su ápice. Por esta forma de crecimiento, estas palmas aportan fracciones muy pequeñas al valor total de áreas basales en los sitios. Sólo un 3 % en el Sitio D y menos aún en el Sitio DD (1 %) (Fig. 15 y 17).

De acuerdo a los valores de I.D. de A. mexicanum en los sitios, esta especie representa el 80 % del I.D.T. del Sitio D (Fig. 15 y Fig. 17). Aquí se esperaba que la especie desempeñe un papel ecológico muy importante respecto a las condiciones microambientales del sitio. Dado el número de palmas (40) y la frecuencia relativa de éstas en las unidades de muestreo (73 %) del sitio, el índice de Distribución (I.D.) es alto (4.5, Tabla 7), indicando una alta homogeneidad de espaciamiento de los individuos en el área del sitio. En realidad, a partir de un análisis preliminar sobre el patrón de distribución de A. mexicanum (Piñero, Sarukán y Martínez, en preparación), parece ser que los individuos están dispersos al azar (Fig. 19). Esto trae como consecuencia que exista mayor interacción entre los individuos de A. mexicanum con los demás árboles de las especies encontradas en el estrato inferior que entre ellos mismos. Por el contrario, la influencia de A. mexicanum en el Sitio DD es relativamente pequeña. Su I.D.

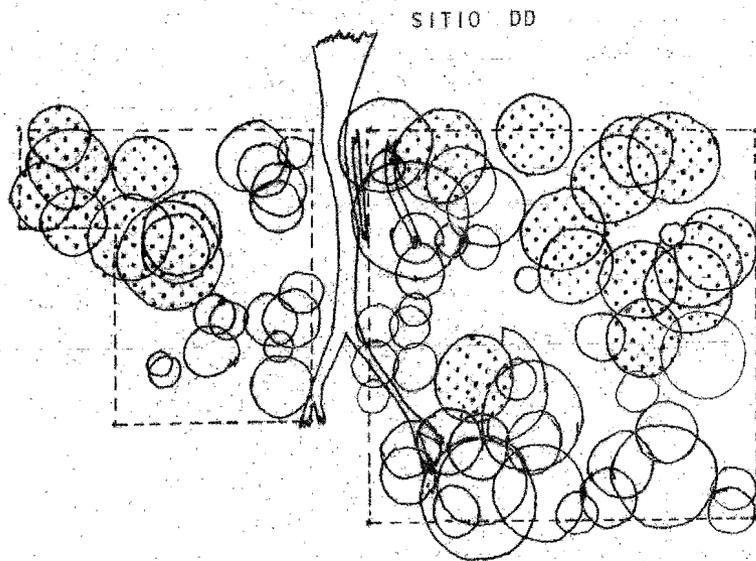
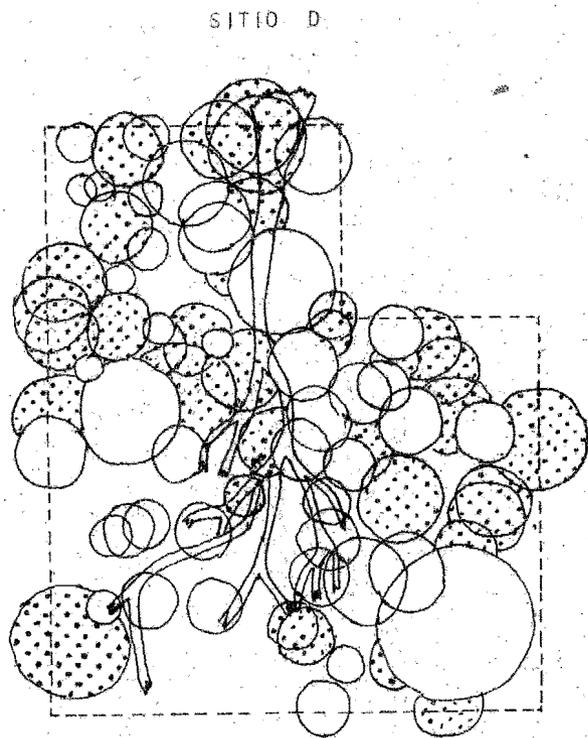


Fig. 19. Distribución de las copas de árboles secundarios de menos de 8 m de altura y de individuos de Astrocarum mexicanum (punteado).

representa aquí solamente el 30 % del I.D.T. del sitio (Fig. 15 y Fig. 17) y al parecer por su Índice de Distribución (1.87, Tabla-7) la interacción de las palmas con los árboles de las demás especies es menor y mayor entre ellas. Del análisis de los patrones de distribución antes mencionado, se encontró que la distribución de las palmas en este sitio es agregada (Fig. 19).

De los párrafos anteriores se concluye que el grado con el que A. mexicanum interfiere tanto en las características estructurales de los sitios, como con la que interactúa con los demás elementos arbóreos (principalmente del estrato inferior) es mayor en el sitio que fue perturbado más recientemente (Sitio D) que en el sitio que fue perturbado hace cerca de 20 años (Sitio DD). Seguramente, el elemento estructural de mayor importancia con la que A. mexicanum modifica las condiciones ambientales de sus vecinos es la cobertura, ya que a través de ella cambia las características de la luz (respecto a su intensidad y composición espectral) que podrían recibir, cerca del nivel del suelo, semillas, plántulas y juveniles de otras especies arbóreas que hacen fuertes demandas de luz o de fracciones específicas del espectro lumínico. Los estudios de Horn (1975, 1976) han mostrado el papel vital de la luz sobre el crecimiento de plántulas y juveniles de los árboles de comunidades boscosas y Vázquez-Yanes (1974) sobre la germinación de semillas de especies arbóreas secundarias pioneras.

Es de esperarse que en sitios donde las palmas ejerzan una dominancia mayor por la cobertura (y a la vez homogéneamente distribuida) tenderán a excluir más especies (Fig. 18). Si la exclusión

es efectiva con especies primarias, tolerantes a la sombra, ésta debe ser de mayor impacto hacia especies heliófilas, de tal modo que es de esperarse una exclusión espacial entre los individuos de A. mexicanum y los de la vegetación secundaria encontrados en los sitios de estudio. Esto parece ocurrir en los sitios como puede notarse en los mapas de coberturas mostrados en la Fig. 19 y puede reforzarse si tomamos en cuenta que cuando el porcentaje aportado por A. mexicanum al valor de I.D.T. de un sitio es alto, el porcentaje aportado por la vegetación secundaria en conjunto a ese valor es bajo, como sucede en el Sitio D: 79 % de A. mexicanum y 11 % de las especies secundarias; y viceversa, como sucede en el Sitio DD: 31 % de A. mexicanum y 47 % de la vegetación secundaria (Fig. 15).

## CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES

Los sitios perturbados que fueron analizados representan zonas de selva alta perennifolia que se encuentran en estadios diferentes de la etapa de construcción del ciclo de renovación, según la concepción de Whitmore (1975, 1978), y pueden representar la etapa dinámica (Sitio D) y homeostática (Sitio DD) de la fase pionera de la silvigénesis propuesta por Hallé y Oldeman (Hallé et al., 1978; Oldeman, 1978)

Los datos sinecológicos que se obtuvieron muestran la situación florístico-estructural de la comunidad arbórea (p.a.p.  $\geq 3.3$  cm) presente en los sitios. De acuerdo a este análisis, se detectaron diferencias notables entre la estructura de la comunidad de árboles encontrada en el sitio cuya perturbación ocurrió hace 8 años respecto a la estructura de la comunidad arbórea del sitio que fue perturbado hace aproximadamente 20 años, principalmente respecto a la vegetación secundaria presente en ellas. Así por ejemplo, como se discutió, las especies secundarias del sitio que fue perturbado recientemente tienen su participación sinecológica más importante en el estrato inferior, constituyendo sólo una fracción pequeña de la estructura total del sitio. Por el contrario, en el sitio que fue perturbado hace cerca de 20 años, las especies secundarias tienen mayor importancia en los tres estratos; jerárquicamente, en el inferior, superior y medio; constituyendo cerca del 50 % de la estructura total del sitio. Gran parte de este porcentaje es aportado por las especies secundarias Cecropia obtusifolia, Heliocarpus appendiculatus y Myriocarpa longipes.

El análisis de la diversidad en especies de los sitios permitió mostrar la existencia de un patrón de cambio en la diversidad de especies, a través de la sucesión efectuada en una zona de selva alta perennifolia perturbada por la caída natural de árboles del dosel superior, similar al observado en comunidades vegetales secundarias de regiones tropicales, cálido-húmedas (Sarukhán, 1968), y templadas (Loucks, 1970; Pickett, 1976); es decir, la diversidad máxima se encuentra en los estadios intermedios más que en los tempranos o tardíos de la sucesión. Dado que las comunidades de selva alta perennifolia son mosaicos de diferentes fases sucesionales coexistentes (Aubréville, 1938; van Steenis, 1958; Whitmore, 1975-78, Hallé *et al.*, 1978; Hartshorn, 1970), la alta diversidad generalmente observada en estas comunidades (Richards, 1957; Schulz, 1960; Sarukhán, 1968; Whitmore, 1975) resulta de la mezcla de las diversidades que individualmente puede sostener el ambiente en los sitios de diferente estadio sucesional. Además, la composición de especies entre estos sitios puede variar ampliamente a través de la extensión de una selva alta perennifolia como consecuencia de la misma dinámica sucesional de los sitios, que a su vez está determinada por las condiciones microclimáticas, y relaciones competitivas, que se establecen entre las especies que se reemplazan durante la sucesión (van Steenis, 1958).

Como una premisa a la explicación a las diferencias florísticas co-estructurales encontradas entre los sitios, éstas pueden adjudicarse a la diferencia entre las edades de perturbación de los sitios. Se puede esperar que en un tiempo futuro, con el desarro-

llo de la sucesión, el sitio más joven pueda adquirir una estructura semejante a la del sitio que fue perturbado hace aproximadamente 20 años. Sin embargo, es posible que tales diferencias no dependan exclusivamente del factor tiempo, sino, además, de las características ambientales que se presentaron al producirse las perturbaciones en los sitios. Con esto último se implica a los factores ambientales que postula Hartshorn (1978) como posibles factores selectivos que operan sobre las especies arbóreas que potencialmente pueden colonizar una zona perturbada por la caída de árboles en una selva alta perennifolia. Tomando lo anterior como marco de referencia, es notable que entre una de las diferencias estructurales que llaman más la atención es el hecho de que Helio carpus appendiculatus y Cecropia obtusifolia no sean especies importantes en el Sitio D, siendo que a los 8 años transcurridos después de la perturbación deberían de haber logrado un desarrollo notable, como es indicado por la observación de que en comunidades secundarias de esa edad, derivadas de selvas altas perennifolias del sudeste de Veracruz, se encuentren como las dominantes de la comunidad (Sarukhán, 1968). Esto trae a discusión la posibilidad de que el microambiente del Sitio D no es favorable al crecimiento de estas especies. Algunas sugerencias que apoyan esta idea se encuentran en los factores que postula Hartshorn (1978). De estos factores, las siguientes pueden ser relevantes:

i. Dado que H. appendiculatus y C. obtusifolia son dominantes en el Sitio DD, se puede pensar que el tamaño inicial de la abertura que se formó en el dosel a la caída de los árboles, fue mayor en este sitio que en el Sitio D, lo que implica un microclima

ma más favorable al crecimiento de especies secundarias en el primero. De hecho, de acuerdo a las estimaciones, la abertura en el dosel del Sitio DD debió ser el doble en tamaño a la que se formó en el Sitio D (ver fisonomía de general de los sitios).

ii. Las semillas de estas especies no estaban presentes en cantidades abundantes dentro del "banco de semillas" del suelo en el Sitio D cuando se produjo la perturbación. Si se piensa en diferencias espaciales del "banco de semillas" entonces se debe pensar, como una posibilidad a esa diferencia, que el Sitio DD está más cercano a zonas donde crece vegetación secundaria, i.e. fuentes de semillas, que el Sitio D, o bien que en este último, la probabilidad de sobrevivencia de las semillas es menor dada una posible mayor presión de depredadores y/o altas tasas degenerativas de las semillas.

Un factor más puede añadirse a las de Hartshorn (1978). Este es la acción supresiva de especies de alta importancia ecológica ya presentes en la zona perturbada. Si la diferencia en los tamaños de las aberturas del dosel de los sitios no influyó grandemente en el microclima y suponiendo que el potencial biótico de regeneración de los sitios fue similar, se debe pensar en un factor que produzca la supresión de algunas especies secundarias que pueden colonizar con éxito la zona perturbada. Tal factor parece ser la palma Astrocaryum mexicanum.

Existen tres razones para pensar en lo anterior: a) como se vió, existe una relación inversa entre el % I.D.T. aportado por A. mexicanum y la diversidad real (H) de un sitio (Fig. 18) lo

que sugiere que la palma suprime el crecimiento de otras especies, b) como es notorio en la Fig. 19, hay una exclusión espacial entre los individuos de las especies secundarias y los individuos de A. mexicanum, c) se sugiere una relación inversa entre los porcentajes aportados por A. mexicanum al valor de I.D.T. de un sitio y el porcentaje aportado a ese valor por las especies secundarias en conjunto, implicando que la palma excluye especies secundarias.

Ahora bien, dado que en el Sitio D la dominancia de A. mexicanum es el triple de la que tiene en el Sitio DD (de acuerdo a los índices de Dominancia de la especie en los sitios), debe esperarse que la vegetación secundaria del primer sitio se desarrolle en menor proporción, lo que incluye que especies pioneras, fuertemente demandadoras de luz, como Heliocarpus appendiculatus y Cecropia obtusifolia, no ejerzan una dominancia alta aquí.

Quizá la forma con la que A. mexicanum pueda suprimir el crecimiento de especies secundarias sea por medio de su cobertura. Se sabe que las copas de estas palmas pueden constituir por sí solas un estrato de follaje (ver punto VII y Piñero et al., 1977) y por esto, el microclima que existe debajo de sus copas debe ser diferente en la intensidad y calidad de la luz que el encontrado por arriba de ellas. Así que en sitios donde el I.D. de esta especie sea alto, reflejando alta densidad y regularidad de espaciamiento de los individuos también grande, la posibilidad de establecimiento de especies secundarias fuertemente demandadoras de luz decrecerá y viceversa para sitios en los que A. mexicanum

tenga un I.D. pequeño.

Trabajos sobre la determinación del microclima encontrado bajo distintas densidades de copas de la palma y su posible papel sobre la germinación de semillas y crecimiento de plántulas de especies secundarias, son necesarios para elucidar esta idea. Por ahora sólo se puede hipotetizar que si una zona en donde existe una alta densidad de palmas es perturbada por la caída de un árbol del dosel superior, su recuperación sinecológica al estado maduro será diferente (al menos florísticamente) a la de una zona perturbada en la que exista una baja densidad de palmas. Esta acción supresiva puede ser llevada a cabo por otras especies de alta importancia ecológica en otras selvas altas perennifolias del mundo. Asthon (1978) menciona que en selvas altas perennifolias de Malasia, la palma Euqeisona tristis Griff., inhibe la regeneración de muchas especies arbóreas del estrato superior, pero aún no se sabe el porqué entonces tal palma no rompe eventualmente el ciclo de renovación de esas comunidades. Al parecer E. tristis no puede por sí sola (como única especie) persistir en condiciones de luz solar directa.

Las respuestas a cuestiones como la anterior, se localizan en el conocimiento de los mecanismos de regulación poblacional de las especies, en las comunidades donde crecen. Este conocimiento sólo puede lograrse a través de estudios autoecológicos a nivel poblacional. Un gran cuerpo de información de este tipo se tiene para Astrocaryum mexicanum (Piñero et al., 1977, Sarukhán, 1978, Piñero, 1979, Sarukhán, 1980, Martínez, Piñero y Sarukhán, 1978) y muestra relaciones muy interesantes entre la dinámica po

blacional de esta especie y la dinámica de la comunidad (sin embargo, esto es tema de trabajos futuros).

Se puede finalizar este trabajo con una aparente paradoja, diciendo que: el conocimiento de la dinámica de una comunidad puede lograrse en gran parte si se conoce la dinámica poblacional de las especies particulares (quizá las más importantes) que la componen y, a su vez, el conocimiento de la dinámica poblacional de las especies sólo puede lograrse tomando en cuenta la dinámica de la comunidad (Harper, 1977).

## BLIBLIOGRAFIA

Anderson, J. A. R.

1961. The destruction of Shorea albida forest by an unidentified insect. EMP. FOR. REV., 40 : 19-29.

1964. Observations on climatic damage in peat swamp forest in Sarawak. EMP. FOR. REV., 41: 145-58.

Aubreville, A.

1938. La forêt coloniale: les forêts de l'Afrique occidentale française. ANNLS. ACAD. SCI. COLON., 9: 1-245.

Asthor, P. S.

1978. Crown characteristics of tropical trees. in: TROPICAL TREES AS LIVING SYSTEMS. P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (eds.). Cambridge University Press (London).

Baker, H. G.

1970. Evolution in the tropics. BIOTROPICA, 2: 101-11.

Bannister, B. A.

1970. Ecological life cycle of Euterpe globosa Gaertn. in: A TROPICAL RAIN FOREST: A STUDY OF IRRADIATION AND ECOLOGY AT EL VERDE, PUERTO RICO. H. T. Odum & R. F. Pigeon (eds.). Oak Ridge, Tenn: U.S. Atomic Energy Commission. pp. 8-229 - B-314.

Brillouin, L.

1962. SCIENCE AND INFORMATION THEORY. 2<sup>a</sup> Ed. Academic Press (New York).

Brünig, E. F.

1964. A study of damage attributed to lightning in two areas of Shorea albida forest in Sarawak. EMP. FOR. REV., 40: 134-44.

1973. Species richness and stand diversity in relation to site and succession of forests in Sarawak and Brunei (Borneo). AMAZONIA, IV (3): 293-320.

1976. Tree forms and environmental conditions: and ecological viewpoint. In: TREE PHYSIOLOGY AND YIELD IMPROVEMENT, M. G. R. Connel & F. T. Last (eds.). Academic Press (New York).

Caín, S. A. & M. O. Castro.

1959. MANUAL OF VEGETATION ANALYSIS. Harper Brothers (New York).

Castro, A. S. y S. Guevara S.

1976. Viabilidad de semillas en muestras de suelo almacenado de Los Tuxtlas, Veracruz. In: REGENERACION DE SELVAS. A. Gómez-Pompa et al. CECSA (México).

Córdova, C. B.

1979. EFECTOS DE LA DENSIDAD, LA DISTANCIA AL ARBOL PROGENITOR Y LA DEPREDACION EN EL CRECIMIENTO Y SOBREVIVENCIA DE PLANTULAS DE Nectandra ambigens (BLAKE). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 132 pp.

Clements, F. E.

1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. CARNEGIE INST. WASH. PUBL., 242: 1-512

Daubenmire, R. F.

1967. PLANT AND ENVIRONMENT. A text book of plant autoecology. John Willey and Sons, Inc. (New York).

Dansereau, P.

1957. BIOGEOGRAPHY, AN ECOLOGICAL PERSPECTIVE. The Roland Press (New York).

Davis, T. A. & P. W. Richards.

1933 4. The vegetation of Momballi Greek, British Guiana; an ecological study of a limited area of tropical rain forest. I, II. J. ECOL., 21: 350-84; 22: 106-55.

Del Amo, S.

1978. CRECIMIENTO Y REGENERACION DE ESPECIES PRIMARIAS DE SELVA ALTA PERENNIFOLIA. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 254 pp.

Dobzhansky, Th.

1950. Evolution in the tropics. AMER. SCI., 38: 209-21.

Flores, J.

1971. ESTUDIO DE LA VEGETACION DEL CERRO "EL VIGIA" DE LA ESTACION DE BIOLOGIA TROPICAL "LOS TUXTLAS", VERACRUZ. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 66 pp.

Fox, J. E. D.

1972. THE NATURAL VEGETATION OF SABAH AND NATURAL REGENERATION OF THE DIPTEROCARP FOREST. Ph. D. Thesis, University of Wales. Bangor.

García, E.

1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). OFFSET LARIOS. México, D.F. 71 pp.

Gómez-Pompa, A.

1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. BIOTROPICA, 3(2): 125-35.

----- y B. Ludlow W.

1976. Regeneración de los ecosistemas tropicales y subtropicales. In: REGENERACION DE SELVAS, A. Gómez-Pompa et al. (eds.). CECSA (México).

----- y C. Vázquez-Yanes.

1976. Estudio sobre la sucesión secundaria en los trópicos: El ciclo de vida de las especies secundarias. In: REGENERACION DE SELVAS, A. Gómez-Pompa et al. (eds.). CECSA (México).

Guevara, S. S.

1972. DETERMINACION DEL CONTENIDO DE SEMILLAS EN MUESTRAS DE SUELO SUPERFICIAL EN UNA ZONA CALIDO-HUMEDA DEL ESTADO DE VERACRUZ. Tesis profesional. Facultad de Ciencia, UNAM. México. 20 pp.

----- & A. Gómez-Pompa.

1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, México. JOUR. ARNOLD ARB., 53 (3): 312-35.

----- y A. Gómez-Pompa.

1976. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial de una selva tropical de Veracruz, México. In: REGENERACION DE SELVAS, A. Gómez-Pompa et al. (eds.) CECSA (México).

Hallé, F., R. A. A. Oldeman & P. B. Tomlinson.

1978. TROPICAL TREES AND FORESTS. An architectural analysis. Springer-Verlag (Berlin).

Harper, J. L.

1977. POPULATIONS BIOLOGY OF PLANTS. Academic Press (London).

Horn, H. S.

1975. Forest succession. SCI. AM. 232 (5): 90-8.

1976. THE ADAPTATIVE GEOMETRY OF TREES. Princeton University Press. (New Jersey).

1976'. Succession. In: THEORETICAL ECOLOGY PRINCIPLES AND APPLICATIONS. R. M. May (ed.). Blackwell Scientific Publications. (Oxford).

Hartshorn, G. S.

1972. ECOLOGICAL LIFE HISTORY AND POPULATION DYNAMICS OF Pentaclethra macroloba, A TROPICAL WET FOREST DOMINANT, AND Stryphnodendron excelsum, AN OCCASIONAL ASSOCIATE. Ph. D. Thesis, University of Washington.

1975. A matrix model of tree population dynamics. In: TROPICAL ECOLOGICAL SYSTEMS: TRENDS IN TERRESTRIAL AND AQUATIC RESEARCH. F. B. Golley & E. Medina (eds.). Springer-Verlag (New York).

1978. Tree fall in the forest. In: TROPICAL TREES AS LIVING SYSTEMS. P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (eds.). Cambridge University Press (London).

Janzen, D. H.

1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. AMER. NAT., 104: 501-28.

1971. Seed predation by animals. AN. REV. ECOL. SYST., 2: 465-92.

1978. Seeding patterns of tropical trees. In: TROPICAL TREES AS LIVING SYSTEMS. P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (eds.). Cambridge University Press (London).

Jones, E. W.

1956. Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okumu forest reserve. J. ECOL., 44: 83-117.

Kira, T.

1978. Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forest of southeast Asia with special reference to Pasoh Forest, west Malaysia. In: TROPICAL TREES AS LIVING SYSTEMS. Cambridge University Press (London).

Kramer, F.

1933. De natuurlijke verjonging in het Goenoeng-Gedeh-complex. TECTONA, 26: 156-85.

Krebs, Ch. J.

1972. ECOLOGY. The experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row Publishers, Inc. (New York).

Longman, K. A. & J. Jenk.

1974. TROPICAL FOREST AND ITS ENVIRONMENT. Longman Group. (London).

- León-Cazares, J. M. y A. Gómez-Pompa.  
1970. La vegetación del sureste de Veracruz. BOL. ESP. INST. FOR. MEX., 3: 13-48
- López, Q. y C. Vázquez-Yanes.  
1976. Estudio sobre la germinación de semillas en condiciones naturales controladas. In: REGENERACION DE SELVAS, A. Gómez-Pompa et al.: (eds.). CECSA (México).
- Loucks, C. L.  
1970. Evolution of diversity, efficiency, and Community Stability. AM. ZOO., 10: 17-25.
- Martínez-Ramos, M., D. Piñero y J. Sarukhán.  
1978. Un estudio comparativo de la demografía de la palma Astrocaryum mexicanum Liebm., en zonas perturbadas y estables de una selva alta perennifolia en Los Tuxtlas, Veracruz. RESUMENES DEL VII CONGRESO NACIONAL DE BOTANICA. SOC. BOT. MEX. México, D.F.
- Margaleff, R.  
1974. ECOLOGIA. ED. OMEGA (BARCELONA).
- Miranda, F. y E. Hernández.  
1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. BOL. SOC. BOT. MEX., 28: 29-179.
- Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg.  
1973. AIMS AND METHODS OF VEGETATION ECOLOGY. John Wiley & Sons (New York).
- Nicholson, D. I.  
1965. A study of virgin forest near Sandakan, North Borneo. In: PROCEEDINGS OF THE SYMPOSIUM ON ECOLOGICAL RESEARCH INTO HUMID TROPICS VEGETATION. UNESCO, Kuching.

Ng, F. S. P.

1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees.

In: TROPICAL TREES AS LIVING SYSTEMS. P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (eds.) Cambridge University Press (London).

Odum, E. D.

1969. The strategy of ecosystem development. SCIENCE, 164: 262-70.

Oldeman, R. A.

1978. Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. In: TROPICAL TREES AS LIVING SYSTEMS. P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann. Cambridge University Press (London).

Pennington, T. D. y J. Sarukhán.

1968. ARBOLES TROPICALES DE MEXICO. Inst. Nal. de Invest. Forest. S.A.G. y F.A.O. (México).

Pérez, L. A. y J. Sarukhán.

1970. La vegetación de la región de Pichucalco, Chis. INST. NAL. DE INVEST. FOREST. (MEXICO), 5: 49-123.

Pickett, S. T.

1976. Succession: an evolutionary interpretation. AMER. NAT., 100: 107-119.

Pielou, E. C.

1969. AN INTRODUCTION TO MATHEMATICAL ECOLOGY. Wiley-Interscience (New York).

Piñero, D.

1979. EL PRESUPUESTO ENERGETICO Y SUS CONSECUENCIAS DEMOGRAFICAS EN UNA PALMA TROPICAL. Tesis M. en C. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 127 pp.

-----, J. Sarukhán y E. González.

1977. Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. I. Estructura de las poblaciones. BOL. SOC. BOT. MEX., 37: 69-118.

Poole, P. W.

1974. AN INTRODUCTION TO QUANTITATIVE ECOLOGY. International Student Edition. Mc. Graw-Hill Kogakusha (Tokio).

Poore, M. E. D.

1968. Studies in Malaysian rain forest. I. The forest of Triassic sediments in Jengka Forest Reserve. J. ECOL., 56: 143-96.

Raunkiaer, C.

1937. PLANT LIFE FORMS. Clarendon (Oxford).

Richards, P. W.

1957. THE TROPICAL RAIN FOREST. 2<sup>a</sup> Ed. Cambridge University Press (London).

Rico, M.

1972. ESTUDIO DE LA SUCESION SECUNDARIA EN LA ESTACION DE BIOLOGIA TROPICAL "LOS TUXTLAS", VERACRUZ. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 53 pp.

Ríos Mac Beth, P.

1952. Estudio geológico de la región de Los Tuxtlas. ASOC. MEX. GEOL. PETROL. BOL., 4: 325-76

Sakai, K. I.

1961. Competitive ability in plants. In: MECHANISMS IN BIOLOGICAL COMPETITION. F.L. Milthorpe (ed.). Cambridge University Press (Cambridge).

Sarukhán, J.

1964. ESTUDIO DE LA SUCESION EN UNA AREA TALADA DE TUXTEPEC, OAX. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 68 pp.

1968. ANALISIS SINECOLOGICO DE LAS SELVAS DE Terminalia amazonia EN LA PLANICIE COSTERA DEL GOLFO DE MEXICO. Tesis M. en C. Colegio de Postgraduados, E.N.A. Chapingo. México. 300 pp.

1978. Studies on demography of tropical trees. In: TROPICAL TREES AS LIVING SYSTEMS. P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (eds.). Cambridge University Press (London).

1980. Demographic problems in tropical systems. In: DEMOGRAPHY AND PLANT POPULATIONS. D. T. Solbrig. Blackwell Scientific Publications LTD (Oxford).

----- y E. Hernández.

1968. Sinecología de las selvas de Terminalia amazonia en la vertiente del Golfo de México. Análisis de la metodología de estudio. AGROCIENCIA, CHAPINGO (MEXICO), 3 (1): 1-17.

Schulz, J. P.

1960. ECOLOGICAL STUDIES ON RAIN FOREST IN NORTHERN SURINAME. N. Y. Nord. Hollandsche. Vitgevers Maatschapp. (Amsterdam).

Soto, M.

1976. Algunos aspectos climáticos de la región de "Los Tuxtlas", Ver. In: REGENERACION DE SELVAS, A. Gómez pompa et al. (eds.). GECSA (México).

Sousa, M.

1963. ESTUDIO DE LA VEGETACION SECUNDARIA EN LA REGION DE TUXTEPEC, OAX. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 42 pp.

1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtias, Ver. AN. INST. BIOL. UNIV. NAL. AUTON. MEX, 39 SER. BOT., 1: 121-60.

Steenis, C. G. G. J. Van.

1958. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: The biological nomad theory. PROC. KANDY SIMPOSIUM. UNESCO: 212-18.

Toledo, M. V. M.

1969. DIVERSIDAD DE ESPECIES EN LAS SELVAS ALTAS PERENNIFOLIAS DE LA PLANICIE COSTERA DEL GOLFO DE MEXICO. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 46 pp.

Tomlinson, P. & M. Zimmermann.

1978. TROPICAL TREES AS LIVING SYSTEMS. Cambridge University Press.

Trejo, L.

1976. Diseminación de semillas por aves en Los Tuxtias, Ver. In: REGENERACION DE SELVAS. A. Gómez-Pompa et al. (eds.). CECSA (México).

Van Valen, L.

1975. Life, death, and energy of a tree. BIOTROPICA, 7: 259-69.

Vázquez-Yanes, C.

1974. ESTUDIOS SOBRE LA ECOFISIOLOGIA DE LA GERMINACION EN UNA ZONA CALIDO-HUMEDA DE MEXICO. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 140 pp.

1976. Estudios sobre la ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda de México. In: REGENERACION DE SELVAS. A. Gómez-Pompa et al. (eds.). CECSA (México).

Vizcaíno, C. M.

1976. ANALISIS DEL CONTENIDO DE SEMILLAS EN EL SUELO DE UNA SELVA ALTA PERENNIFOLIA EN LA REGION DE "LOS TUXTLAS", VERA CRUZ. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 70 pp.

Watt, A. S.

1947. Pattern and process in the plant community. *J. ECOL.*, 35: 1-22.

Whittaker, R. H.

1953. A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. *ECOL. MONOG.*, 23: 42-78.

1965. Dominance and diversity in land plant communities. *SCIENCE.*, 147: 250-60.

1970. *COMMUNITIES AND ECOSYSTEMS*. Macmillan (New York).

1972. Evolution and measurement of species diversity. *TAXON*, 21 (2/3): 213-51.

Williamson, M.

Species diversity in ecological communities. In: THE MATHEMATICAL THEORY OF THE DYNAMICS OF BIOLOGICAL POPULATIONS. M. S. Bertlett & R. W. Hiorns. Academic Press (New York).

Whitmore, T. C.

1975. TROPICAL RAIN FOREST OF FAR EAST. Clarendon Press (Oxford).

1978. Gaps in the forest canopy. In: TROPICAL TREES AS LIVING SYSTEMS. P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann, Cambridge University Press (London).

Wyatt-Smith, J.

1966. Ecological studies on Malayan forests. I. MALAYAN FORESTRY DEPARTMENT RESEARCH PAMPHLET 52.

Zar, J. H.

1974. BIOSTATISTICAL ANALYSIS. Prentice-Hall, Inc. (London).