

**ASPECTOS ECOLOGICOS DE ESPECIES
PIONERAS EN UNA SELVA HUMEDA DE
MEXICO.**

Juan Servando Núñez Farfán

TESIS PROFESIONAL

para obtener el título de:

B I O L O G O



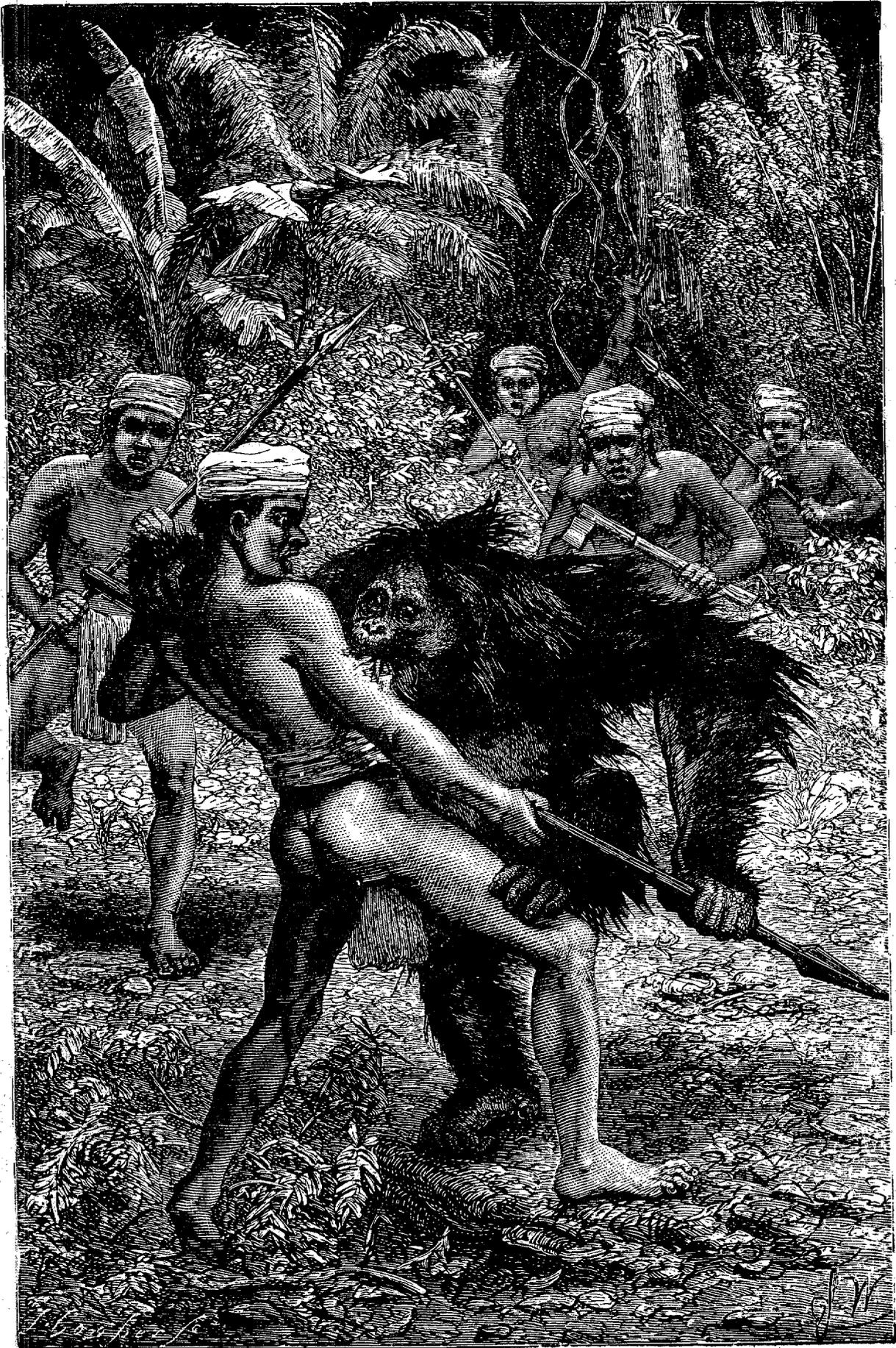
**BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM**



FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

México, D. F., Agosto de 1985



ORANG UTAN ATTACKED BY DYAKS.

Tomado de Wallace, A.R. (1962). The Malay Archipelago.
Dover Publ. Inc. N.Y.

*Dedico este trabajo cariñosamente
a Jesus Núñez e Isabel Farfán...
mis padres.*

"Al llegar al paraje donde se había de hacer la milpa, dieron un golpe con el hacha en un árbol, por lo que éste se vino abajo arrancando todos los bejucos y cayendo todos los demás árboles... Al volver al día siguiente a su milpa hallaron que todos los árboles habían vuelto a levantarse y a revivir y toda la tierra estaba sin cultivar, como antes. Trataron de hacer de nuevo su milpa y, clavando otra vez el hacha, cortaron todos los árboles...

...A media noche se juntaron todos los animales y, hablando, decían: ¡Levantaos, árboles! ¡Levantaos, enredaderas!

Popol Vuh

"There is grandeur in this view of life..."

Ch. Darwin

ASPECTOS ECOLOGICOS DE ESPECIES PIONERAS
EN UNA SELVA HUMEDA DE MEXICO

	Pág.
INDICE	v
RECONOCIMIENTOS	viii
I. ANTECEDENTES	1
Introducción	1
I.1. Sobre la regeneración natural de las Selvas Altas Perennifolias	3
I.1.1. Formación de claros en el espacio y tiempo	14
I.1.2. Tamaño del claro	16
I.1.3. El ambiente del claro	23
I.2. Historias de vida de las especies en las Selvas Altas Perennifolias	26
I.2.1. Las especies pioneras	30
I.2.2. Origen de las especies pioneras	32
I.2.3. Biología de las semillas de las especies pioneras	33
I.2.3.1. Producción de semillas y disper- sión	33
I.2.3.2. Banco de semillas en el suelo ...	35
I.2.4. Establecimiento y crecimiento de las especies pioneras	38
I.2.5. Reproducción de las especies pioneras	42
I.3. Estudios de la interacción planta-animal: Herbi- voría	44

I.3.1.	Impacto de los herbívoros en las poblaciones de plantas	48
I.3.2.	Teoría general de la defensa de las plantas contra sus herbívoros	54
I.3.3.	Impacto de los herbívoros en la comunidad.	59
I.3.3.1.	Impacto de los herbívoros en la estructura y diversidad	60
I.3.3.2.	Impacto de los herbívoros en la sucesión	63
II.	MARCO TEORICO DEL PRESENTE ESTUDIO	70
II.1.	Objetivos	76
III.	LA COMUNIDAD VEGETAL Y LOS SITIOS DE ESTUDIO	80
	Vegetación	82
	Las especies estudiadas	85
	Los sitios de estudio	86
IV.	ESTRUCTURA Y COMPOSICION DE LOS SITIOS DE ESTUDIO ...	90
	Introducción	90
	Materiales y Métodos	91
	Resultados	94
	Discusión	103
V.	ASPECTOS DEMOGRAFICOS DE <u>Cecropia obtusifolia</u> y <u>Helio-</u> <u>carpus appendiculatus</u> DURANTE LA COLONIZACION DE CLA-	
	ROS	107
	Introducción	107
	Materiales y Métodos	111
	Resultados	114
	Discusión	138

VI. ANALISIS DE LA HERBIVORIA A NIVEL DE MODULOS	147
Introducción	147
Materiales y Métodos	149
Resultados	149
Discusión	157
VII. DISCUSION GENERAL	165
RESUMEN	185
ABSTRACT	186
BIBLIOGRAFIA	187
APENDICES	204

RECONOCIMIENTOS

Quiero aquí hacer patente mi agradecimiento a mis asesores el Dr. Rodolfo Dirzo y el Biól. Miguel Martínez Ramos, quienes me introdujeron al estudio de la ecología de las selvas altas de México; hicieron exhaustivas revisiones de la tesis e introdujeron numerosas sugerencias. Ellos han aportado sus ideas a este trabajo, sin embargo, si existieran errores yo asumo la responsabilidad de éstos.

Agradezco también a los revisores de la tesis y miembros del jurado calificador junto con mis asesores: el Dr. Daniel Piñero, la Biól. Laura Arriaga y el M. en C. Alberto Búrquez. Sus críticas y sugerencias mejoraron este trabajo.

Los Drs. Jean Popma y Frans Bongers hicieron comentarios valiosos a los resultados de este estudio.

El Biól. Alberto Ken Oyama hizo una minuciosa revisión, como siempre, de todo el texto y discutió conmigo punto a punto el trabajo; a él, gracias.

Gracias especiales a Marlene de la Cruz, su colaboración en el trabajo de campo y en el laboratorio es invaluable.

En el trabajo de campo recibí la ayuda de muchos amigos, entre ellos Rodolfo Dirzo, Miguel Martínez, Guillermo Ibarra, Marlein, Eduardo Morales, Betty Benrey, Araceli Vargas, Elena Alvarez-Buylla, Arturo López, Adrian Fernández, Ken Oyama, César Domínguez, Gaby Taboada, Rafael Palomeque, Luis M. Mota, y Santiago Sinaca; a todos ellos gracias mil.

Agradezco al Biól. Guillermo Ibarra la ayuda en la determinación de las especies registradas en este estudio y la descripción de las dos estudiadas.

Al Dr. Carlos Vázquez Yanes, Ing. Agrón. Francisco Molina, Biól. Luis Eguiar te, M.enC. Ana Mendoza, Biól. Nidia Pérez y demás compañeros del Lab. de Ecología (hoy Depto. de) del Inst. de Biología, UNAM, les agradezco el apoyo y la buena disposición para discutir, facilitarme su bibliografía y hacerme sugerencias.

También estoy en deuda con Enrique Solís, quien hizo los análisis de nitrógeno de las especies estudiadas; con Felipe Villegas por hacer presentables las figuras de esta tesis, y con Tere Medina que mecanografió la totalidad (uff!) del trabajo.

El Dr. Alejandro Estrada, Rosamond Coates-Estrada, y el personal de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, me brindaron su apoyo en mis estancias en la Estación durante el período de estudio.

Este trabajo se realizó con el apoyo económico de los subsidios PCECNAL 790235 y ICECXNA-001910 otorgados por el CONACyT al Dr. José Sarukhán K. y al Dr. Rodolfo Dirzo M., respectivamente.

PRESENTACION

En el presente trabajo, cuyo título es sumamente general, se investiga la posible importancia que la herbivoría tiene en el éxito (sobrevivencia y crecimiento) de dos especies pioneras o colonizadoras de los claros naturales en una Selva Alta Perennifolia* (sensu Miranda y Hernández X., 1963): Cecropia obtusifolia Bertol. (Moraceae) y Heliocarpus appendiculatus Turcz. (Tiliaceae).

El estudio de las poblaciones naturales de estas especies, es necesario ubicarlo en el contexto de la dinámica de regeneración de la selva, ya que a través de las interacciones que las plantas mantienen con un ambiente heterogéneo físico (dado por las características de los diversos microhábitats dentro de un claro) y biológico (por la relación que guardan con individuos de otras especies, de la propia y con sus depredadores), se lleva a cabo el establecimiento de estas especies.

Hasta la fecha, los estudios en el trópico húmedo sobre el papel que los herbívoros juegan en el establecimiento de las especies vegetales son muy pocos. En México, el proyecto general "Impacto de los herbívoros de la dinámica de plantas tropicales" dirigido por el Dr. Rodolfo Dirzo del Instituto de Biología de la UNAM, es uno de los pocos en los que se está buscando, de manera intensiva, la respuesta de diversos problemas de la interacción planta-herbívoro.

*Otros términos asignados a este tipo de vegetación como: Pluvii-silvae, selva alta siempre verde, tropical rain forest, tropical evergreen forest, selva ombrófila siempre verde, bosque tropical perennifolio, etc., han sido revisados por Rzedowski (1978). En este trabajo usamos indistintamente algunos de ellos sin querer expresar una diferencia en el tipo de vegetación.

Este proyecto se realiza en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", en Veracruz, México.

Por otra parte y realizándose en la misma comunidad vegetal, el proyecto sobre la "Dinámica de la selva de Los Tuxtlas, Ver." a cargo del Biól. Miguel Martínez Ramos, intenta evaluar la dinámica natural de regeneración de la selva y su influencia en la demografía de especies con distintas aptitudes ecológicas.

De esta manera, el presente estudio intenta conjuntar en el marco de la regeneración natural de la comunidad, el éxito en el establecimiento de las especies pioneras en los claros naturales, en función de la heterogeneidad espacial producida por éstos y la herbivoría como agentes selectivos.

La información contenida en el Capítulo I, el más extenso de todos, contiene información relacionada -aunque en ocasiones de manera indirecta- con el tema central de este estudio; mi intención aquí es resaltar algunos puntos importantes del proceso sucesional en las selvas, y de las interacciones entre plantas y herbívoros. No es este Capítulo una revisión completa de ambos temas, pero espero pueda ser útil a los estudiantes que se inician en el campo de la ecología tropical; claro está, es de mayor importancia para mí que los resultados de este estudio (Caps. IV-VII) sean los leídos.

Para aquellos lectores que no deseen perder su tiempo en el Capítulo I, con párrafos extensos y en ocasiones mal redactados, les sugiero comenzar a partir del Capítulo II.

Aunque recibí sugerencias a favor y en contra de la inclusión del Capítulo I, decidí incluirlo porque para mí constituyen una imagen global del conocimiento ecológico pertinente a este estudio, obtenida de numerosos trabajos precedentes. Con relación a esto, finalmente quisiera añadir una cita de G. Hardin (1969) que me justifique un poco:

"No todo lo verdaderamente pertinente parece serlo a primera vista, pero el descubrimiento de su pertinencia constituye la mitad de la emoción".

I. ANTECEDENTES

Introducción.

Entre los estudios que han dejado ver la singularidad de las selvas como sistema complejo e importante, están el de la regeneración natural o sucesión secundaria (Richards, 1952). Recientemente los trabajos sobre regeneración de las selvas tropicales han cobrado un nuevo auge a partir de las investigaciones de Whitmore (1975, 1978, 1982), Hartshorn (1978, 1980) y Halle et al. (1978). En ellas se ha enfatizado la importancia de las perturbaciones naturales en el rejuvenecimiento (sensu van Steenis, 1958) de la comunidad; al mismo tiempo, ha podido establecerse que la tasa a la cual la comunidad se regenera en un punto de ella es muy rápida, en términos de tiempo (ver sección I.1) (Hartshorn, 1978; ver también Brokaw, 1985). Estas investigaciones se erigen como el área más original e importante de estudios de las selvas, por la múltiple relación que el proceso de perturbación natural tiene con otros procesos ecológicos.

La perpetuación del bosque está dada por un mecanismo interno rejuvenecimiento: cuando un árbol de dosel superior muere (por edad u otra causa), cae y produce una perturbación local afectando a la vegetación subyacente y deja un "hueco" en el dosel antes uniforme; en este "claro" de la selva se inicia la sucesión o regeneración de la estructura. Esta ruptura en la continuidad del dosel permite que condiciones físicas muy distintas a las que prevalecían en el sotobosque, incidan en él. De este modo, se incrementa

la intensidad lumínica, la temperatura muestra fluctuaciones drásticas durante el día y la noche, se reduce la humedad relativa y se incrementa la velocidad de los vientos en ese sitio (Bazzaz y Pickett, 1980).

La modificación del microclima del sotobosque por la creación de perturbaciones parece afectar diferencialmente a las especies que en él viven o pueden potencialmente vivir, como las plantas colonizadoras o pioneras (ver sección I.2) que invaden los claros una vez que éstos se han formado, o bien, puede ser causa de muerte de otro tipo de especies denominadas tolerantes a la sombra.

La formación de claros no sólo es importante para la perpetuación de las especies vegetales y la posterior "cicatrización" del bosque, sino que, también, está relacionada con un sinnúmero de eventos ecológico-evolutivos a nivel comunitario y a nivel poblacional, tanto de plantas como de animales. Se considera que los claros y las perturbaciones naturales en general, han constituido el escenario en el cual las presiones selectivas han favorecido la riqueza de especies arbóreas en las selvas (Connell, 1975, 1978; Huston, 1979; Ricklefs, 1977; Strong, 1977; Orians, 1982).

Dos de los campos en ecología que actualmente se están incrementando en los trópicos (y que tienen relación con el presente trabajo), son la ecología fisiológica de plantas y las interacciones entre plantas y animales (polinización, dispersión, herbivorismo y mirmecofilia). El primero de ellos ha tenido que enfrentarse, por un lado, a los problemas que el medio ambiente mismo

de la selva plantea para hacer mediciones precisas, y por otro, ha estado supeditado al desarrollo tecnológico para la construcción de equipo sofisticado y de fácil manejo para su transporte dentro de la selva (Medina et al., 1984).

El segundo campo de estudio, y específicamente la herbivoría (ver Sección I.3), está en sus inicios en las zonas tropicales. Con algunas excepciones, la mayoría de los trabajos son extensión de aquellos de latitudes templadas; sin embargo, este campo se perfila en las selvas de una importancia ecológico-evolutiva relevantes (Janzen, 1977).

I.1. Sobre la Regeneración de las Selvas Altas Perennifolias.

"... very few systematic observations have been made on successions... It is unfortunate... because no aspect of ecology of the Tropical Rain Forest is of greater practical value or promises results of more theoretical importance". (Richards, 1952; p. 377).

Todos los ecosistemas están o han estado, al través del tiempo, sujetos a cambios; éstos pueden ser de diversa índole, persistentes o no persistentes. Un ejemplo de los primeros son las sucesiones (Sjors, 1980) que ocurren en los distintos sistemas terrestres. Existe además entre las sucesiones otras posibles subdivisiones, como la sucesión primaria y la secundaria; en la primera, se supone que ocurren cambios, por ejemplo en comunidades vegetales, desde la roca desnuda misma, hasta la conformación de un sistema estable, mientras que en la secundaria tienen lugar cambios direccionales recurrentes en el desarrollo de comunidades ya presentes; no obstante, hay ciertas diferencias entre autores en lo que es una y otra (Sjors, 1980; Brown, 1984).

A principios de este siglo se iniciaron los trabajos sobre la sucesión en las comunidades vegetales y de éstos, se desarrolló gran parte de la teoría que ha prevalecido, incluso hasta el presente, para la mayoría de las distintas comunidades vegetales. Fue Clements (1916) uno de los primeros ecólogos abocados al es-

tudio de la sucesión en zonas templadas y sus trabajos aportaron buena parte del conocimiento del proceso. Uno de los aspectos más importantes propuestos por él, es el del "climax climático"; según este concepto, la sucesión conduce a la comunidad a un estado de equilibrio en el cual ya no ocurren más cambios direccionales en la estructura y composición; sus conclusiones han sido discutidas en el sentido de que tienen poca aplicabilidad para otros ecosistemas, por ejemplo las selvas cálido-húmedas, y, en este sentido, Whittaker (1953) ha discutido y avanzado el concepto como un "disclimax", es decir, que las comunidades existen en un estado de desequilibrio o, mejor, un equilibrio dinámico (ver también Horn, 1974).

Estudios posteriores y en comunidades distintas apoyaron poco la teoría del climax sucesional. En especial, los estudios en las selvas tropicales como el de Aubréville (1938); de acuerdo con este autor, la composición de especies dominantes de un área dada de bosque tropical no es constante ni en el espacio ni en el tiempo. Ninguna combinación de especies está en equilibrio con el ambiente; no obstante, Richards (1952) y Schulz (1960) discuten que sus resultados pueden ser debidos a las características particulares de la selva estudiada, por ejemplo, pudo existir perturbación humana en el pasado y no reconocible en el presente que determine la composición encontrada. Basado en sus estudios de la composición florística de la Forêt Dense en Costa de Marfil, Aubréville (op.cit.) propone la "Teoría Cíclica o en Mosaico de la Regeneración"; según ésta, una extensa área de selva puede

considerarse como un mosaico en el cual, cada fracción de terreno posee una combinación de especies dominantes diferente. En cualquier área pequeña, diferentes combinaciones pueden sucederse una a otra, más o menos cíclicamente. Si esto es cierto, esta visión demanda entonces una modificación considerable de las ideas del clímax-climático como una comunidad vegetal invariable en composición florística (Richards, 1952).

A pesar de ello, en otro contexto el concepto de clímax ha tenido utilidad en los estudios fitogeográficos, para los cuales se requiere caracterizar las comunidades vegetales que un régimen climático comprende (Terradas, 1971).

Para la década de los 50's, aunque los datos sobre la regeneración natural de las selvas eran escasos, era evidente que la formación de claros en el bosque constituía una fase importante de ella (Richards, 1952). Cuando los árboles caen, dejan un hueco de tamaño variable en el estrato al que pertenecen, dependiendo de si es el árbol completo el que cae, o si sólo una rama. Aún en las selvas imperturbadas (vírgenes), los claros naturalmente formados son abundantes, y este fenómeno favorece el desarrollo de densas y combinadas poblaciones de ciertas especies (denominadas pioneras), por medio del incremento en iluminación y quizás por una disminución local en la competencia entre raíces. Según Richards (1952), el proceso de formación de claros es importante para la perpetuación de dichas especies, pero tal vez no tanto para las especies 'tolerantes a la sombra', que pueden regenerar

y sobrevivir en condiciones de sombra; sin embargo, Hartshorn (1980) ha encontrado que una gran proporción de especies (> 75%) de las selvas de Centroamérica requieren, al menos en alguna etapa de su vida, de los claros para perpetuarse en la comunidad (ver también Denslow, 1980b).

Otras observaciones cronológicamente importantes sobre la regeneración natural de los bosques tropicales son la de van Steenis (1958) y Schulz (1960). El primer autor propone una importante hipótesis: "La Teoría de los Nómadas Biológicos"; aquí se propone que las comunidades de selva están constituidas principalmente por un tipo de especies denominadas por él 'estacionarias' (también se les conoce como primarias, tolerantes a la sombra, persistentes, de larga vida, ombrófilas, etc.) que regeneran y crecen en las condiciones de baja intensidad lumínica del sotobosque; otro tipo de especies, las 'nómadas' (llamadas también pioneras, secundarias, intolerantes a la sombra, heliófilas, de corta vida, 'árboles maleza', etc.), son relativamente raras en los bosques primarios y regeneran y crecen en los 'ojos' (los claros) de las selvas, en los bordes de éstas y en áreas artificialmente abiertas, donde la iluminación es alta; estas especies 'vagan' en la comunidad 'buscando' sitios adecuados para su establecimiento (el concepto es muy similar al de especies 'fugitivas' propuesto por Hutchinson (1951) para animales). Esta teoría tiene aspectos importantes, ya que además de señalar a grosso modo el proceso de regeneración natural, distingue a especies con diferentes atributos de historia de vida; de hecho, puede aplicarse

a diversas comunidades donde el proceso de regeneración, aunque distinto, posee tanto especies nómadas como estacionales.

Schulz (1960) por su parte, aunque considerando la proporción de van Steenis (1958) de la existencia de especies nómadas y estacionarias en la comunidad, encuentra que en realidad existen especies intermedias (p.ej. en cuanto a sus requerimientos de luz) entre una categoría y otra, es decir, que la división de la flora de una selva en nómadas y estacionarias, puede sobre-enfatizar a los primeros y últimos miembros de una serie sucesional (Fosberg, discusión seguida a la alocución de van Steenis (1958), tomado de Schulz, 1960, p. 228).

Schulz (op.cit.) es atinado al señalar diferencias en composición florística dependiendo de la superficie abierta; en claros pequeños, la composición florística preexistente a la creación de la abertura, parece tener mayor importancia en la regeneración del sitio, que la llegada de inmigrantes pioneros; mientras que en claros grandes o zonas aclareadas artificialmente, la regeneración se lleva a cabo completamente por especies pioneras o nómadas. Resultados similares habían sido encontrados previamente por Kramer (1933) en Java.

Es de mencionarse además que los estudios sobre la sucesión secundaria en las selvas tropicales seguida a la perturbación humana han contribuido en gran forma al esquema actual de conocimientos sobre la regeneración natural (Beard, 1945; Ross, 1954; Budowski, 1963, 1965; Sarukhán, 1964, 1968; Gómez-Pompa y Vázquez-

Yanes, 1974, 1981; Denslow, 1980a y b; Knight, 1975).

Algunos de ellos (p.ej. Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1974, 1981) han elaborado esquemas descriptivos sobre la regeneración de la comunidad, posterior a distintas formas de perturbación humana (campos abandonados bajo diferentes sistemas de cultivo, desmontes, creación de pastizales, etc.) y natural, y sobre las especies que con distintas aptitudes ecológicas ocupan un espacio y un tiempo en la sucesión; se esboza claramente, el reconocimiento de las estrategias de historia de vida de las especies, y también, por otra parte, se ha postulado que existen diversas formas en que la comunidad perturbada, a través de la sucesión, puede alcanzar la madurez (Ewel, 1980).

Hoy, el esquema de regeneración es más o menos claro. Basándose en la probabilidad que tiene un sitio de la selva en la fase de claro de regenerarse y regresar a la misma fase en el tiempo, Hartshorn (1978) estima que la tasa de renovación (Turnover-rate) de la selva de Costa Rica, en 118 ± 27 años. Se reconoce entonces que los bosques tropicales son más dinámicos que los templados (pero ver Runkle, 1979, citado por Pickett, 1983).

Uno de los modelos recientes para ilustrar la regeneración de las selvas altas es el propuesto por Hallé et al., (1978) denominado Silvigénesis. La silvigénesis según sus autores, de manera global, es el conjunto de procesos por medio de los cuales la selva se desarrolla. El modelo incluye el desarrollo estructural de la comunidad (conformada verticalmente en varios estra-

tos) desde sucesiones secundarias producidas por perturbación artificial (humana), hasta regeneración en un punto del bosque cuando se cae una rama o un árbol completo.

El modelo se complica debido a que existen numerosas rutas por las cuales, la regeneración puede "anticiparse" (en la serie de cambios direccionales), o bien, "regresar" a una fase anterior o inicial de regeneración (ver Martínez-Ramos, 1980).

Una de las proposiciones más importantes de estos autores basándose en la arquitectura de los árboles (p.ej. patrón de distribución y forma de las ramificaciones sobre el tronco principal, posición de ramas, hojas, inflorescencias, etc.) representativos de cada fase sucesional, es que, a medida que avanza la regeneración, las especies muestran más reiteraciones en su modelo arquitectónico original.*

En este sentido, por ejemplo, las especies pioneras (v.gr. Cecropia spp.) carecen de la capacidad de reiterarse, es decir,

*El estudio de la arquitectura de los árboles tropicales se limitaba a la genética de la forma. Con el concepto de reiteración, la arquitectura de árboles entró al campo de la ecología (Torquebiau, 1981). La reiteración es el proceso por el cual se producen copias del modelo arquitectónico inicial bajo un estímulo del ambiente (Oldeman, 1974). Halle et al. (1978) completan la definición diciendo que "la reiteración del modelo consiste en la aparición de ejes laterales según las secuencias potenciales y latentes de los meristemos formados durante el crecimiento del modelo, pero desarrollados ulteriormente; estas secuencias pueden ser laterales o pueden resultar de la desdiferenciación de los meristemos terminales, o de la neoformación de meristemos, pero en todos los casos, estos conducen a una fase de crecimiento que expresa parcial o totalmente el mismo patrón de crecimiento que el modelo inicial". Ya que la reiteración aumenta el volumen del árbol y área fotosintética potencial, es un factor importante en la competencia entre individuos o especies (Torquebiau, 1981).

el modelo arquitectural de los estadios infantiles o juveniles se conserva durante todo su periodo de vida. Sin embargo, dentro de los pioneros hay excepciones, como Heliocarpus appendiculatus en la selva de Los Tuxtlas (Torquebiau, 1981).

Por último, el modelo de regeneración que actualmente se considera en los estudios de la dinámica de las selvas es el propuesto por Whitmore (1975, 1978, aunque primero propuesto para los bosques templados por Watt, 1947) denominado "Ciclo de Crecimiento del Bosque".

Este modelo se compone únicamente de tres fases: i) fase de claro (perturbación), ii) fase de construcción, y iii) fase de madurez. La primera de ellas y en la cual se inicia la regeneración es cuando en un punto de la comunidad la estructura es perturbada; aquí, mediante la germinación de semillas de especies pioneras y crecimiento de las plántulas y juveniles presentes antes de la perturbación, se inicia la fase de construcción. La segunda fase del ciclo se caracteriza por el crecimiento de las poblaciones vegetales establecidas en el claro y por el reemplazamiento de unas especies por otras. Martínez-Ramos (en prensa) denomina a esta fase como de sucesión activa, y puede identificarse por la presencia de árboles pioneros viejos (hasta aproximadamente 30 años) en la comunidad. El crecimiento de los individuos de las especies que conforman principalmente la estructura de la comunidad ('primarias') y el desarrollo de estratos, puede considerarse la fase de madurez.

Como se había mencionado arriba, el considerar a las selvas como mosaicos que se componen de diferentes "parches" no precisamente de diferente composición como propuesto Aubréville (1938), sino en distintas fases de regeneración (Whitmore, 1982) (aunque esto último no excluye lo primero), ha sido de utilidad para la estimación de las tasas de renovación (ver p.ej. Hartshorn, 1978; Torquebiau, 1981; Brokaw, 1982b, 1985; Martínez-Ramos, en prensa). El cálculo de la tasa de renovación se base principalmente en dividir la superficie de selva total estudiada entre el área de esa superficie que pasó a la fase de claro en un período de tiempo t :

$$\text{Tasa de Renovación} = \text{Sup. tot.} / \text{Sup. cl.} \times T \text{ (años).}$$

Sin embargo, es de mencionarse que la estimación de las tasas de renovación varía de un autor a otro (Brokaw, 1982b). Uno de los problemas al estimar la tasa de renovación se encuentra al tratar de definir la superficie que ocupa un claro. El área que se considera ocupa un claro, puede variar de un investigador a otro, de tal manera que al estimar la proporción abierta anualmente y determinar la tasa de renovación, ésta puede estar sub- o sobre-estimada. Una forma de uniformizar los criterios es, pues, definir lo que es un claro y la superficie que ocupa. En este sentido, un claro es un hueco en el dosel que se extiende verticalmente hasta una altura no mayor de dos metros sobre el suelo, en la que el macroclima incide sobre el microclima del sotobosque (Brokaw, 1982a).

Aunque la definición del claro es útil en el sentido antes mencionado, debe reconocerse que, en un sentido estricto, un claro es toda aquella área donde las condiciones físicas son alteradas. No obstante, este es un problema que en el campo difícil de resolver (J. Popma y N. Brokaw, com. pers.).

En general, los resultados obtenidos hasta ahora en lo referente a las tasas de renovación de distintas selvas tropicales, muestran que estas son muy dinámicas (Hartshorn, 1978). Los datos indican que la tasa de renovación de una selva es en promedio de 100 años. Algunos ejemplos de los resultados de estos estudios se muestran en la Tabla 1.1.

Las tasas de renovación pueden variar de una comunidad a otra, dependiendo de la superficie que por año se abre (formación de claros) y del método que se utilice para estimarlas (ver discusión en Brokaw, 1982b; Martínez-Ramos, en prensa). Por ejemplo, las tasas de renovación derivadas de pocos años de observación son problemáticas (Brokaw, 1982b) si se analizan a la luz de perturbaciones a gran escala y con patrones de ocurrencia impredecibles, como vientos ciclónicos, derrumbes provocados, por ejemplo, por terremotos (Garwood, et al., 1979), agricultura nómada, y la historia de vida de las especies*, que pueden influenciar la dinámica

*Por ejemplo, Tachigalia versicolor (Leguminosae) en áreas con una alta densidad de individuos y por razón de su naturaleza semélpara (monocárpica), cuando se lleva a cabo el evento reproductivo (en un lapso de pocos años para una población), su muerte produce perturbaciones extensas en la selva (Foster, 1977). Se desconociera la historia de vida de esta especie y se muestrearan áreas de la comunidad con perturbaciones extensas producidas por este fenómeno, las tasas de renovación calculadas serían muy rápidas.

Tabla 1.1. Tasas de renovación (TURN OVER RATES) obtenidas para distintas selvas del mundo.

LOCALIDAD	TASA DE RENOVACION (AÑOS)	FUENTE
Costa Rica, Finca La Selva	80 - 135	Hartshorn, 1978
Panamá, Barro Colorado	114	Brokaw, 1982a y b
Los Tuxtlas, Ver., México	67	Martínez-Ramos, (com.pers)
Los Tuxtlas, Ver., México	100	Torquebiau, 1981
Jenka Forest, Malesia	250	Poore, 1968

de la comunidad (Foster y Brokaw, 1982). No obstante, las diferencias encontradas en las tasas de renovación entre selvas (ver Tabla 1.1) es reflejo también de diferencias reales en su dinámica (Martínez-Ramos, en prensa).

Desde el punto de vista de que los claros juegan un papel fundamental en el rejuvenecimiento de la comunidad (van Steenis, 1958) y en la perpetuación de las especies (Richards, 1952), es importante conocer qué tan predecibles son los claros en el espacio y tiempo, cuáles son los agentes que los producen, y qué características físicas de un claro (v.gr. tamaño) tienen una influencia importante en la composición futura de la comunidad (Brokaw, 1982b), en la evolución de las distintas historias de vida de las especies (Martínez-Ramos, en prensa), y en la riqueza de especies de las selvas (Brandani et al. ms.; Orians, 1982).

I.1.1. Formación de claros en espacio y tiempo.

Los factores que inducen la formación de claros en las selvas son numerosos. Entre ellos se encuentran los ciclones (Whitmore, 1974), lluvias (Brokaw, 1982b; Sarukhán, 1978; Martínez-Ramos, en prensa; Brandani et al., ms.), animales (Fox, 1972, en Whitmore, 1975), carga sobre los árboles por epífitas (Strong, 1977), senescencia natural de los árboles (Foster, 1977), derrumbes o deslaves producidos por terremotos (Garwood et al., 1979), entre otros. En general, la mayor parte de los agentes que producen claros, están asociados con la humedad del suelo o bien las lluvias.

La tasa con la que una porción de selva se abre anualmente varía de una comunidad a otra, sin embargo, parece haber evidencia de que la proporción es aproximadamente constante para varias localidades; los valores encontrados, hasta ahora, parecen indicar que, en un tiempo dado, un 6% de la superficie ocupada por selva se encuentra en la fase de claro (< de cinco años de edad), y la tasa anual de formación de claros puede ser del orden de 1 al 5% de la superficie total (Brokaw, 1985; Martínez-Ramos, en prensa).

Los claros, como se había mencionado, pueden ser originados por la caída de uno o varios árboles o bien por la caída de ramas. Debido a esto, el tamaño del claro varía. Por la importancia que el tamaño del claro tiene para la regeneración de las especies, se ha categorizado a los claros en dos grupos: pequeños y grandes. Brokaw (1982a) considera como un claro a la superficie abierta mayor de 20 m^2 y categoriza como pequeños a claros cuya superficie sea menor de 150 m^2 .

Por otra parte, en general, se consideran como claros grandes a las aberturas con una superficie que va desde los $150\text{-}200 \text{ m}^2$, en adelante (Brokaw, 1982a). Claros excepcionalmente grandes son aquellos mayores de 600 m^2 .

Si se considera la superficie total que se abre en un año, aproximadamente más del 50% de esta área es ocupada por claros grandes (que son muy pocos), mientras que los claros pequeños (muy numerosos) constituyen un porcentaje de la superficie abierta muy pequeña (Brokaw, 1982a y b; Martínez-Ramos, en prensa).

La distribución de frecuencias de tamaños de los claros muestra una distribución log-normal para la selva de Barro Colorado, Panamá (Brokaw, 1982a y b) y para la selva de Los Tuxtlas, Ver. (Martínez-Ramos et al., en preparación), lo que indica que la formación de claros grandes es un evento que tiene una probabilidad de ocurrencia baja (ver Fig. 1.1).

Temporalmente, se han estimado las tasas de apertura de claros para las selvas de Centroamérica en 1 claro x ha x año (de aproximadamente 100 m²) (Hartshorn, 1978); de 1.6 x ha x año para Los Tuxtlas, Ver. (Torquebiau, 1981); y para claros mayores de 150 m², en Panamá, de 1 claro x ha cada 5.3 años (Brokaw, 1982b). La tasa de apertura, como puede verse, varía de una comunidad a otra por numerosas razones, sin embargo, parece ser un proceso no enteramente al azar (Whitmore, 1975).

En el curso de un año, la frecuencia de aparición de claros suele ser estacional, observándose la mayor en la época de lluvias y fuertes vientos (Sarukhán, 1978; Brokaw, 1982b; Brandani et al., ms.). También en un año, y en ocasiones sin tener estacionalidad, eventos impredecibles pueden ocasionar grandes aberturas, como los ciclones (Webb, 1958; Whitmore, 1974), terremotos (Garwood et al., 1979), muerte de los árboles por defoliaciones masivas por insectos (Anderson, 1961, citado por Whitmore, 1975) o por la naturaleza de historia de vida de las especies (Foster, 1977).

1.1.2. Tamaño del claro.

Uno de los primeros trabajos que ilustra la relación entre el

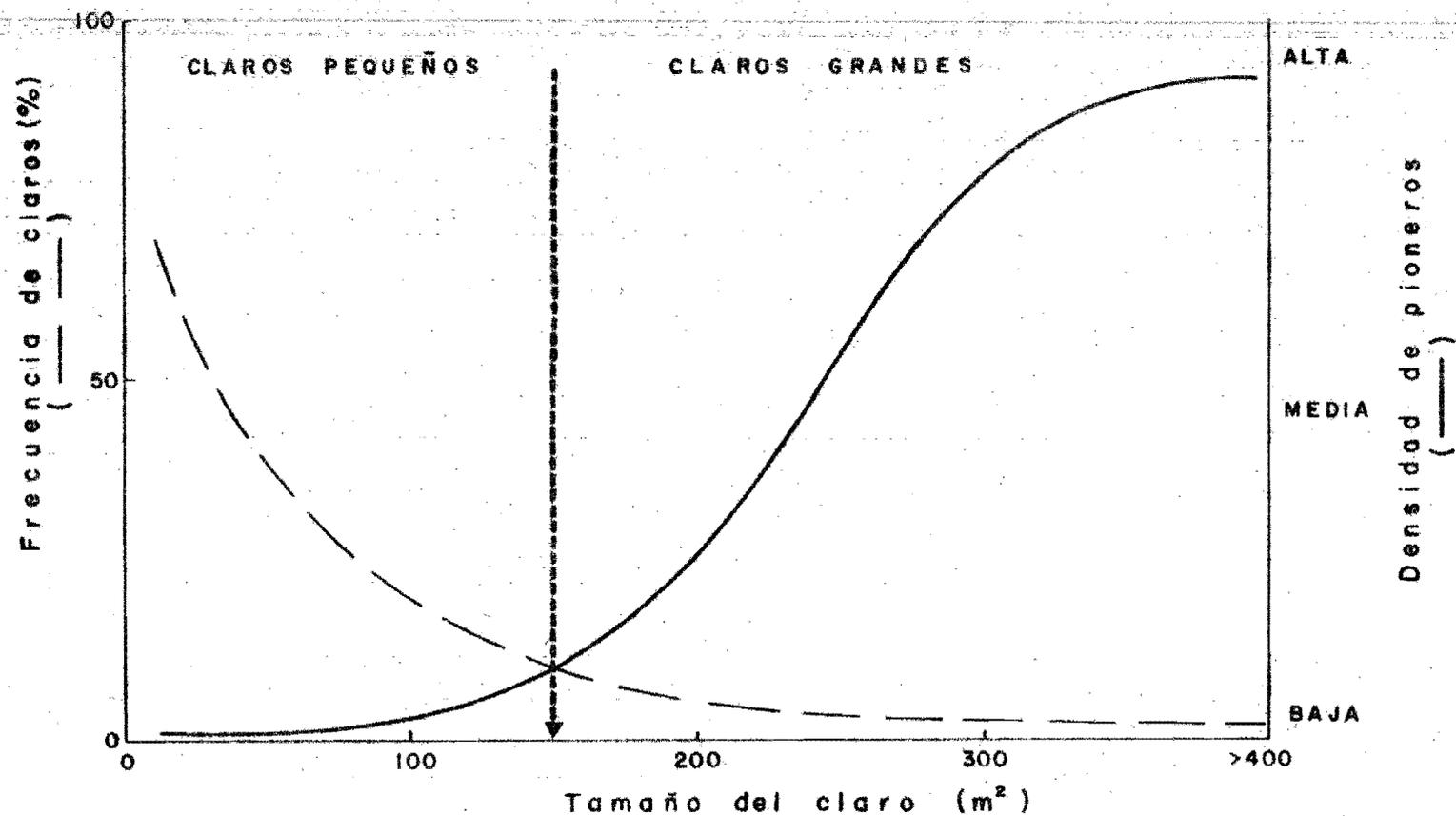


Figura 1.1. Modelo general que muestra la relación entre el tamaño del claro y la densidad de especies pioneras. La flecha indica el tamaño "umbral" o crítico para la colonización por especies pioneras; este umbral separa los límites entre claros grandes y pequeños (basado en los datos de Brokaw 1982a y b, 1985 y en prensa; Martínez-Ramos, en prensa).

proceso sucesional y la sucesión secundaria, basándose en la importancia que la extensión de la perturbación tiene en la composición futura del sitio, es el de Kramer (1933) en Java. El encontró que en zonas aclareadas grandes ($>2000 \text{ m}^2$) la regeneración se lleva a cabo casi completamente por especies pioneras o secundarias, mientras que en aberturas menores ($<1000 \text{ m}^2$) las especies primarias o tolerantes mostraron buena regeneración.

Otras evidencias, aunque indirectas, pueden ser consideradas aquellas en las cuales bajo perturbación humana, grandes extensiones antes cubiertas por selvas y abandonadas posteriormente, son invadidas por especies pioneras primero, y después por especies que ocupan una posición tardía en la comunidad y reemplazan a las primeras (Richards, 1952; Ross, 1954; Budowski, 1963, 1965; Sarukhán, 1964; Rico-Bernal y Gómez-Pompa, 1976; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1981; Ramos-Prado et al., 1982).

Se ha sugerido que las especies primarias no pueden invadir claros o zonas aclareadas grandes, debido a una incapacidad fisiológica para soportar un régimen drástico en condiciones físicas (p.ej. stress lumínico, baja humedad) y por alta densidad y crecimiento exuberante de las especies pioneras (Kramer, 1933; Richards, 1952; Alexandre, 1977). En contraste, existe evidencia de que las especies tolerantes o primarias tienen un mejor crecimiento en claros pequeños o perturbaciones de menor extensión (Kramer, 1933; Richards, 1952; Schulz, 1960; Brokaw, en prensa).

Por otra parte, a la inversa, existen especies pioneras (v.gr. Cecropia spp.) que sólo pueden regenerar bien en claros grandes o mayores de 150 m^2 (Brokaw, 1985, y en prensa; ver Fig. 1.1), donde la incidencia de la luz es alta; es decir, existe una relación entre el tamaño del claro (Fig. 1.2) y la luz que incide en él, afectando a las especies.

Sin embargo, es necesario tomar en consideración que la regeneración en un punto de la comunidad es afectada también por otros factores aparte del tamaño del claro, como la composición florística antes de la formación del claro, banco de semillas, tiempo de ocurrencia de formación del claro (estación del año y fenología de las especies), composición florística adyacente (como posible fuente de propágulos), y algunos factores físicos como la orientación del claro, topografía del sitio, altura del dosel, etc. Todos estos factores pueden en una forma u otra afectar la composición futura del sitio. En general, la mayor parte de las evidencias han provenido de estudios en áreas donde la sucesión se ha iniciado después de una perturbación humana (p.ej. Budowski, 1963, 1965; Sarukhán, 1964).

En condiciones naturales, Brokaw (en prensa) ha encontrado evidencia de que en claros grandes, durante los primeros tres años, se incrementa la densidad de los pioneros (cf. Fig. 1.1), después de esto (3-6 años), la densidad de aquellos declina y existe una alta mortandad; mientras que para las especies tolerantes o primarias la densidad no varía con el tamaño del claro,

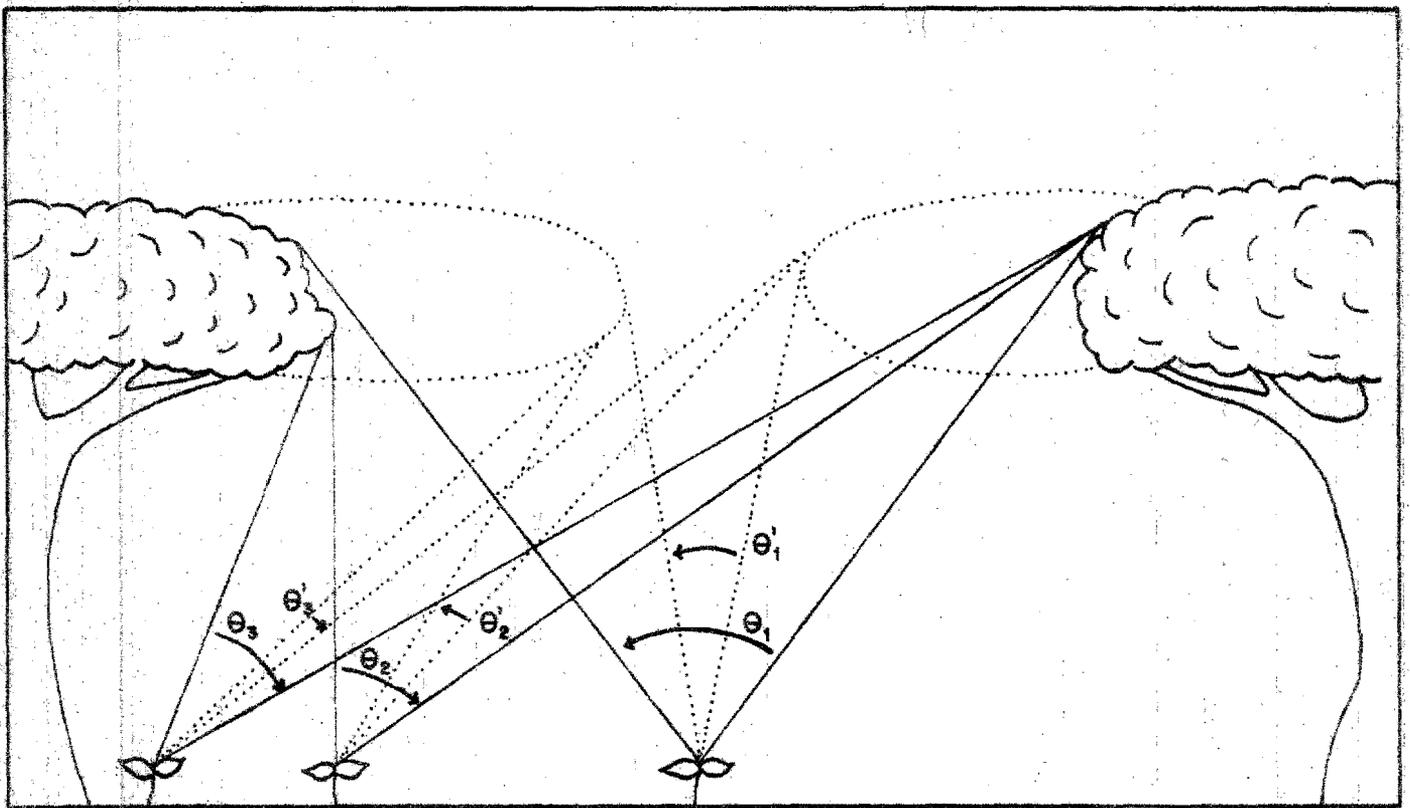


Figura 1.2. Direcciones de la luz solar incidente como función del tamaño del claro y posición de una plántula en el claro. Los ángulos mayores, indicadores con líneas sólidas, son aquellos en los que la luz solar arriba directamente en un claro grande, mostrado por los árboles bien marcados. En claros pequeños o claros grandes viejos cerrados parcialmente por crecimiento lateral, la luz solar directa incide sólo en ángulos estrechos, indicados por líneas punteadas. Una plántula colocada en el centro del claro siempre recibe más luz que una localizada en la periferia (tomado de Orians, 1982).

Aunque existen evidencias de cómo puede ser la regeneración en un claro dependiendo de su tamaño, la mayoría de ellas son fragmentarias y hay, aún, muchos aspectos de los cuales se desconoce su importancia.

Bazzaz (1984) ha elaborado un modelo hipotético (Fig. 1.3) que parece factible, en el cual se ilustra cuál sería la proporción relativa de contribución de diversos componentes (p.ej. del banco de semillas, de inmigrantes vía dispersión, de la regeneración presente, etc.) en función del tamaño del claro. En este sentido, mientras que en claros pequeños el 'cierre' del claro puede ocurrir por reiteraciones, es decir, por extensión lateral de las ramas por la reactivación de meristemas (Hallé et al., 1978) o por la anticipación de la regeneración (crecimiento de los individuos presentes antes de la perturbación) y crecimiento de retoños (tocones) vegetativos; en claros grandes tiene mayor importancia el banco de semillas en el suelo del claro y la llegada de inmigrantes (por dispersión).

Aunque estas ideas son hipotéticas, es necesario evaluarlas para determinar cuál es la importancia de cada componente.

El esquema actual sobre el proceso de regeneración es, de manera global, completo; no obstante, nuevamente, hace falta conocer aspectos más finos de los factores que en ella intervienen. Algunos de ellos han sido analizados por Whitmore (1983) sobre la biología del banco de semillas en las selvas y sobre la importancia de éste en la regeneración; sobre las características ecofisiolo-

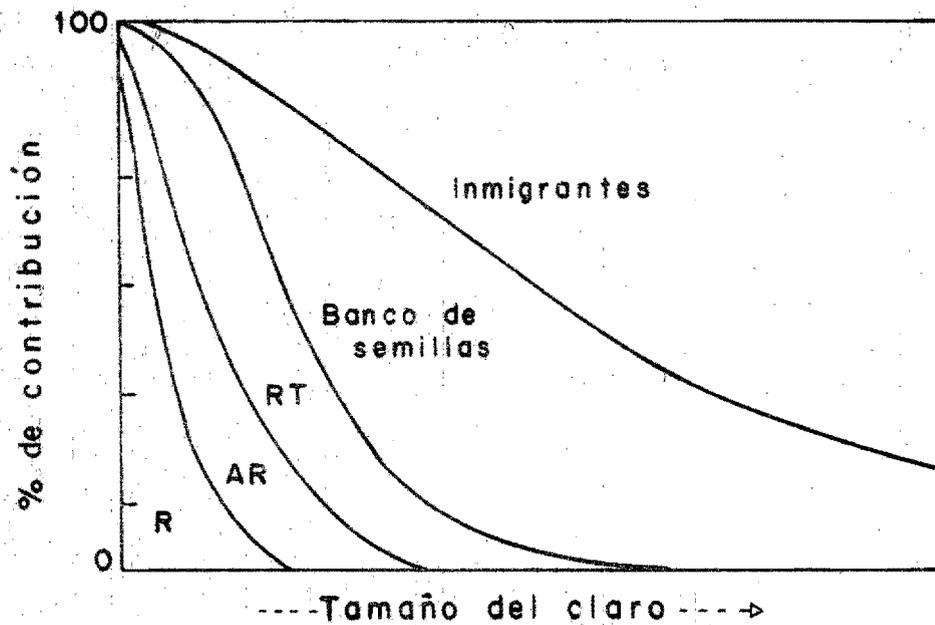


Figura 1.3. Relación entre el tamaño del claro y la contribución relativa de varios "gremios" (guilds) al llenado del claro. Incrementando la severidad de la perturbación durante la formación del claro, el eje del tiempo se mueve hacia la derecha. R = Ramas; A.R. = Regeneración avanzada; RT = Retoños (vegetativos) (tomado de Bazzaz, 1984).

lógicas de las especies que intervienen en la regeneración (Bazzaz y Pickett, 1980; Bazzaz, 1984), y sobre las interacciones entre plantas y sus herbívoros (Dirzo, 1984a).

I.1.3. El ambiente del claro.

En una fracción de selva que no ha sido perturbada, de la cantidad total de luz solar recibida en el dosel superior, sólo una pequeña cantidad de ésta (de 1.9 a 10.1%) atraviesa las capas de follaje y llega al suelo del bosque (Ross, 1954; Leigh, 1975; Kira, 1978). En el sotobosque de la selva donde la penumbra es la regla más que la excepción, existe un tipo de especies (las tolerantes) cuyos individuos pueden germinar, crecer y reproducirse (Richards, 1952). Obviamente cuando el dosel es removido, la cantidad de radiación que llega a los niveles inferiores de la selva se incrementa, inclusive, a valores cercanos a los recibidos en la parte superior del dosel.

Cuando estas condiciones de luz prevalecen el sotobosque constituyen el "gatillo ambiental" disparador de la germinación de las especies intolerantes a la sombra (Vázquez-Yanes, 1976).

Orians (1982) ha elaborado un esquema (Fig. 1.4) en el cual se predicen las condiciones de luz que prevalecen, por ejemplo, en una zona aclareada, en un claro grande, en uno mediano o pequeño y en el sotobosque imperturbado. Hay datos que evidencian las diferencias tan drásticas que existen entre el interior de la selva madura y claros de distinto tamaño (Chazdon y Fetcher, 1984, para la Finca La Selva en Costa Rica; Popma, Bongers e

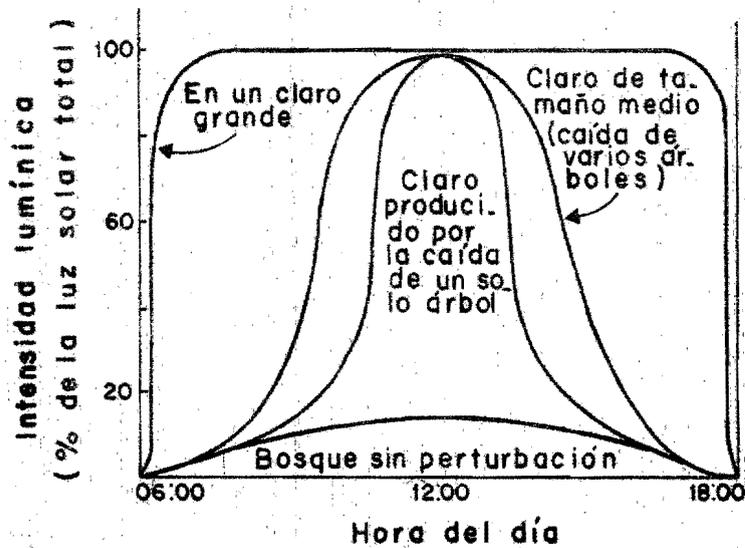


Figura 1.4. Representación diagramática del patrón diario de intensidad de la luz probable en el bosque imperturbado y claros de diferentes tamaños en un día despejado (tomado de Orians, 1982).

Iriarte, datos no publicados, para la selva de Los Tuxtlas, Ver.).

De la misma forma en que la abertura de un claro cambia el régimen lumínico del sotobosque, también se elevan las tasas de evaporación en estos sitios, hay decremento en la humedad relativa, la temperatura fluctúa a lo largo del día, y aumenta en estos sitios la velocidad de los vientos (Bazzaz y Pickett, 1980; Bazzaz, 1984).

La temperatura del suelo de la selva difiere poco de la temperatura del aire (Schulz, 1960), sin embargo, en el suelo de un claro la temperatura se incrementa mucho más que la del aire, sin embargo, en el suelo de un claro la temperatura se incrementa mucho más que la del aire en el día (Smith, 1970, citado por Bazzaz y Pickett, 1980), y probablemente sea menor a la de éste en la noche. Estas fluctuaciones en la temperatura son importantes si se considera que pueden favorecer la germinación de semillas de ciertas especies pioneras (Holthuijzen y Boerboom, 1982; Vázquez-Yanes y Orózco-Segovia, 1982).

En los claros grandes la relación entre temperatura y humedad relativa es inversa; a medida que durante el día se incrementa la temperatura, la humedad relativa decrece. En claros pequeños las variaciones en temperatura y humedad son menos drásticas que en aquellos grandes, y es menor aún, en la selva no perturbada (Popma, Bongers e Iriarte, datos no publicados).

Otro factor ambiental importante que puede variar tanto con la altura del dosel, hora del día, y velocidad de vientos, es la

concentración de CO₂ (Bazzaz y Pickett, 1980).

Los cambios ambientales que se suceden cuando ocurre una perturbación, pueden ser de tal magnitud que afecten la sobrevivencia de las plantas tolerantes establecidas previamente como individuos infantiles y juveniles (Alexandre, 1977); no obstante, este nuevo microclima ha favorecido adaptaciones en las especies pioneras que les permiten sobrevivir (Orians, 1982).

1.2. Historia de Vida de las Especies en las Selvas Altas Perennifolias.

Mucho se ha escrito acerca de las especies pioneras en la regeneración de las selvas tropicales. En general, el término se usa para designar a todas las especies de plantas que llevan a cabo la reconstrucción estructural de la comunidad (Richards, 1952), desde plantas herbáceas, hasta árboles que alcanzan el dosel superior y pueden vivir aproximadamente 50 años (Budowski, 1963). Sin embargo, el término lo usamos aquí sólo para referirnos a especies arbóreas.

Debido a que la sucesión es un proceso dinámico que ocurre tanto en comunidades terrestres, acuáticas, de animales y plantas, el término de pioneras se usa para reconocer a aquellos grupos de especies que invaden sitios perturbados; patrones análogos de sucesión ocurren virtualmente en todas las comunidades, pero la sucesión puede tener distintas causas en cada una de ellas (Connell y Slatyer, 1977). Hutchinson (1951), por ejemplo, usa el término de especies fugitivas para describir a aquellos orga-

nismos que sólo persisten por una dispersión continua de un sitio a otro (para plantas van Steenis (1958) ha empleado en término de especies nómadas, en un sentido análogo). Por extensión, el término puede ser aplicado a las especies pioneras que colonizan nuevos ambientes. Las especies pioneras persisten sólo por una o pocas generaciones antes de ser reemplazadas por otras especies que requieren (p.ej. en plantas) para su germinación y crecimiento de humedad, materia orgánica y sombra proporcionada por las plantas precedentes, las pioneras.

Sin embargo, hablar de especies pioneras y de sus atributos no tiene sentido si éstos no se hacen, relativos a los de otras especies que conforman la comunidad vegetal de las selvas. En este sentido, los intentos por categorizar a las especies vegetales de las selvas en una jerarquía sucesional, todavía no ha encontrado una solución adecuada.

Generalmente se ha dividido a los árboles en: tolerantes a la sombra (las especies primarias o climax), y demandantes de luz (pioneros, secundarios, nómadas, etc.) (Richards, 1952; van Steenis, 1958; Vázquez-Yanes, 1980a), sin embargo, también se ha reconocido que existe todo un gradiente, por ejemplo en los requerimientos de luz, en las historias de vida de las especies (Schulz, 1960).

Una de las clasificaciones prevaecientes es la de Whitmore (1975); ésta agrupa a las especies de acuerdo a las respuestas de las mismas a los claros. Ya que el proceso de formación de claros tiene una importancia preponderante en la regeneración de las

selvas, parece apropiado basar toda agrupación de las historias de vida de las especies bajo este marco. Los grupos propuestos por Whitmore (1975) son: (1) especies que se establecen y crecen bajo el dosel cerrado de la selva; (2) especies que crecen bajo la umbría del dosel (sotobosque), pero que se benefician de los claros; (3) especies que se establecen en el sotobosque pero que requieren de los claros para alcanzar la madurez y (4) especies que se establecen y crecen sólo en claros (las pioneras).

Otras clasificaciones como la de Dawkins (1965) tienen semejanzas con la citada arriba: (1) pioneros; (2) persistentes seriales y (3) árboles de larga vida. También Bauer (1964, citado por Pickett, 1983) reconoce: (1) especies secundarias; (2) tolerantes verdaderos y (3) especies oportunistas de claros.

Toda clasificación lleva implícito un peligro, ya que cada especie es única en su estrategia (Whitmore, 1975) y la flexibilidad es evidente en muchas especies (Pickett, 1983). Una respuesta aparentemente flexible a los claros ocurre en los árboles emergentes (v.gr. Cedrela odorata, Swietenia macrophylla, Ceiba pentandra etc.) (Ashton, 1978), que se comportan como pioneros en las primeras etapas de su vida, pero que participan, más tarde, en la estructura del bosque (de larga vida). Esto indica que el ambiente de los individuos juveniles no difiere mucho del de los adultos (Pickett, 1983). Al igual que los pioneros, las especies emergentes tienen tasas elevadas de transpiración (Ashton, 1978), y algunas de ellas pueden establecerse en el sotobosque, crecer, e irrumpir

en el dosel de la selva (Halle' et al., 1978).

Recientemente, Martínez-Ramos (en prensa) ha propuesto una clasificación de las historias de vida de las especies, en la que distingue tres tipos básicos: (1) pioneras, (2) nómadas, y (3) tolerantes. El término de pioneros está restringido a las especies arboóreas de corta vida (no mayor de 50 años) y excluye a las especies con un comportamiento de pioneras, pero que son de larga vida. Bajo el término de nómadas incluye a las especies con una historia de vida (2) y (3) en la clasificación de Whitmore (1975). Es decir, incluye a todas las especies del dosel superior no pioneras, entre las que están las especies emergentes; esta categoría usada, es similar a la de los "nómadas de sombra" (shade nomads) de Halle' et al. (1978). Finalmente, el término tolerantes es aplicado a especies que se establecen en el sotobosque sin alcanzar nunca el dosel superior de la selva; incluye especies del dosel medio, arbustos y palmas.

Aún cuando para apoyar su clasificación el autor aporta características de la historia de vida de las especies como germinación, establecimiento, crecimiento, dispersión, dinámica poblacional, y que las diferencias entre especies son evidentes, nuevamente encontramos que al igual que otras clasificaciones, las categorías tienen límites arbitrarios. Por otra parte, el uso del término nómadas ya empleado por van Steenis (1958) para las pioneras, para referirlo a las especies emergentes y del dosel superior, puede crear confusiones.

Los estudios, creo, deben ser enfocados no a tratar de estructurar una mejor clasificación de las estrategias de historia de vida de las especies vegetales de las selvas, sino, mejor, dirigidos a establecer el gradiente que parece existir; es decir, a descubrir la particularidad de cada especie.

A continuación, describiremos algunas de las características de la historia de vida de las especies pioneras.

I.2.1. Las especies pioneras.

Uno de los aspectos más interesantes de la sucesión en los trópicos es su dinámica (Hartshorn, 1978) y la participación en este proceso del conjunto de especies denominado pioneras.

Los primeros trabajos y algunos recientes en comunidades selváticas no perturbadas, han encontrado que la densidad de las especies pioneras son bajas (Black et al., 1950; Murca Pires et al., 1953; Escobar et al., 1982; Hubbell y Foster, 1983 entre otros); sin embargo, debido a este hecho, se las ha considerado como "raras" (van Steenis, 1958) y generalmente "secundarias", y que, a diferencia de las "primarias" (especies climax), no forman parte de la comunidad "estable".

Pero la presencia de las pioneras en la sucesión secundaria (por decir, derivada de una perturbación humana) ha hecho que se malinterprete su papel en la comunidad. Las especies pioneras son tan importantes en la comunidad no perturbada como aquellas denominadas primarias, ya que ellas inician la serie sucesional que llevara a una recuperación de la estructura del bosque, sólo

que la perturbación humana en las selvas ha sido el factor que ha hecho la presencia de las especies secundarias aparente (Whitmore, 1969; Gómez-Pompa, 1971; Gómez Pompa et al., 1972).

Una forma de ordenar la información concerniente a las especies, es seguir las distintas etapas del ciclo de vida de una planta desde semilla, hasta individuo reproductivo (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1974, 1981; Vázquez-Yanes, 1980a). Aunque la "reconstrucción" de la historia vital de las especies pioneras está basada en datos fragmentarios obtenidos del estudio de diferentes especies y distintas etapas de su ciclo de vida, existe una buena cantidad de información disponible para tal fin.

Actualmente existen varias excelentes revisiones que involucran tanto la dinámica de regeneración de las selvas, como los atributos de las especies que la llevan a cabo. Entre ellas están la de Pickett (1983), Martínez-Ramos (en prensa) y la de Brokaw (1985). Sobre aspectos fisiológicos de las plantas, la revisión de Bazzaz y Pickett (1980) y Bazzaz (1984), han llenado el hueco existente. Whitmore (1983) ha compilado la información acerca de la importancia del banco de semillas y su dinámica en el proceso sucesional, además de replantear las cuestiones que en adelante necesitan ser investigadas.

Garwood (1983) ha investigado extensiva e intensivamente, aspectos relacionados a nivel de la comunidad, de la germinación, latencia, fenología, dispersión y síndrome de dispersión de las especies de Barro Colorado, Panamá. Existe además de los trabajos

anteriores, una revisión sobre la ecofisiología de la germinación de semillas de las especies arbóreas de las selvas del mundo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984). Finalmente, es evidente que cada día aumenta el número de trabajos relacionados con la fisiología de las plantas tropicales (ver Medina et al., 1984).

I.2.2. Origen de las especies pioneras.

Prácticamente no existe información relacionada con el origen y evolución de las especies pioneras. En general, ésto es extensivo para especies con otra estrategia de historia de vida, y nos lleva al problema de explicar la riqueza de especies arbóreas en las selvas tropicales.

Considerando el papel que las especies pioneras juegan en los claros naturales y éstos en la dinámica de la comunidad, aunado al hecho de que existen numerosas especies pioneras de diversos taxa (Gómez-Pompa, 1971; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1981), se ha llegado a proponer que las perturbaciones naturales son el mecanismo que ha fomentado el aumento en riqueza de especies (Fox, 1977; Huston, 1979; Ricklefs, 1977; Strong, 1977; Connell, 1978; Leigh, 1982; Orians, 1982; Brandani et al., ms.).

También se ha considerado que en el proceso de especiación de las especies pioneras, ha influido el hombre a través de las perturbaciones de las comunidades selváticas (Whitmore, 1969; Gómez-Pompa, 1971) y que en tal proceso, debido a las características biológicas de las especies, han actuado procesos de evolución saltatoria o no gradual (van Steenis, 1969). Sin embargo,

es probable que la influencia del hombre, debido a que es muy reciente, no ha sido tan importante en la generación de la gran cantidad de géneros y especies de pioneras.

De cualquier forma, aunque parece todavía más aventurado atribuir más o menos importancia a uno u otro factor, la hipótesis de la perturbación (desequilibrio), aunque general, se perfila como una de las explicaciones más factibles.

Es necesario abordar este problema desde el punto de vista genético. Aunque de manera general muchos eventos de especiación pudieran ser explicados por los modelos clásicos (especiación geográfica, especiación por poliploidia, Mayr, 1963), la gran cantidad de especies dentro de un género (v.gr. Cecropia, Musanga, Macaranga, etc.; Whitmore, 1975), géneros dentro de una familia, y entre familias, hace suponer que una gran parte de los eventos de especiación han ocurrido de manera saltatoria (van Steenis, 1969) y probablemente muchos de ellos siendo no adaptativos (como la especiación simpátrica por heterogeneidad espacial, ver revisión de Hammond, 1981).

I.2.3. Biología de las semillas de las especies pioneras.

I.2.3.1. Producción de semillas y dispersión.

El síndrome general presentado por las especies pioneras es la producción frecuente, no continua, de numerosas semillas pequeñas (van Steenis, 1958; Whitmore, 1975; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1976; Vázquez-Yanes, 1980a). Datos de la producción de semillas a lo largo del año para Cecropia obtusifolia en Los Tuxtlas,

Ver., muestran la generalización expresada antes para las especies pioneras (Estrada et al., 1984). Otros ejemplos de estas especies son ilustrados por Cecropia obtusa y C. sciadophylla (Holthuijzen y Boerboom, 1982) y en varias especies del género Piper (Vázquez-Yanes, 1976).

También se ha observado una frutificación frecuente pero no continua en 20 especies de Macaranga en Malaya (Whitmore, 1983).

Entre las especies pioneras existen diversos síndromes de dispersión; uno de ellos es la dispersión por viento. En las especies que lo presentan, la reproducción y dispersión ocurren al final de la época de secas (Whitmore, 1983).

Un buen ejemplo para la selva de Los Tuxtlas, son las especies Heliocarpus donnell-smithii (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982) (parece ser que se trata de H. appendiculatus, C. Vázquez-Yanes, com. pers.) y Ochroma lagopus (García-Gutiérrez, 1976).

Entre las especies con dispersión por animales (endozoocora), las especies mejor estudiadas corresponden al género Cecropia.

Trejo (1976) presenta una lista de las aves que en su tracto digestivo tuvieron semillas de especies comunes en Los Tuxtlas. Ella examinó 167 aves de 37 especies distintas y encontró semillas de Cecropia obtusifolia en el tracto de 27 aves (19 especies) y 49 aves (24 especies) contuvieron semillas de Trema micrantha.

En la selva de Los Tuxtlas, Ver., se ha encontrado que al menos 46 especies de animales usan los frutos de Cecropia

obtusifolia como recurso alimenticio (Estrada et al., 1984).

Estas especies incluyen insectos, reptiles, aves y mamíferos; entre estos últimos se encuentran (como dispersores importantes) arborícolas como el "mono aullador", Alouatta palliata (Estrada, 1984) y voladores como los murciélagos (Orózcó-Segovia y Vázquez-Yanes, 1982; Vázquez-Yanes et al., 1975).

I.2.3.2. Banco de semillas en el suelo.

Los estudios del banco de semillas en el suelo de las selvas se ha realizado, principalmente, tomando muestras de suelo del bosque maduro y exponiéndolas a la luz posteriormente (Keay, 1960, citado por Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1981; Guevara y Gómez-Pompa, 1972; Liew, 1973; Ashton, 1978).

Los resultados indican que el banco de semillas es principalmente de especies pioneras y sólo muy pocas especies tolerantes (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1981; Whitmore, 1983).

La baja tasa de apertura de sitios potenciales para la colonización por especies pioneras (claros), y los datos arriba citados, hacen suponer que las semillas de estas especies deben de poseer latencia prolongada, así como una buena dispersión (Martínez-Ramos, en prensa).

En diversos estudios, se ha confirmado la presencia de semillas viables en el suelo de la selva no perturbada (Vázquez-Yanes, 1980a; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1981; Whitmore, 1983; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984), correspondiendo la mayoría de ellas a especies pioneras y emergentes.

Existen evidencias de especies tanto con latencia endógena como exógena. Entre las primeras se encuentra Trema guineensis (Vázquez-Yanes, 1977), y aunque puede ser inducida a germinar por un estímulo artificial como el ácido giberélico o bajas temperaturas, en condiciones naturales su latencia comienza a desaparecer a los diez meses. En Bellotia cambelli se ha observado latencia similar; teniendo las semillas 547 días de almacenadas y germinadas a 26°C, se observó el porcentaje (70%) más alto de germinación (Vázquez-Yanes, 1981).

La latencia exógena es, probablemente, el mecanismo más frecuente que mantiene a las semillas latentes en el suelo. Este tipo de latencia es impuesto por las condiciones de luz (tanto cantidad como calidad) y temperatura.

Los estudios de Vázquez-Yanes (1976) han sido de considerable importancia para conocer los mecanismos disparadores ("gatillos ambientales") de la germinación (Whitmore, 1983).

La perturbación del suelo y la remoción del dosel alteran los regímenes de luz, temperatura y humedad de las capas superficiales del suelo. A partir de los experimentos realizados, la luz parece ser el "gatillo" más importante disparador de la germinación, seguida de la temperatura (Whitmore, 1983).

Un ejemplo bien documentado de la latencia fotoblástica ha sido encontrada en Cecropia obtusifolia (Vázquez-Yanes, 1980b; Vázquez-Yanes y Smith, 1982). En esta especie ha podido determinarse que el fitocromo de la semilla actúa como un sensor am-

biental que detecta el cociente Rojo/Rojo Lejano de luz incidente; cuando el cociente se incrementa, por la perturbación del dosel, la germinación se dispara. Sin embargo, no sólo es necesario un cociente elevado de la radiación Rojo/Rojo Lejano, sino también se requieren largos períodos de exposición. Esto último es muy importante ya que permite a la semilla "diferenciar" entre un claro dosel, de un simple haz de luz en el sotobosque (Vázquez-Yanes y Smith, 1982).

Las fluctuaciones en la temperatura también es una de las causas que dispara la germinación de las semillas de las especies pioneras. Ejemplos de esto, son Ochroma lagopus y Heliocarpus donnell-smithii (Vázquez-Yanes, 1976; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982). Estas especies mantienen semillas latentes debido a la presencia de un testa impermeable, que puede hacerse permeable por efecto del calor producido en la superficie del suelo (Vázquez-Yanes, 1976; Vázquez-Yanes y Pérez-García, 1976).

A nivel de la comunidad Garwood (1983) ha estudiado la estacionalidad de la germinación en Barro Colorado, Panamá; ella ha encontrado varios patrones de germinación, en función con la interacción entre los períodos de frutificación, estacionalidad y patrón de dispersión de las especies. De las semillas germinadas de 185 especies, el 75% germinó durante los primeros tres meses de la estación de lluvias; este grupo incluye en su mayoría a especies que frutificaron en el final de la época de lluvias anterior y durante la época de secas.

Garwood (op.cit.) ha distinguido tres síndromes de germinación: (1) el 18% de todas las especies mostraron el síndrome de germinación retardada de lluvias. Las semillas de estas especies son dispersadas durante la época de lluvias, pero permanecen latentes hasta comienzos de las siguientes lluvias, 4-8 meses más tarde. La latencia es el primer mecanismo primario que controla la germinación. (2) En el síndrome intermedio de secas (42% de todas las especies), las semillas fueron dispersadas durante la estación seca y permanecieron latentes hasta el comienzo de la estación de lluvias. Tanto en este síndrome como en el anterior, la longitud del período de latencia decrece, conforme decrece el intervalo entre la dispersión de las semillas y el inicio de las lluvias. (3) En el tercer síndrome, germinación rápida de lluvias (40% de todas las especies), las semillas son dispersadas durante la estación de lluvias y germinan durante, no en el principio, de la misma estación. Aquí la latencia ha sido reemplazada por el tiempo de dispersión, como mecanismo que controla el tiempo de germinación.

A pesar de todas las evidencias, es necesario obtener detalles acerca de la lluvia de semillas, banco de semillas, relaciones entre la latencia exógena y el ambiente del micrositio, longevidad de las semillas en el suelo, y evaluar la importancia de cada componente en la regeneración en los claros (Whitmore, 1983; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984).

1.2.4. Establecimiento y crecimiento de las especies pioneras.

Las semillas de las especies pioneras producen plántulas de germinación epógea y cotiledones que son fotosintéticamente activos.

(Ng, 1978). Durante este estadio, para un gran número de especies de distintas historias de vida y en varias comunidades, el riesgo de muerte es muy elevado (Harper, 1977; Cook, 1979). Hartshorn (1978) ha sugerido que los primeros colonizadores de un claro tienen mayor probabilidad de sobrevivir y crecer mejor que los últimos; de igual manera, Brokaw (en prensa) ha encontrado que las primeras cohortes tanto de especies tolerantes como pioneras, crecen significativamente más rápido que aquellas últimas.

Las principales causas de mortandad consideradas para las especies pioneras son la competencia entre individuos (tanto por recursos en el suelo, como por alcanzar una posición no supresa) (Martínez-Ramos, en prensa), la herbivoría (Hartshorn, 1978; Coley, 1983a; Núñez-Parfán y Dirzo, en prensa), y los traumas físicos (ver Cap. V). Sin embargo, la importancia de cada una de ellas y de otras fuentes de mortandad se desconoce.

Diversos autores han notado las elevadas tasas de crecimiento de las especies pioneras en comparación con los árboles tolerantes (Richards, 1952; Budowski, 1963; Hallé et al., 1978; Brokaw, en prensa). Este crecimiento rápido se debe principalmente a una inversión energética dirigida a la formación de tejido nuevo para incrementar la superficie fotosintética de la planta. Este proceso ha sido descrito detalladamente para Trema guineensis (Coombe, 1960) y Musanga cecropioides (Coombe y Hadfield, 1962). Ellos encontraron que el rápido crecimiento de estas especies ($15 \text{ g m}^2/\text{semana}$ para Trema) se debe a un desarrollo constante de nueva su-

perficie foliar (ver Cap. V) y no a un incremento en el peso seco como ocurre en las especie tolerantes.

En general, los pioneros pueden crecer de 1-4 m/año en altura y de 2-3 cm/año en diámetro (UNESCO, 1978, citado por Pickett, 1983).

Ashton (1978) ha observado que del 41% de las especies que crecen en claros grandes en Malasia, lo hacen continuamente, mientras que las especies tolerantes o de claros pequeños tienden a crecer intermitentemente.

Estas contrastantes tasas de crecimiento, están aparentemente correlacionadas con las tasas fotosintéticas de las especies (Bazzaz, 1979; Bazzaz y Pickett, 1980; Wallace y Dunn, 1980). De acuerdo con Lugo (1970), la saturación fotosintética y los puntos de compensación de ciertos árboles pioneros, les permiten altos valores fotosintéticos bajo una intensa luz solar directa. Aparentemente, su aparato fotosintético no está adaptado para bajas intensidades lumínicas y luz difusa. Sin embargo, esto no es regla para todas las especies pioneras ya que Fetcher (en prensa) ha encontrado que Heliocarpus appendiculatus puede sobrevivir y crecer aún en sombra, pero lo hace mejor en sombra parcial y luz total; es decir, muestra cierta "plasticidad" al ambiente lumínico.

El crecimiento rápido de las especies pioneras, es debido también a su peculiar arquitectura y forma en que utiliza los fotosintetatos en su estructura. Su inversión energética en tejido leñoso es comparativamente pequeña. En consecuencia, estos

tejidos son ligeros y ricos en celulosa, pero pobres en lignina.

La madera es frágil y susceptible al ataque por hongos y parásitos, cuando el crecimiento del árbol es impedido por competencia por luz o cuando se acerca a la senectud (Vázquez-Yanes, 1980a; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1981).

Las especies de claros grandes poseen hojas megáfilas, mientras que las especies de claros pequeños y las tolerantes, poseen hojas meso y micrófilas (Whitmore, 1975).

Las copas de los árboles pioneros están ramificadas de manera esparcida (Coombe, 1960; Coombe y Hadfield, 1962; Ashton, 1978; las hojas pueden estar arregladas en forma monoestratificada, como parasol (modelo de Rauh en la clasificación de Hallé et al., 1978). Ashton (1978) caracteriza a las especies de claros pequeños como plagiótropos (permitiendo una ramificación orientada horizontalmente), característica que favorece su rápido desarrollo estructural y amplitud competitiva lateral.

No es raro encontrar datos sorprendentes acerca de las tasas de crecimiento (en altura) de las especies pioneras. Por ejemplo Schulz (1960) cita que Cecropia sp. puede alcanzar 10 m en dos años; para varias especies pioneras como Cecropia obtusifolia, Heliocarpus appendiculatus, Carica papaya, Myriocarpa longipes, Piper spp. en Los Tuxtlas, la tasa de crecimiento anual varía de 0.8-4.8 m (Martínez-Ramos y Nuñez-Farfán, datos no publicados). Un estudio más completo (Brokaw, en prensa), muestra un ejemplo de la elevada tasa de crecimiento de los pioneros, por ejemplo,

un individuo de Trema micrantha alcanzó 13.5 m de altura en dos años, y uno de Cecropia insignis 5 m.

No obstante todos los datos anteriores, debe considerarse todas las posibles fuentes de variación que afecten el crecimiento de los individuos, por ejemplo la cantidad de luz que reciben en una determinada zona del claro; esta variación entre individuos puede llevar a que una determinada estructura poblacional (basada en la altura o el diámetro de los individuos) de una cohorte, sea interpretada como de edad, o bien, de diferentes tiempos de colonización (ver Cap. V).

1.2.5. Reproducción de las especies pioneras.

Pocos datos cuantitativos existen acerca de la edad a la primera reproducción en los pioneros, y menos del número de semillas que ellos producen. A pesar de ello, desde hace mucho tiempo van Steenis (1958) y Budowski (1963, 1965) habían notado ya que los pioneros producen un gran número de semillas.

Vázquez-Yanes (1980a) menciona que en zonas aclareadas, individuos de Trema micrantha comienzan a producir frutos entre el segundo y tercer año; en claros naturales en Los Tuxtlas, en el mismo tiempo (2-3 años), Carica papaya y Piper hispidum pueden producir frutos (obs. pers.).

Martínez-Ramos (en prensa) cita como ejemplo que Cecropia obtusifolia y Heliocarpus appendiculatus en Los Tuxtlas, se reproducen por primera vez a los dos o cinco años; no obstante, esta afirmación no es del todo correcta, ya que al parecer, la

reproducción guarda una relación con el status de la planta en la estructura, es decir, depende de su altura, diámetro y cobertura del individuo, y en estos parámetros existe una gran variación entre individuos.

Estrada et al. (1984) reportan que aproximadamente en cada evento reproductivo de un individuo femenino de Cecropia obtusifolia, se producen 900,141 semillas, aunque existe gran variación; los eventos reproductivos pueden ser mensuales. Para Heliocarpus appendiculatus se ha calculado un número de semillas aproximado por árbol de cerca del millar (Martínez-Ramos y Núñez-Farfán, datos no publicados); esta especie se reproduce anualmente.

El modelo general de regeneración requiere, para su complementación, de un conocimiento completo, no sólo de los procesos de recuperación de la estructura, sino también del potencial regenerativo a partir de semillas (Whitmore, 1983).

Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1974, 1981) han propuesto un modelo descriptivo de regeneración de las selvas en el que se incluye: tiempo sucesional que ocupa una especie, crecimiento (velocidad), reproducción y extinción de la población en un sitio de la comunidad. En este esquema es evidente que existe un gradiente entre las especies, en todos los aspectos de su biología. De hecho, esta basado en observación del comportamiento de varias especies durante la sucesión, sin embargo, es necesario conocer con precisión los aspectos reproductivos de las especies: polinización, proporción de especies dioicas y monoicas, producción de semillas,

dispersión, etc.

El estudio de las especies pioneras de las selvas promete arrojar resultados siempre interesantes; son en realidad, un 'objeto' de estudio fascinante.

I.3. Estudios de la Interacción Planta-Animal: Herbivoría.

La herbivoría o herbivorismo es el consumo de tejidos vegetales vivos (p.ej. hojas, flores, frutos, tallos, corteza, raíces, madera, etc.) por animales (Crawley, 1983).

Los animales herbívoros incluyen miembros de numerosos taxa, desde invertebrados hasta animales superiores. A su vez, las plantas que sirven de alimento a estos animales van desde algas hasta angiospermas.

Dentro de las interacciones entre especies, la interacción planta-herbívoro ha sido enmarcado dentro de la depredación, pero Harper (1977) menciona que en esta última el depredador mata a su presa, mientras que en el herbivorismo la planta continúa viviendo; cabe mencionar que, efectivamente, cuando un herbívoro consume toda una plántula o semilla, la interacción es idéntica a la depredación. Una mejor analogía, mencionada por Harper (op.cit.), es que el herbivorismo se asemeja a la depredación que hacen algunos animales sobre los corales e hidroides coloniales; matan individuos pero no a la colonia.

En suma, la relación de los herbívoros con las plantas de depredadores (cuando matan a la planta) o de parásitos reduciendo

la energía del individuo (Harper, op.cit.). Algunos autores consideran también, en otro contexto, que los herbívoros pueden maximizar la adecuación (fitness) de las plantas (Owen y Wiegert, 1976).

Desde el punto de vista de cuál es el impacto de los herbívoros en las plantas y viceversa, parece ser que en general existe una asimetría en la interacción (Crawley, 1983). Las plantas tienen un mayor impacto en la dinámica de los herbívoros (a través de factores como la abundancia, calidad del recurso y distribución espacial), que éstos en la dinámica de las plantas.

El herbivorismo es una de las más antiguas interacciones ecológicas (McNaughton, 1983). Existen evidencias desde el Carbonífero (Taylor y Scott, 1983) e incluso desde el Precámbrico (Awramik, 1971, citado por McNaughton, 1983); el estudio de las interacciones en el pasado tiene la importancia de ayudar a comprender las interacciones en el presente (Taylor y Scott, 1983), por ejemplo, podría ser posible dar una explicación a las características defensivas (p.ej. físicas) de las plantas contra sus depredadores.

Muchas de las interacciones que existen entre plantas y animales, entre ellas el herbivorismo, en diversos ecosistemas son el resultado de una coevolución entre los interactuantes (Gillet, 1962; Ehrlich y Raven, 1964; Thompson, 1982; Taylor y Scott, 1983). Así, basado en las características físicas y químicas de las plantas y el uso que los distintos grupos de insectos hacen de ellas (p.ej. alimento, refugio, transporte, etc.), Southwood (1973)

plantea que, como grupos, plantas e insectos deben ser vistos como dos sistemas bioquímicos que han coevolucionado; las interacciones que han sostenido, llenan el espectro desde la depredación hasta el mutualismo.

Reuniendo la evidencia disponible, Zwolfer (1978, citado por Prokopy y Owens, 1983) ha trazado el origen evolutivo de los principales grupos de insectos herbívoros modernos. La evidencia sugiere que los Orthoptera surgieron en el Carbonífero; Hemiptera, Coleoptera e Hymenoptera en el Pérmico; Diptera en el Triásico; y Lepidoptera en el Cretácico. Por otra parte, la evidencia paleobotánica (Doyle, 1978) propone que el origen de los principales grupos modernos de plantas vasculares terrestres puede ser el siguiente: en el Devónico surgen los helechos, dominan en el Carbónífero y Pérmico y continúan siendo abundantes hoy; las coníferas surgen en el Carbonífero, fueron abundantes en el Jurásico y comienzan a declinar en el Cretácico; las angiospermas surgen en el Cretácico Temprano y se vuelven dominantes en el Cretácico Tardío; hoy continúan siendo dominantes.

Los primeros miembros de los grupos de insectos mencionados, probablemente fueron saprófagos o se alimentaban de esporas o polen (Zwolfer, 1978, citado por Prokopy y Owens, 1983). Tales hábitos alimenticios, se propone, confirieron un grado de preadaptación al herbivorismo en los miembros surgidos recientemente,

El mismo autor propone que el surgimiento de un taxón de plantas ha sido, más o menos, seguido del surgimiento de un taxón de in-

sectos que explota al primero ("tracking" filogenético de un taxón por otro). Además sugiere que en aquellas familias de insectos que se conoce su origen y que tienen una larga asociación en el tiempo con una familia particular de plantas, continúan manteniendo la asociación y frecuentemente siendo incapaces de explotar taxa vegetales de origen reciente.

Esta aparente asociación en tiempo evolutivo entre el surgimiento de un taxón de insectos fitófagos y sus plantas huésped, puede considerarse como una relación coevolutiva, en la cual, están ocurriendo eventos de especiación (p.ej. simpátrica) al mismo tiempo que ambos taxa mantienen la relación filogenéticamente (ver Ehrlich y Raven, 1964; Bush, 1975).

Las plantas han estado sujetas, en tiempo evolutivo, a una intensa y recurrente selección para reducir el impacto de los herbívoros sobre ellas y sobreponerse al ataque de éstos cuando las barreras han sido rotas. A la inversa, en los herbívoros la selección natural ha actuado para penetrar las defensas de las plantas; es aquí posiblemente donde se han originado las preferencias alimenticias de los herbívoros: aquellos que tienen la capacidad de consumir una planta sin ser afectados, probablemente la selección es para favorecer la monofagia, pero en aquellos herbívoros que no pueden vencer las defensas de las plantas y se "salen" de la interacción, probablemente la selección favorece entonces la polifagia. A pesar de las características observables en distintos grupos de herbívoros, no todas ellas deben ser interpretadas como adaptacio-

nes (sensu Gould, Lewontin, 1977) a un tipo de estrategia alimenticia. Pero en la ocurrencia de estos eventos puede residir la coevolución, entendida como el cambio evolutivo recíproco de las especies interactuantes ("pools" génicos que no se mezclan) (Futuyma, 1979; Janzen, 1980; Thompson, 1982; Dirzo, 1983).

Los estudios ecológicos actuales de las interacciones pueden ilustrar las presiones evolutivas que los interactuantes se ejercen recíprocamente. Darwin (en El Origen, Cap. III) había notado ya como, en el caso de los herbívoros, esta presión puede tener resultados ulteriores en la adecuación (fitness) de las plantas; este pasaje de El Origen ha sido enfatizado por Harper (1967, pp. 247) y por Dirzo (1984b, pp. 141), porque muestra claramente que los herbívoros pueden tener un impacto demográfico en las poblaciones vegetales naturales.

Los estudios planta-herbívoro en distintos ecosistemas, han arrojado mucha información que ha tratado de estructurarse en generalizaciones que conforman la teoría de la interacción (p.ej. ver Crawley, 1983).

Algunos trabajos han sido enfocados a nivel de la comunidad de plantas, mientras que otros a nivel poblacional. Siguiendo este esquema, citaremos a continuación algunos de estos trabajos.

I.3.1. Impacto de los herbívoros en las poblaciones de plantas.

La dinámica poblacional de una especie en un determinado hábitat está influenciada por diversos factores, físicos o bióticos,

que pueden actuar de manera independiente o conjunta.

Dependiendo del organismo que se trate, algunos de éstos pueden ser determinantes en la regulación de la población. Una de las controversias más persistentes (Crawley, 1983) en ecología de poblaciones es la referente a la hipótesis de la "limitación del alimento". Los proponentes (p.ej. Chew, 1974; Mattson y Addy, 1975) consideran que los animales herbívoros regulan la abundancia de plantas o que, aún, controlan la función de todo el ecosistema, por lo tanto, las poblaciones de animales herbívoros están limitados por la escasez del recurso (alimento). Por otra parte, existen quienes creen que los herbívoros son regulados principalmente por sus enemigos naturales (depredadores) (Hairston et al., 1960; Price et al., 1980) o por factores climáticos también (regulación independiente de la densidad) (Andrewartha y Birch, 1954).

Hairston et al. (1960) proponen la siguiente secuencia lógica: los casos en los cuales se ha observado un deterioro de las poblaciones de plantas provocado por los herbívoros o fenómenos meteorológicos son escasos, por lo tanto, las plantas deben ser reguladas por recursos limitados (sitios para germinar, luz, agua, nutrientes, etc.). Ya que las plantas no son reguladas por los herbívoros, tampoco éstos son regulados por la limitación del alimento. Luego entonces, si los herbívoros tienen que ser regulados por algo, los enemigos naturales (sus depredadores) pueden ser el factor regulador. No obstante, hay dos argumentos que escapan del argumento último: (i) que no todo el mundo es verde; la regulación de las poblaciones de herbívoros puede ocurrir en el período de esca-

sez del recurso (en invierno por ejemplo) y (ii) que no todo lo verde es alimento, ya que existen grandes diferencias en calidad nutritiva entre tejidos de una planta, en distintas edades y especies. Estas ideas han sido esbozadas por Janzen (1968) en su artículo "Las plantas huésped como islas en tiempo evolutivo y contemporáneo" (ver también Opler, 1974).

La regulación de la abundancia no necesariamente debe ser recíproca entre el herbívoro y la planta, ya que es totalmente factible que una planta no sea regulada por el herbívoro, así como que éste no sea regulado por el alimento. Por ejemplo, una planta puede estar regulada por el número de micrositios propicios para el establecimiento (Harper, 1977), mientras que el herbívoro puede ser regulado por la calidad del alimento (tejido) y no por la abundancia de la planta (Crawley, 1983).

La veracidad de la hipótesis de la limitación del alimento, puede estar determinada por el tipo de animal y planta que uno estudia.

El ciclo de vida de una planta comprende diferentes etapas de desarrollo, desde semilla hasta individuo reproductivo; cada una de las etapas puede ser afectada por factores que determinen si el individuo pasa a la etapa siguiente, permanece en la misma, o muere (ver Harper, 1977).

Considerando a los herbívoros como un factor, la evaluación de su impacto es todavía incompleto, sin embargo, las evidencias indican que su efecto es más importante en las primeras etapas,

es decir, en semillas, plántulas y juveniles (Harper, 1977; Cook, 1979). Algunas evidencias muestran que los herbívoros afectan la adecuación (o un parámetro de ésta) de las plantas (Dirzo, 1984b).

Experimentos en varias especies vegetales han mostrado que los parámetros de la adecuación (crecimiento, sobrevivencia y reproducción), decrecen conforme se incrementa la magnitud del daño (Kulman, 1971; Rockwood, 1973; Lee y Bazzaz, 1980; Becker, 1983; Dirzo, 1984a y b; Núñez-Farfán y Dirzo, 1984).

Sin duda la mayor parte de las evidencias del impacto de los herbívoros en una etapa del ciclo de vida de las plantas, o sobre la adecuación de los individuos, proviene de trabajos experimentales (Harper, 1969; Rockwood, 1973; Waloff y Richards, 1977; Mendoza, 1981; Lowman, 1982; Becker, 1983; Louda, 1983; McBrien et al., 1983; Dirzo, 1984b y en prensa).

Mediante el daño artificial hecho a semillas, ha podido simularse el papel de los herbívoros en esta etapa; a medida que la proporción de daño se incrementa, aumenta la reducción en la adecuación de los individuos (Janzen, 1976), así como su habilidad competitiva (ver Dirzo, 1984b).

También se ha observado en un experimento de exclusión de herbívoros en la especie Sarothamus scoparius, que en el grupo sin excluir, ha habido una reducción drástica (aprox. el 75%) en la producción de semillas (Waloff y Richards, 1977). Por otra parte, Louda (1983) ha demostrado que si se impide el ataque de los herbívoros en Haplopappus venetus, hay un incremento significativo en

el número de reclutamientos; en este último caso, el efecto de los herbívoros sobre la dinámica de la población de plantas se debe a su interacción con la etapa de semillas.

Una de las conclusiones de la revisión de Cook (1979) es que las tasas de mortandad en plantas juveniles es muy alta y, al mismo tiempo, que entre las principales causas de muerte de este estadio se encuentran los herbívoros, los patógenos (muchas veces transmitidos por herbívoros) y el stress a la sequía (ver también Harper, 1977).

En los sistemas tropicales, se ha demostrado que un incremento en la defoliación artificial sobre plántulas (de dos especies del género Shorea) reduce su probabilidad de sobrevivencia (Becker, 1983). Resultados similares han sido encontrados en una especie pionera (Heliocarpus appendiculatus) de la selva de Los Tuxtlas, Ver. (Núñez-Farfán y Dirzo, 1984); en individuos bajo un tratamiento de defoliación de 75% en cada hoja, se observó una mortandad mayor y una disminución en la tasa de crecimiento y, al mismo tiempo, en módulos (hojas) con una intensidad de defoliación similar, se observó una disminución en la esperanza de vida.

Los resultados de Lowman (1982) en las selvas Australianas, son también ilustrativos del efecto que los herbívoros pueden tener en el crecimiento (en Ceratopetalum apetalum) en el estadio de plántula.

También, en selvas tropicales, se ha demostrado la influencia que los herbívoros pueden tener en la sobrevivencia de los estadios

juveniles de especies tolerantes (Dirzo, 1982); Hartshorn (1978) ha sugerido que los herbívoros pueden afectar el establecimiento de las especies pioneras en los claros, y Coley (1983a) ha encontrado evidencias, aunque no explícitamente demostrado, de esto ocurre así en Cecropia insignis.

En plantas adultas, los herbívoros también pueden afectar la adecuación darwiniana relativa de los individuos; por ejemplo Rockwood (1973) ha demostrado experimentalmente en seis especies arbóreas en Costa Rica, que la defoliación total hace que los individuos no produzcan semillas o bien, el número sea reducido. Resultados similares se han obtenido en Astrocaryum mexicanum en Los Tuxtlas (Mendoza, 1981). Ella encontró que la defoliación total de las palmas ocasiona que no produzcan frutos aún cuando los individuos hayan producido inflorescencias. Los efectos de la defoliación en esta especie son más aparentes en el segundo año.

En plantas de Abutilon theophrasti se ha encontrado que las plantas crecidas en alta densidad y con un 75% de defoliación, hubo una reducción en la producción de semillas (de casi un 50%) en comparación con plantas crecidas en baja densidad y con una defoliación igual (Lee y Bazzaz, 1979). En este caso, es difícil evaluar qué parte del efecto es atribuible a la interferencia entre individuos (sensu Harper) y qué a la herbivoría.

En resumen, el impacto de los herbívoros en los distintos estadios de las plantas puede tener un efecto en la tasa de crecimiento de la población.

I.3.2. Teoría general de la defensa de las plantas contra los herbívoros.

A partir del trabajo de Ehrlich y Raven (1964) se ha establecido que la interacción planta-herbívoro puede ser considerada en algunos casos como un sistema coevolutivo (ver también Smith, 1970) en el cual, como había sido mencionado antes, ambos interactuantes ejercen presiones recíprocas: por una parte, las plantas son seleccionadas para evitar el daño por los herbívoros por medio de defensas físicas y químicas, y por otra, los herbívoros tratan de salvar estas barreras y tener libre acceso al material alimenticio.

Entre las características de defensa de las plantas, Southwood (1973) cita entre las de tipo físico, por ejemplo, a las cutículas gruesas (textura), pelos glandulares, espinas, etc.; en pastos, se supone que la incorporación de gránulos de sílice en la epidermis evita la depredación libre por los animales que apacentan (Stebbins, 1981), y las defensas de tipo químico son los llamados compuestos secundarios o aleloquímicos (Whittaker y Feeny, 1971), entre los que se encuentran los alcaloides, taninos, flavonoides, glucosidos, aceites esenciales, saponinas y ácidos orgánicos.

Por definición los compuestos secundarios de las plantas no están directamente involucrados en el metabolismo primario de la planta (para una discusión ver Siegler y Price, 1976; Jones, 1979). La mayoría de ellos no contribuye a la producción de energía, ni a la integridad estructural; son muy diversos y con una amplia

variedad de estructuras moleculares, pero todos ellos se derivan, principalmente, del metabolismo del acetato o del de los aminoácidos (McNaughton, 1983).

La función de los compuestos secundarios como mediadores de la depredación de animales sobre plantas ha recibido mucha atención recientemente (v.gr. Rosenthal y Janzen, 1979). Un resumen de los casos en los cuales se ha encontrado efectos de los compuestos secundarios sobre los herbívoros, puede encontrarse en el trabajo de Oyama (1984; ver Tabla 1.1 en ese trabajo).

En otro contexto, se ha mencionado que los enemigos naturales de los herbívoros deben ser considerados como mutualistas con las plantas (Price et al., 1980) y también como parte de su defensa.

Feeny (1976) y Rhoades y Cates (1976) proponen, de manera independiente pero simultáneamente, la teoría de la defensa química de las plantas contra sus herbívoros. La teoría de Feeny (1976) se originó de sus estudios empíricos de una gama de plantas e insectos fitófagos; mientras que Rhoades y Cates (1976) desarrollaron su teoría a partir de probar hipótesis de Orians (v.gr. Cates y Orians, 1975), en el sentido de que las plantas de los primeros estadios sucesionales, debido a que escapan en espacio y tiempo, pueden ser no tóxicas, comparadas con las plantas de los estadios sucesionales tardíos, que no escapan en espacio y tiempo a los herbívoros (Gilbert, 1977). De esta forma, Feeny (op.cit.) llegó a su teoría por inducción, mientras que Rhoades y Cates (op.cit.) por deducción (Rhoades, 1977).

Básicamente lo que proponen es que las plantas de los primeros estadios sucesionales al ser de vida relativamente corta, son 'impredecibles' (Rhoades y Cates op.cit.) o 'no-aparentes' (Feeny, op.cit.) a los herbívoros. También, debido a que las especies que inician la sucesión tienen elevadas tasas de crecimiento, es de esperarse que asignen muy poco de su presupuesto energético a la producción de compuestos secundarios, por lo que sus defensas deberán ser de bajo costo energético, eficientes contra herbívoros generalistas (polífagos), y actuar en forma independiente de la dosis. Tales defensas se denominan 'cuantitativas' (Feeny, op.cit.) o 'tóxicas' (Rhoades y Cates, op.cit.) entre las que se encuentran los alcaloides y los glucosinolatos.

En el otro extremo, están las especies vegetales de los estados avanzados de la sucesión, las cuales siendo de larga vida, constituyen un recurso 'predecible' (Rhoades y Cates op.cit.) o 'aparente' (Feeny, op.cit.) a los herbívoros. En consecuencia, estas especies no pueden escapar de sus herbívoros en espacio y tiempo, por lo que la estrategia sería reducir la disponibilidad de la biomasa (en calidad) a los fitófagos. Para estas plantas sería favorable asignar una proporción de sus recursos a la producción de defensas eficientes, de gran peso molecular y costo energético. Tales defensas actuarían en forma dependiente de la dosis y se denominan 'reductoras de la digestibilidad' (Rhoades y Cates, op.cit.) o defensas 'cuantitativas' (Feeny, op.cit.). Este tipo de defensas incluye a los taninos (Feeny, 1970), resinas proteolí-

ticas inhibitoras, entre otras.

Estudios experimentales (p.ej. Cates y Orians, 1975; Dirzo, 1980) han demostrado que las plantas de un estado sucesional tardío en comunidades de clima templado tienen un grado de aceptabilidad menor para un herbívoro generalista, que las especies de los primeros estadios sucesionales.

Las comunidades de herbívoros están en relación con la historia de vida y predecibilidad de la especie de planta: por ejemplo, Cates (1981) encontró que existe un alto nivel de polifagia sobre plantas anuales y herbáceas perennes, lo que sugiere que la estrategia alimenticia de los insectos herbívoros está influenciada por la impredecibilidad de las plantas huésped en espacio y tiempo (Lawton y McNeill, 1979), que a su vez, son controladas por la variabilidad del ambiente. Los insectos herbívoros monófagos prefieren a la especie rara (en términos de abundancia) de todas las especies de plantas. Si los factores abióticos no tienen un fuerte control sobre las plantas en la época de crecimiento, y éstas son además de larga vida, la selección natural puede favorecer un grado alto de especialización (Cates, 1981).

Reader y Southwood (1981) en un estudio de aceptabilidad de plantas de tres comunidades de diferente edad sucesional (sucesión temprana, media y tardía) a herbívoros generalistas (cuatro especies de insectos y una de molusco), encontraron que sus resultados apoyan a la teoría de la apariencia de Feeny (1976), pero que existe una variación considerable en cuanto a la aceptabilidad

dentro de una comunidad y entre herbívoros. En una selva tropical se han estudiado la aceptabilidad relativa de plantas a un insecto herbívoro generalista (Melanonotus globosus: Orthoptera), y se ha encontrado que, agrupando a las especies de plantas según la etapa sucesional a la que pertenecen, la aceptabilidad decrece, conforme se incrementa la edad sucesional (Jiménez y Dirzo, 1984). Resultados similares a los encontrados en este trabajo han sido también reportados por Hartshorn (1978).

No obstante que los trabajos como los anteriores han sido útiles y reveladores de los patrones generales de aceptabilidad de las plantas a los herbívoros generalistas, presentan algunas limitaciones que han sido discutidas por Maiorana (1978) y Dirzo (1980). Crawley (1983) considera que la hipótesis de que plantas de distintos estadios sucesionales son diferencialmente aceptadas por los herbívoros generalistas es difícil de falsificar, ya que un herbívoro generalista es, de hecho, característico de un estadio sucesional particular de la comunidad; por lo tanto, los experimentos que intenten confirmar que los herbívoros de la sucesión temprana prefieren a las plantas del mismo estadio sucesional parecen obvios. Además, los propios herbívoros generalistas muestran cierto margen de especialismo (Cates, 1981).

Por otra parte, también se ha mencionado que aunque el concepto de 'apariencia' de la planta ha estimulado mucho el debate y la investigación productiva, poco ha contribuido al entendimiento de la dinámica planta-herbívoro debido, principalmente,

a que la apariencia no es posible medirla (Crawley, 1983).

Uno de los pocos trabajos en los que se ha intentado evaluar la presión por herbívoros en relación con el estado sucesional e historia de vida de las plantas en condiciones naturales, ha sido realizado por Coley (1980). Ella ha encontrado que en claros sucesionales de la selva de Barro Colorado, Panamá, existen diferentes tasas de herbivoría para especies de distinta edad sucesional. Las tasas de herbivoría para hojas maduras de especies de rápido crecimiento, pioneras, fueron un orden de magnitud más altas que las obtenidas para especies de lento crecimiento, tolerantes a la sombra.

I.3.3. Impacto de los herbívoros en la comunidad.

A nivel de toda una comunidad, el papel de los herbívoros no ha sido completamente evaluado. Aunque existe una gran cantidad de información sobre aspectos muy diversos, se han sugerido ya algunas de las implicaciones de la influencia de los herbívoros a este nivel.

Se ha considerado que los efectos de los herbívoros pueden influenciar la diversidad, la estructura y la sucesión en la comunidad, e indirectamente la estructura del hábitat y del suelo, y el ciclaje de nutrientes (Crawley, 1983). No obstante, hay quienes consideran que el ciclaje de nutrientes en el ecosistema son el resultado neto del impacto de los herbívoros (Chew, 1974; Mattson y Addy, 1975; Kitchell et al., 1979; Schowalter, 1981).

I.3.3.1. Impacto de los herbívoros en la estructura y diversidad.

Uno de los primeros trabajos que pone de manifiesto la influencia de los herbívoros tanto en la estructura como en la diversidad de una comunidad es el de Tansley y Adamson (1925). En un experimento llevado a cabo en un pastizal calcáreo en Gran Bretaña, ellos excluyeron, de los conejos, algunos cuadrantes de terreno y siguieron los cambios posteriores en la vegetación. Los resultados indicaron que en los sitios excluidos, hubo una disminución de la riqueza de especies, quedando el área dominada por unas cuantas especies de pastos, mientras que la flora de dicotiledóneas declinó rápidamente.

En la revisión de Harper (1969) cita trabajos en los cuales en sistemas de pastizales (p.ej. Jones, 1933; Milton, 1940; 1947; ambos citados por Harper, 1969) con valor agropecuario, la dominancia por una especie de planta y la diversidad del sistema puede depender de cuales plantas prefiere el ganado (ovejas). Por ejemplo, cuando la especie dominante es la preferida por los herbívoros, el sobrepastoreo dirige a un aumento en la riqueza de especies. En contraste, cuando las especies dominantes son inaceptables para los herbívoros, el sobrepastoreo acentúa la dominancia de unas cuantas especies y el decaimiento de la diversidad. De lo anterior, (Harper (1969) concluye que una generalización del impacto de los herbívoros en la comunidad no puede hacerse ya que hay que considerar, por ejemplo, el tipo de herbívoro y las preferencias específicas de ellos.

Resultados similares respecto al impacto de los herbívoros en la comunidad y con relación a las preferencias de los mismos, han sido encontrados por Lubchenco (1978), en un sistema marino de litoral (zona de intermareas).

En el desierto Sonorense (sur de Arizona, E.E.U.U.) fue llevado a cabo un estudio de dos años (Waser y Price, 1981) en un sistema de plantas anuales con germinación en invierno, y reveló que existe un decremento en la diversidad de especies de plantas, en función de un incremento en el pastoreo reciente por ganado (vacuno). Los autores discuten que sus resultados no concuerdan con el hecho de que en algunos sistemas marinos y terrestres (Connell, 1970; Lubchenco, 1978), los herbívoros fomentan la diversidad de especies y considerando los modelos teóricos de equilibrio y desequilibrio de las comunidades, concluyen que las condiciones generales de éstos (los modelos) no se aplican al sistema estudiado por ellos.

Con base en otros estudios, se ha concluido que la selección de las especies vegetales por los herbívoros (como el caso del ganado), puede dirigir inevitablemente, por lo menos a corto plazo, a una reducción de la diversidad vegetal.

En las selvas tropicales caracterizadas por una elevada riqueza de especies de plantas, en particular arbóreas, se ha tratado de explorar el papel de los insectos herbívoros en la generación de tal diversidad. Esta influencia según se propone, no está dada por los efectos de los herbívoros en los individuos adultos sino a través del consumo del follaje de las plántulas (Connell, 1975),

y por depredación de semillas (Janzen, 1970) en las cercanías o debajo del árbol padre (donde los herbívoros especialistas están agregados); los herbívoros en estos sitios pueden impedir que las plantas se establezcan.

La hipótesis de Janzen (1970) dice que los herbívoros son importantes en la manutención de la alta diversidad de las selvas porque incrementan la distancia entre individuos coespecíficos, y previenen la dominancia de una o varias especies. Este modelo ha sido ensayado empírica y analíticamente por Hubbell (1980) y se ha encontrado deficiente. En primer lugar, en muchas selvas los árboles de una especie se encuentran en forma agregada y el reclutamiento ocurre debajo del árbol padre, a pesar de la depredación por insectos herbívoros. En segundo, la alta variabilidad en la producción de semillas de un individuo a otro hace que el pico de reclutamiento óptimo (distancia) varíe mucho y así, cualquier regularidad en el espaciamiento de los individuos adultos es indetectable; finalmente, si se le asigna valores reales a los ejes de sobrevivencia y lluvia de semillas en el modelo de Janzen (1970), Hubbell (1980) sugiere que el pico de reclutamiento siempre será debajo del árbol padre, que a cierta distancia de éste. Sólo si la presión por herbívoros fuera tan intensa como para que la sobrevivencia debajo del árbol padre fuera cero, el modelo de Janzen (op.cit.) sería factible. Los grupos de individuos juveniles alrededor del árbol padre, sobretodo si son coetáneos, son el resultado probable de una saciación del depredador (Hubbell, op. cit.).

I.3.3.2. Impacto de los herbívoros en la sucesión.

De los pocos trabajos existentes sobre el impacto de los herbívoros en la sucesión, sólo muy pocas generalizaciones pueden obtenerse. Uno de los problemas es que muy pocos trabajos han sido diseñados con este fin, por lo que muchas de las evidencias son indirectas.

Al igual que como se ha visto que el impacto de los herbívoros en la diversidad depende mucho del tipo de comunidad y de herbívoros, el efecto en la sucesión parece estar afectado por las mismas variables. Considerando esto, las generalizaciones deben ser construidas especificando bajo qué condiciones (comunidad y herbívoros) pueden cumplirse.

Schowalter (1981) ha propuesto que tanto la sucesión en la comunidad como el reciclaje de nutrimentos, son los resultados netos de las interacciones entre plantas e insectos herbívoros operando en un régimen cambiante de luz-nutrimentos; él hipotetiza que plantas que no están en stress soportan poblaciones pequeñas de herbívoros que estimulan, a corto plazo, el reciclaje de nutrimentos, mientras que plantas en stress favorecen el incremento de las poblaciones de herbívoros que aceleran el reemplazamiento de especies y de plantas (individuos). En otras palabras, los insectos herbívoros aceleran durante la sucesión las series de transición de una comunidad vegetal de poca biomasa y altos requerimientos luz-nutrimentos, a una comunidad de mayor biomasa y requerimientos luz-nutrimentos menores.



Al mismo tiempo, para el insecto herbívoro el status nutricional de la planta influye decisivamente en su estrategia de forrajeo. Por ejemplo, las plantas que se encuentran en un hábitat rico en nutrimentos, tienen altas tasas de crecimiento, tejidos con niveles nutritivos altos, y poseen también una respuesta rápida a los cambios en la concentración de nutrimentos en el suelo. Estas plantas tienen una comunidad de insectos herbívoros dominada por especies 'especialistas en nitrógeno', los cuales buscan 'parches' de su planta huésped en su status de nutrimentos preferido (primeros estadios sucesionales) y responden reproductivamente a los niveles de nutrimentos en las plantas. En contraste, las plantas de ambientes pobres en nutrimentos tienen un bajo contenido nutritivo en los tejidos y una química secundaria activa. La comunidad de insectos herbívoros en estas plantas está dominada por 'especialistas sedentarios' que responden relativamente poco a los niveles nutritivos disponibles en la planta huésped (McNeill y Prestidge, 1982).

Se ha analizado la diversidad de insectos asociados con la diversidad de plantas en diferentes estadios sucesionales, y se han hecho correlaciones entre ambos parámetros (Southwood et al., 1979). Estos autores han observado que 'durante los primeros estadios sucesionales, las diversidades de plantas e insectos (principalmente fitófagos) son similares, y sugieren que ésta podría ser la razón por la cual el impacto de éstos es más fuerte en estas etapas. Durante los primeros dieciseis meses de sucesión (de una comunidad cuya etapa climax es un bosque caducifolio

templado), la diversidad taxonómica de plantas e insectos se eleva; después de esto, la diversidad de plantas desciende mucho más que la de insectos. Sin embargo, en estadios avanzados de la sucesión, el mantenimiento de una alta diversidad de insectos, está acompañada de la ascendente diversidad estructural de las plantas, lo cual compensa aparentemente la caída de éstas en lo referente a su diversidad taxonómica.

Varios autores (Lawton y Schroder, 1977, 1978; Strong y Levin, 1979; citados por Lawton, 1983) han llegado a la conclusión de que el número de insectos asociados a las plantas, se incrementa conforme estas son más complejas arquitecturalmente (estructuralmente); en este sentido, los árboles tienen un número mayor de especies de insectos asociados que, por ejemplo, las hierbas (Lawton, 1983). Estos hallazgos corroboran los encontrados por Southwood et. al. (1979).

En otro estudio importante (Brown y Southwood, 1983) llevado a cabo en la misma comunidad del estudio de Southwood et al. (1979), se ha encontrado que varias características ecológicas de la fauna de insectos (sólo Exopterigota) están relacionadas con el proceso sucesional. Por ejemplo, la diversidad taxonómica del grupo (insectos) como un todo y la diversidad trófica (principales hábitos alimenticios, entre ellos la herbivoría), se incrementan conforme avanza la sucesión (Brown y Southwood, 1983); cuando se comparó la diversidad de especies vegetales con la de insectos, hubo una buena correlación para la etapa herbácea de la sucesión (primeros

cuatro meses), mientras que en las etapas sucesionales mayores de dos años, las correlaciones fueron mejores entre la diversidad de insectos y la abundancia de las plantas, no la diversidad (Brown y Southwood, 1983). La amplitud del nicho de los herbívoros chupadores de savia, se correlacionó inversamente con la edad sucesional del hábitat. Estos hallazgos indudablemente están directamente relacionados con el problema de cómo se estructuran las comunidades, si existen patrones o no; los resultados encontrados parecen apoyar lo primero, es decir, que existe un orden (equilibrio) en la estructuración de las comunidades, y resultaría muy interesante investigar los cambios en la diversidad de insectos y plantas en sistemas tropicales.

Un trabajo revelador del impacto de los herbívoros en la sucesión ha sido el realizado por Brown (1982). Usando una metodología similar a la empleada por Southwood et al. (1979), pero analizando con mayor detalle seis de las especies más importantes de la comunidad, sus resultados indican que mientras la diversidad de insectos herbívoros se incrementa con la edad sucesional del hábitat, el impacto sobre las especies de plantas (el porcentaje de biomasa removida por fitófagos) muestra una relación negativa, sugiriendo que el efecto de los herbívoros es mayor cuando su diversidad es baja, es decir, durante los primeros estadios sucesionales. También se encontró mediante la exclusión experimental de parcelas a fitófagos un incremento tanto en la tasa de acumulación de especies, como en la de recambio de las mismas (Stinson, citada por

Brown, 1982).

La conclusión más importante es que los herbívoros tienen un efecto considerable en el desarrollo sucesional, pues una exclusión de ellos en el proceso tiene como consecuencia un aumento en la tasa de renovación de especies y del número de plantas reclutadas, además de elevarse el porcentaje de cobertura. Obviamente, la tasa de sucesión o velocidad varía de una comunidad a otra, pero en este caso, se evidencia que los herbívoros pueden retardar el proceso sucesional.

Connell y Slatyer (1977) sugieren que los herbívoros pueden dirigir la sucesión, si, por ejemplo, ellos fomentan el reemplazamiento de las especies vegetales. Si los primeros colonizadores (vegetales) previenen o retardan el establecimiento o crecimiento de las plantas sucesionales tardías, entonces el ataque por herbívoros a las plantas de los primeros estadios (pioneras) sucesionales incrementará la velocidad de la sucesión. La suposición implícita es que las defensas contra los herbívoros involucran un costo, al cual, las especies sucesionales tardías están más capacitadas a arrostrar. Sin embargo, si esta suposición es infundada y los herbívoros prefieren o tienen un efecto mayor sobre las plantas sucesionales tardías, el resultado puede ser opuesto, es decir, disminuir la velocidad de la sucesión (Lubchenco y Gaines, 1981).

Existen evidencias de al menos tres casos en los cuales el mecanismo propuesto por Connell y Slatyer (1977) opera (ver Lubchenco

y Gaines, 1981), sin embargo, el estudio que lo demuestra explícitamente es el de Lubchenco (1983). Ella estudió en una zona rocosa de intermareas, el efecto de los herbívoros gastrópodos (principalmente Littorina littorea), en la sucesión secundaria de la comunidad. Sus resultados indican que los herbívoros consumen preferentemente a las especies de algas efímeras de los primeros estadios sucesionales (p.ej. Ulva lactuca, Enteromorpha spp, y Porphyra sp.), que cuando no son depredadas inhiben el establecimiento de las especies tardías (como Fucus vesiculosus); por lo tanto, el efecto de los herbívoros sobre la sucesión aquí, es un aumento en la velocidad del proceso.

En otro tipo de sistema, un campo abandonado y rodeado por un bosque caducifolio en Ontario, Canadá, McBrien et al. (1983) estudiaron durante un período de cinco años el efecto de los herbívoros en la sucesión; estos campos se encuentran dominados por Solidago canadensis. Una comparación entre parcelas tratadas con insecticida y otras sin él (control experimental), revelaron que durante una irrupción (outbreak) simultánea de tres especies de coleópteros del género Trirhabda, el porcentaje de cobertura (como indicador de la dominancia) de Solidago canadensis se redujo de un 40-70% a menos de 1% en los cuadrantes no tratados con insecticida; además, hubo un incremento significativo en el porcentaje de cobertura de especies vegetales de los primeros estadios sucesionales. En este caso, los autores discuten que puede considerarse que los herbívoros actúan retardando la sucesión al menos temporalmente. Sin embargo, la tasa de sucesión puede incrementarse

debido a que la eliminación de una especie sucesional intermedia como Solidago canadensis, permite que las especies de arbustos y árboles incrementen su dominancia en la comunidad y evitar que Solidago canadensis la recupere. Si así ocurriera, entonces la interpretación del papel de los herbívoros en la sucesión se invertiría.

En las selvas tropicales la única sugerencia del papel de los herbívoros en la sucesión es la proporción de Hartshorn (1978) y dos trabajos con una relación indirecta (Coley, 1983a y Núñez-Farfán y Dirzo, en prensa). En ellos se establece que los herbívoros pueden tener un efecto en el establecimiento de las especies que colonizan los claros (afectando la composición futura del sitio), pero no conocemos si afectan la tasa sucesional de la comunidad.

Consideramos que a partir de las evidencias disponibles al momento, es posible establecer algunas generalizaciones en relación al impacto de los herbívoros sobre el proceso sucesional, pero, es necesario considerar para qué tipo de comunidades pueden ser aplicables.

II. MARCO TEORICO DEL PRESENTE ESTUDIO.

Este trabajo tiene como marco de referencia el proceso de regeneración natural de las selvas perennifolias; en dicho proceso juegan un papel muy importante las especies pioneras.

La colonización por estas especies en los sitios perturbados se ve influenciada por numerosos factores (enumerados por Pickett, 1983; Bazzaz, 1984; Brokaw, 1985; Martínez-Ramos, en prensa), tanto físicos como bióticos.

Pocos trabajos han sido dirigidos específicamente a explorar qué factores determinan la colonización de un claro por las especies pioneras. En Barro Colorado, Panamá, por ejemplo, se encontró una correlación positiva entre la densidad de individuos y diversidad de especies pioneras en función del tamaño del claro.

Otros factores físicos muestran también relación con el tamaño del claro (v.gr. disminución de la humedad relativa); a nivel de toda la comunidad, se propone que los claros crean una gran heterogeneidad espacial que favorece el establecimiento de las pioneras. Este mecanismo de perturbación ha sido propuesto como el factor que ha determinado la alta diversidad de especies arbóreas en las selvas (Connell, 1970, 1978; Fox, 1977; Ricklefs, 1977; Strong, 1977; Huston, 1979; Leigh, 1982; Orians, 1982) por proporcionar área disponible para el establecimiento, por relajación de la competencia entre raíces (Bazzaz, 1979; Bazzaz y Pickett, 1980; Pickett, 1983) y, al mismo tiempo, por una reducción de la amplitud de nicho de cada especie (Dobzhansky, 1950; Pianka, 1966; Orians, 1982).

Recientemente se ha postulado que el éxito en la colonización de los claros por las especies pioneras está influenciado, también, por la acción de los herbívoros (Hartshorn, 1978, 1980); el efecto de los fitófagos en las especies pioneras depende tanto de la abun-

dancia de éstas, como de las defensas químicas (metabolitos secundarios) y físicas que posean. De este modo, los herbívoros pueden determinar si un individuo sobrevive o muere. Hartshorn (1978) ha elaborado una serie de predicciones acerca de las especies pioneras en la regeneración de los claros y su relación con los herbívoros (Tabla 2.1).

A nivel más local, Orians (1982) ha propuesto que el proceso de formación de claros no sólo es importante en el proceso de regeneración de la comunidad y la perpetuación de las especies pioneras, sino que también es el mecanismo que ha favorecido la gran riqueza de especies arbóreas en las selvas. En este sentido, él propone que un claro es internamente muy heterogéneo de tal suerte que en él pueden distinguirse tres zonas diferenciales (Fig. 2.1): (i) la zona de la perturbación donde la copa del árbol que cae incide, (ii) la zona donde cae el tronco, (iii) la zona donde las raíces emergen (claro está, sólo en árboles que se desarraigan pues existen distintos tipos de caída y ocurren a distinta frecuencia para diferentes selvas; por ejemplo, ver Foster y Brokaw, 198-; Putz, 1983; Brandani et al., ms.).

Esta zonificación dentro del claro está determinada por la alteración diferencial de los factores físicos en cada punto (Fig. 2.1); por ejemplo, la cantidad de luz incidente, entrada de nutrientes al suelo, y por la magnitud de la perturbación en la estructura vegetal interna (qué tantos individuos mueren o sobreviven en cada zona). Orians (1982) propone que debido a que distintas

Tabla 2.1. Predicciones de algunas características de plantas tropicales y su posible relación con herbivoría (modificado de Hartshorn, 1978).

1. La latencia de semillas ocurre en muy pocas especies primarias y es común en especies típicamente pioneras.
2. La colonización de claros depende de la producción y tamaño de semillas, proximidad de la fuente de las mismas, mecanismos de dispersión, y del efecto de herbívoros.
3. El nivel de defensa contra herbívoros está positivamente relacionado con el estado sucesional de las plantas.
4. Las especies típicas de claros (como las emergentes) tienen una aceptabilidad intermedia a la de especies pioneras (muy aceptables) y especies del bosque maduro (poco aceptables).
5. Las especies raras en los claros son más dependientes de el escape en tiempo y espacio (en lugar de defensas químicas) que las especies comunes.
6. Las especies raras en los claros poseen tasas de crecimiento mayor que especies comunes.
7. El nivel de defensa (química) está positivamente relacionado con la abundancia de la planta.

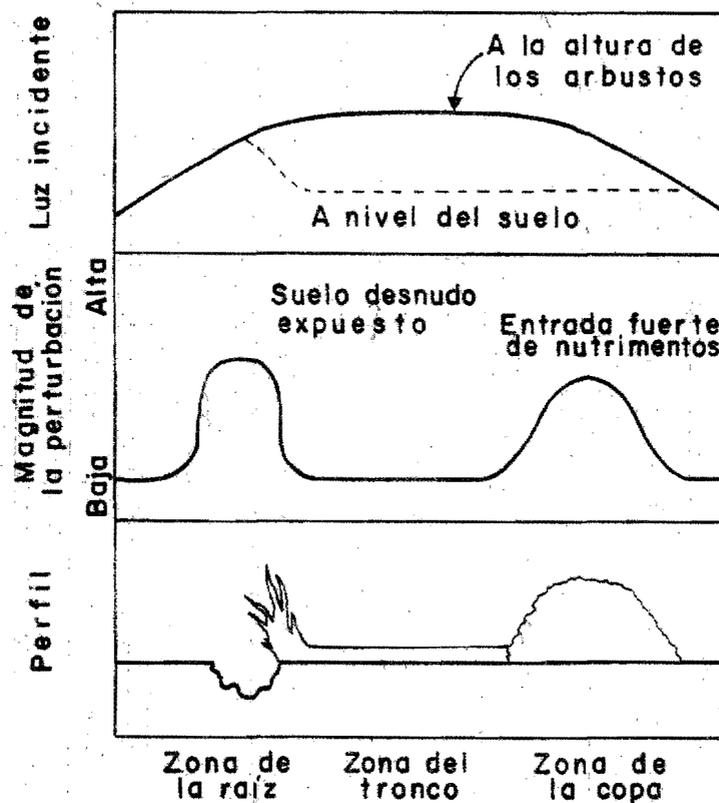


Figura 2.1. Naturaleza y magnitud de la perturbación en un claro típico formado por la caída de un sólo árbol y la incidencia de la luz en aquel (según Orians, 1982). La perturbación en la zona de la raíz consiste principalmente de movimiento del suelo, mientras que en la zona de la copa, ésta consiste de la caída de grandes cantidades de materiales vegetativos que pueden acumularse. La poca luz a nivel del suelo en la zona del tronco, es debido a la alta sobrevivencia de arbustos en esta zona; en la zona de la copa, es debido a la acumulación de restos vegetales (tomado de Orians, 1982).

condiciones prevalecen en cada zona del claro, diferentes especies se podrán establecer en ellas, existiendo por lo tanto diferencias en composición florística entre zonas. De este modo, es factible que dos zonas iguales de claros distintos (p.ej. zonas de copa) sean más semejantes en composición florística, que dos zonas distintas de un mismo claro (p.ej. zona de raíz vs. zona de copa).

El mismo autor (Orians, op.cit.) propone que este establecimiento diferencial de las especies en una determinada zona del claro (es decir, el hecho de que una determinada especie colonice preferentemente una zona del claro), ha sido el mecanismo que ha fomentado el incremento en el número de especies arbóreas (sobre todo pioneras) en las selvas tropicales. Para apoyar ésto, también hipotetiza algunas de las características que las especies pioneras deben de poseer para colonizar una zona del claro cualquiera. Estas características deben ser adaptativas y dar una respuesta a la explotación de un ambiente en los claros, por ejemplo, producir semillas de cierto tamaño y en ciertas cantidades, poseer una arquitectura característica (dada por el patrón de crecimiento, disposición de ramas, hojas, etc.), tener altas tasas fotosintéticas, crecimiento rápido, etc.

El estudio de Brandani et al. (ms.) en La Finca La Selva, Costa Rica, parece aportar evidencias de que efectivamente existen especies que tienen una probabilidad de ocurrencia en una determinada zona del claro. Sin embargo, respecto a si éste es el mecanismo que ha incrementado la riqueza de especies en los trópicos,

es una cuestión difícil aún de afirmar.

Existen muchos problemas metodológicos difíciles de resolver en el campo como: edad del claro, tipo de caída, composición florística que existía antes de la perturbación, caídas recurrentes de árboles en claros aún no "llenados", caídas simultáneas, vecindad de un claro con otro, vecindad de una zona de un claro (p.ej. zona de copa) con otra distinta (p.ej. zona de raíz) de otro claro, y uno muy serio, el delimitar la extensión de cada zona. Una de las formas posibles de eliminar algunos de estos problemas, es controlar el proceso de perturbación, es decir, experimentalmente, por ejemplo, pueden crearse claros artificialmente (si uno mismo derriba el árbol), conociendo de antemano la estructura y composición del sitio, la especie a derribarse, la época natural de formación de claros, y los sitios más frecuentes donde estos ocurren (N.V.L. Brokaw, com. pers.).

Si la hipótesis de Orians (op.cit.) es correcta (al menos una parte), podríamos encontrar diferencias en composición florística entre zonas de un claro, y por lo tanto, diferencias en el éxito en la colonización de una zona por distintas especies.

En otro contexto, suponiendo que los herbívoros afectan la sobrevivencia de las especies pioneras en los claros y cuyo efecto es menor mientras mayor es la diversidad (Tahvanainen y Root, 1972; Root, 1973; Atsatt y O'Dowd, 1976), es posible que el impacto de los herbívoros sea distinto en diferentes zonas del claro con distinta composición florística. Considero que sólo los estudios experimentales pueden determinar cuál es el peso de cada factor.

Un esquema general de la regeneración natural de las selvas debe de incluir la mayoría de los factores que la afecten (Fig. 2.2) y, considerando esto, uno de los objetivos principales de este estudio es el conocer si los herbívoros y la heterogeneidad espacial son factores importantes en la regeneración de los claros.

A partir de la Figura 2.2 es claro que la complejidad del proceso y la interacción entre variables son enormes, por lo que la evaluación apropiada del papel que puede jugar una o más variables requeriría de un estudio experimental, cuyo diseño debe partir de un mínimo de información básica obtenida de la observación directa en el campo.

Objetivos.

Con este estudio pretendemos conocer algunos aspectos de la ecología de dos especies pioneras de Los Tuxtlas, Ver.: Cecropia obtusifolia y Heliocarpus appendiculatus, incluyendo la relación que estas guardan, en la etapa de plántula, con el proceso sucesional en los claros y algunas relaciones de éstas con sus herbívoros. Se intenta abordar un número de preguntas pertinentes a estos aspectos, dentro de dos rubros generales: la heterogeneidad espacial de los claros y la interfase planta-herbívoro.

- a) ¿Existen diferencias en la composición florística de la comunidad de plántulas entre una zona del claro y otra, que evidencien la heterogeneidad interna de los claros?

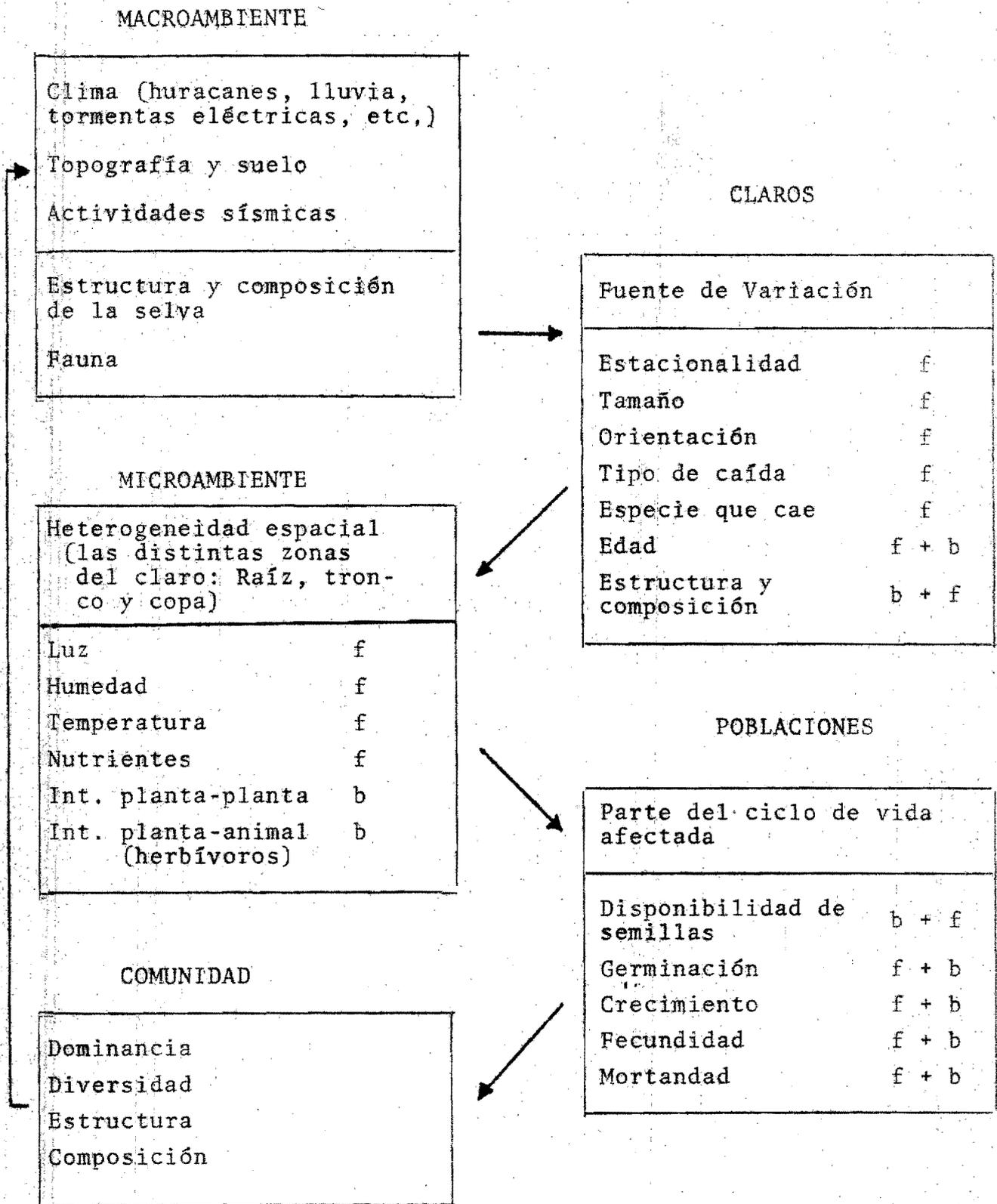


Figura 2.2. Esquema que ilustra las interacciones entre el ambiente físico y el biótico en los claros y algunos de sus efectos (f = físico; b = biótico) (modificado de Borgers *et al.*, 1984).

- b) Con respecto al proceso de colonización de un claro por las dos especies estudiadas, ¿Cuál es la importancia relativa de cada una en la estructura de la comunidad de plántulas de cada zona del claro estudiada?
- c) ¿Afecta diferencialmente la heterogeneidad espacial interna del claro la sobrevivencia de las especies pioneras establecidas?

Herbivoría.

- a) ¿Es la herbivoría un factor que influye en el establecimiento de las especies pioneras a través de su efecto en la sobrevivencia de éstas?
- b) Debido a que la unidad más común de ataque por herbívoros es la parte de la planta ¿Cómo es la sobrevivencia de los módulos (hojas) de las dos especies pioneras estudiadas en función de la herbivoría y cuáles son sus posibles consecuencias?
- c) ¿Cuáles son los niveles de defoliación por herbívoros encontrados en los individuos adultos de las especies pioneras estudiadas y cuál es su relación con aquellos observados en los estadios juveniles (plántulas) de las mismas especies?

Es presente estudio constituye un análisis preliminar de la mayoría de tales cuestiones y espero constituya el punto de partida de trabajos más específicos. En este sentido, este estudio trata de explorar qué variables pueden merecer un estudio deta-

llado y la manera en que éstas pueden evaluarse. El enfoque que se ha adoptado consiste en un análisis demográfico de las plántulas de dos especies pioneras típicas, en dos diferentes zonas de un claro, incluyendo observaciones detalladas de herbivoría.

III. LA COMUNIDAD VEGETAL Y LOS SITIOS DE ESTUDIO.

Las Selvas Altas Perennifolias (sensu Miranda y Hernández X., 1963) tienen en México su límite boreal de distribución para el Continente Americano. Sarukhán (1978) menciona que tal límite se encuentra en la Sierra de Los Tuxtlas, en Veracruz, aproximadamente a los $18^{\circ}40'$ de latitud norte; sin embargo, parece ser que la distribución de este tipo de vegetación se extiende todavía más al norte de Los Tuxtlas, cercana a los 22° de latitud (Leopold, 1950; Miranda y Hernández X., 1963), en los alrededores de Agua Buena, S.L.P. ($21^{\circ}58'$) (Rzedowski, 1963, 1978).

El trabajo de campo del presente estudio se llevó a cabo en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver., del Instituto de Biología, UNAM. Esta es una reserva biológica natural, con una superficie de 700 ha, cuyos objetivos principales son la investigación y conservación de la comunidad (Lot-Helgueras, 1976). La Estación de Biología se encuentra ubicada en la vertiente del Golfo de México, en el Estado de Veracruz, dentro de la llamada Sierra de Los Tuxtlas. Su situación geográfica aproximada es entre $95^{\circ}04'$ y $95^{\circ}09'$ de longitud, y entre $18^{\circ}34'$ y $18^{\circ}36'$ de latitud norte (Fig. 3.1).

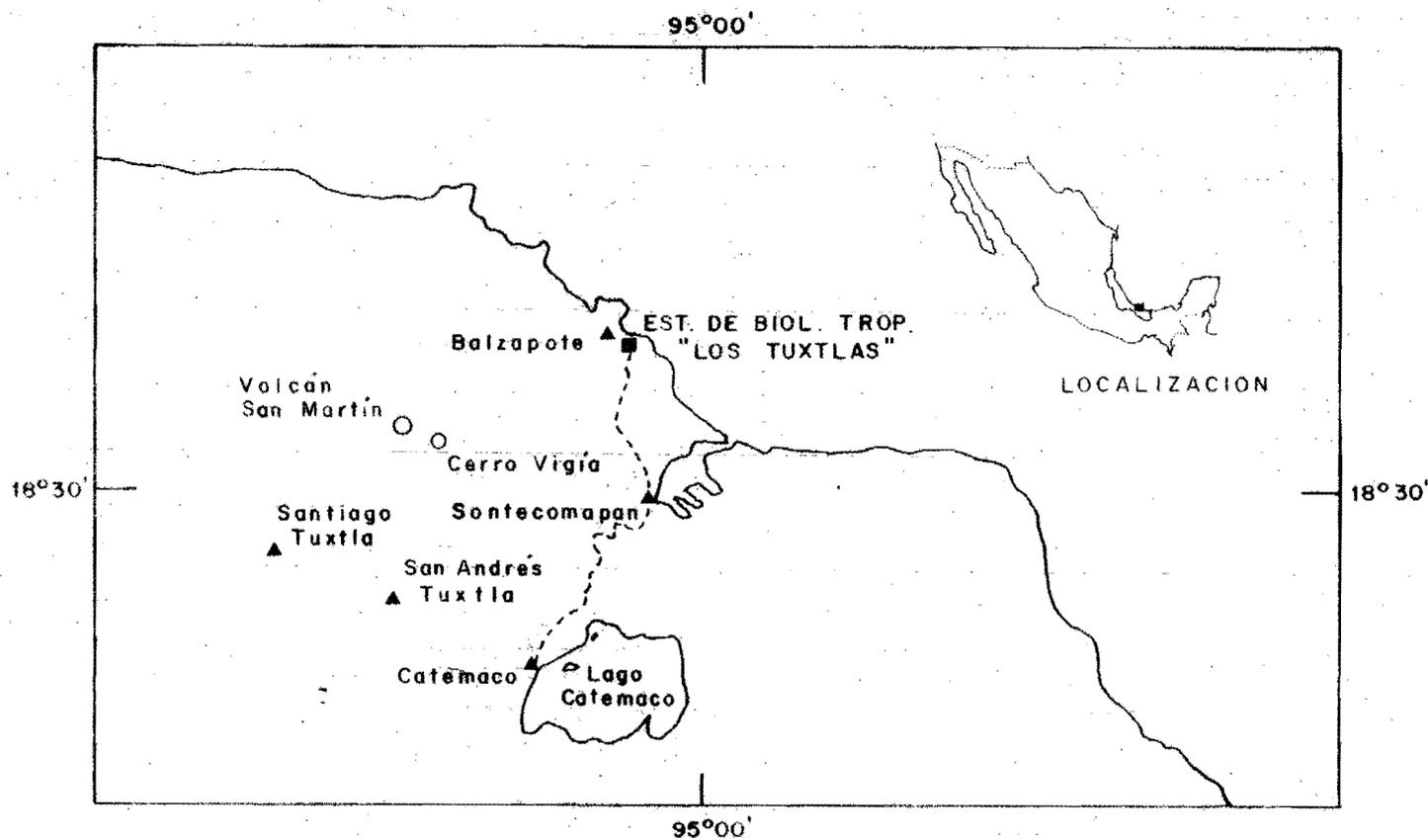


Figura 3.1. Localización de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (modificada de Piñero et al., 1977).

El material geológico subyacente al macizo montañoso de Los Tuxtlas, está formado principalmente de rocas basálticas y andesíticas, con mezclas de cenizas volcánicas; las edades van del Oligoceno al Reciente (Ríos MacBeth, 1952, citado por Lot-Helguerras, 1976; Gómez-Pompa, 1978).

No existen trabajos completos de los tipos de suelo que se encuentran en la Estación Biológica, sin embargo, de los trabajos de Flores (1971) y Rico-Bernal (1972) se sabe que existen Litosoles, Regosoles, suelos Lateríticos rojos y amarillos y Andosoles tropicales (ver Chizón, 1984).

El clima de la región de Los Tuxtlas comprende varios subtipos del tipo "A" de Köppen (García, 1973). En general, el clima del área de la Estación Los Tuxtlas es el Cálido-Húmedo (Af(m)), con una temperatura media anual de 23.4°C y una precipitación pluvial de 4500 mm (Fig. 3.2). Estos datos corresponden a la Estación Meteorológica de Coyame (15 km al SE), sin embargo, el clima no parece distinto al de la Estación Los Tuxtlas. La Figura 3.3 muestra la precipitación pluvial anual y promedio mensual, para dos años (1982 y 1983) de registro en la propia Estación; los promedios no parecen distintos a los de Coyame (ver Soto, 1976).

Vegetación.

En su mayoría, la superficie que comprende la Estación de Biología, está cubierta por el tipo de vegetación de Selva Alta

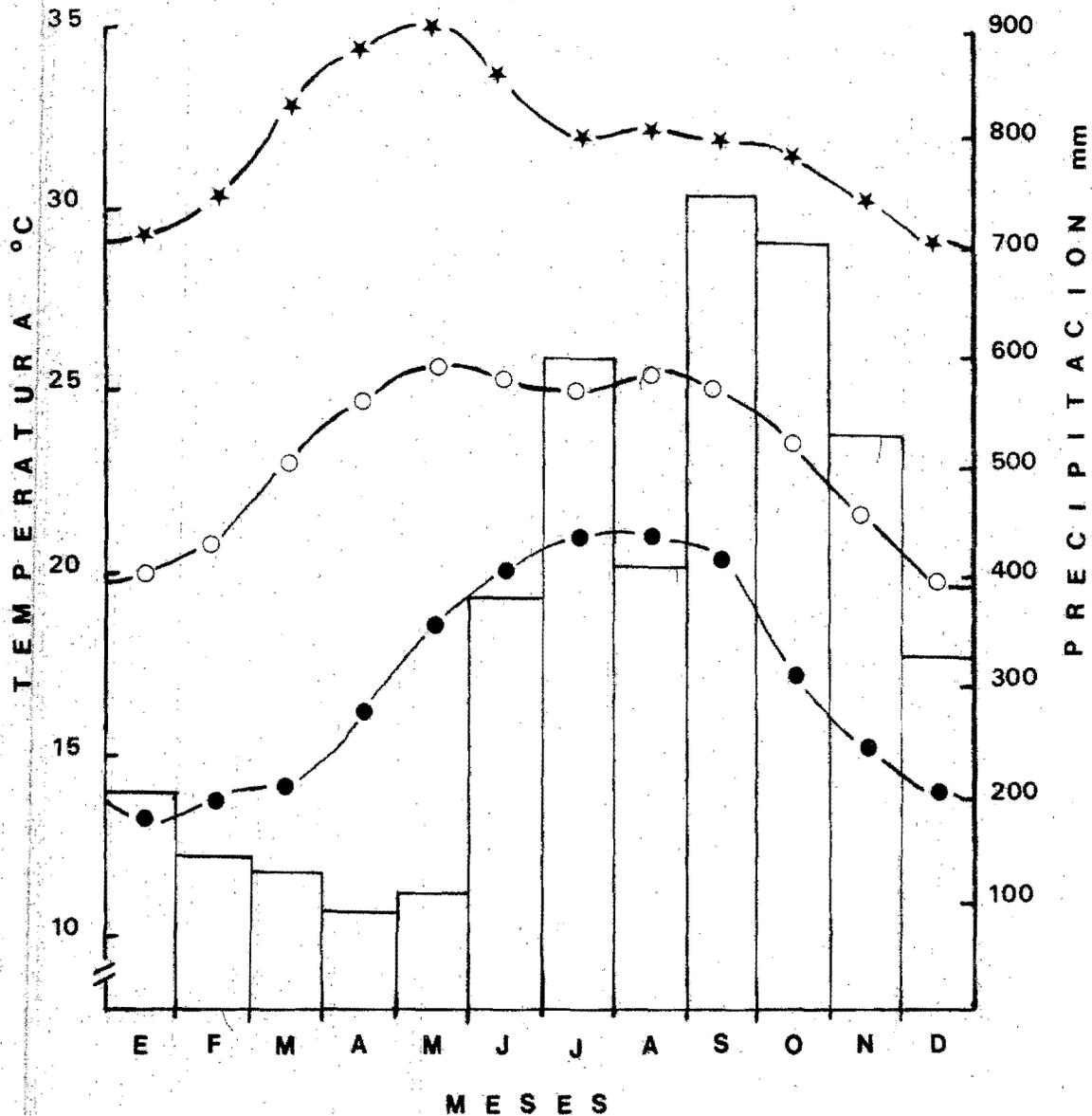


FIGURA 3.2. Climograma de la estación meteorológica de Coyame, Ver., situada a aproximadamente 25 km al sur de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles". Las barras representan la precipitación media mensual. (★) Temperatura máxima promedio. (●) Temperatura mínima promedio mensual. (○) Temperatura promedio mensual.

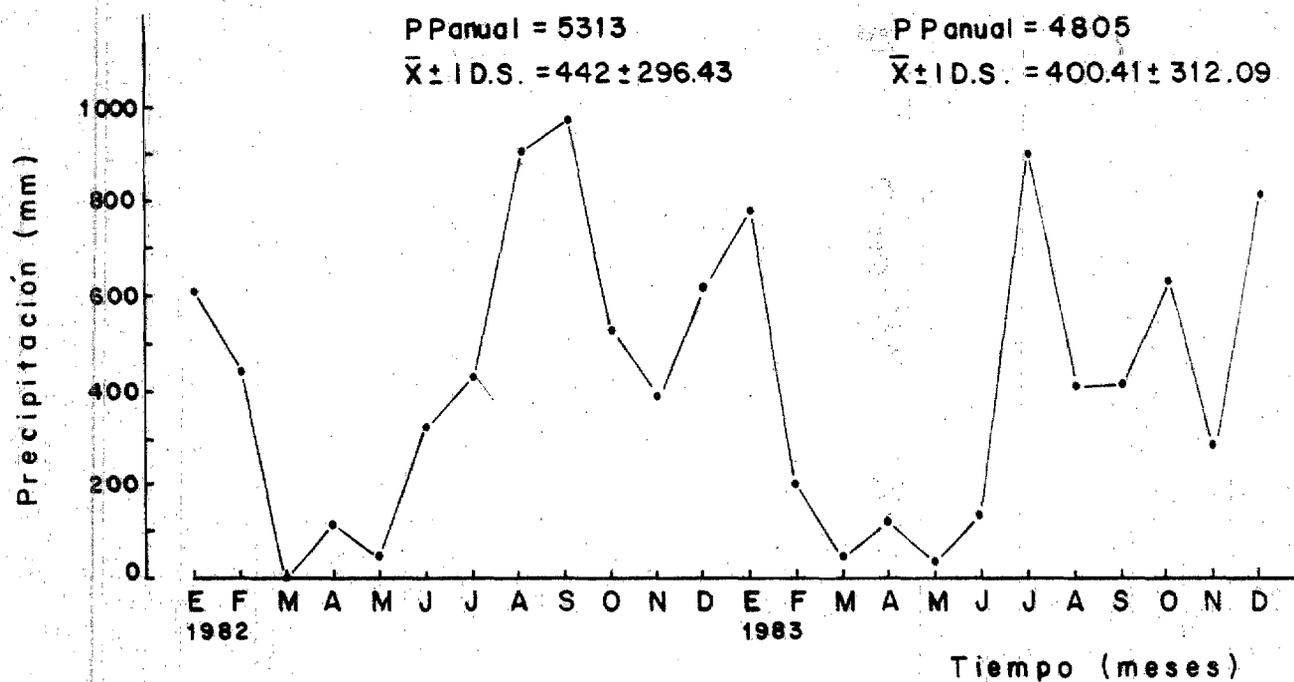


Figura 3.3. Precipitación mensual de 1982 y 1983 en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles, Ver. La época con menor pluviosidad va de Marzo a Mayo de cada año (PP es la precipitación anual en mm y \bar{X} es la media mensual).

Perennifolia (Miranda y Hernández X., 1963). Descripciones generales de la vegetación en la región de Los Tuxtlas, han sido hechas por Pennington y Sarukhán (1968), Gómez-Pompa (1978) y Rzedowski (1978), mientras que Flores (1971) y Carabias (1979) han estudiado la estructura y composición de la comunidad vegetal, en la propia Estación de Biología.

Entre las especies arbóreas dominantes del dosel superior (de 25 a 30 m) están *Nectandra ambigens*, *Brosimum alicastrum*, *Poulsenia armata*, *Bernoullia flammea*, *Pterocarpus rohrii*, *Cordia* spp., *Spondias mombin*; en el estrato medio son abundantes *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Faramea occidentalis*, *Quararibea funebris*, *Stemmadenia donnell-smithii*; en estrato bajo, la especie dominante es *Astrocaryum mexicanum* (Piñero et al., 1977); otras especies importantes son *Chamaedorea tepejilote*, *Psychotria* spp., *Trichilia moscata*, *Croton nitens* (ver la revisión de Ibarra Manríquez, en preparación).

Las especies estudiadas.

Dos especies arbóreas pioneras fueron elegidas para este estudio: *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Moraceae) y *Heliocarpus appendiculatus* Turcz. (Tiliaceae); ambas son el componente fisiológico más importante de la vegetación secundaria de la zona (Carabias, 1979; Flores, 1971) y en Uxpanapa, Ver. (Ramos Prado et al., 1982), y de los claros naturales de la selva de Los Tuxtlas (Martínez-Ramos, 1980). Una descripción de las dos especies se presenta en el Apéndice II.

Los sitios de estudio.

Para el estudio de la colonización en sus primeras etapas, y demografía de las especies pioneras en el estadio de plántula, se eligieron dos claros naturales formados por la caída de árboles (Fig. 3.4.).

El sitio I, es un claro formado por la caída de un individuo de Ficus sp. (ca. de 35 m de altura) en junio de 1982; la superficie abierta o del claro (sensu Brokaw, 1982a) fue de aproximadamente 600 m² (Fig. 3.5).

El sitio II es un claro natural cuya formación ocurrió en Octubre de 1981, debido a la caída de un individuo de Spondias mombin de 30 m de altura; la superficie abierta fue de 580 m².

Ambos sitios (claros) tienen una orientación Este-Oeste, que es el sentido de la pendiente (Fig. 3.5).

Debido a que la colonización de las distintas zonas dentro de un claro se lleva a cabo en distintos tiempos en función del sustrato apropiado para la germinación, se eligió, de cada claro, las zonas donde la colonización se llevará a cabo simultáneamente.

En el claro formado en octubre de 1981, la colonización en la zona de la copa se inició hasta julio de 1982, debido a que debe transcurrir un tiempo para que la descomposición de troncos y ramas ocurra. Por otro lado, en el claro formado en Junio de 1982, la colonización se inició, en la zona de las raíces, en Agosto del mismo año.

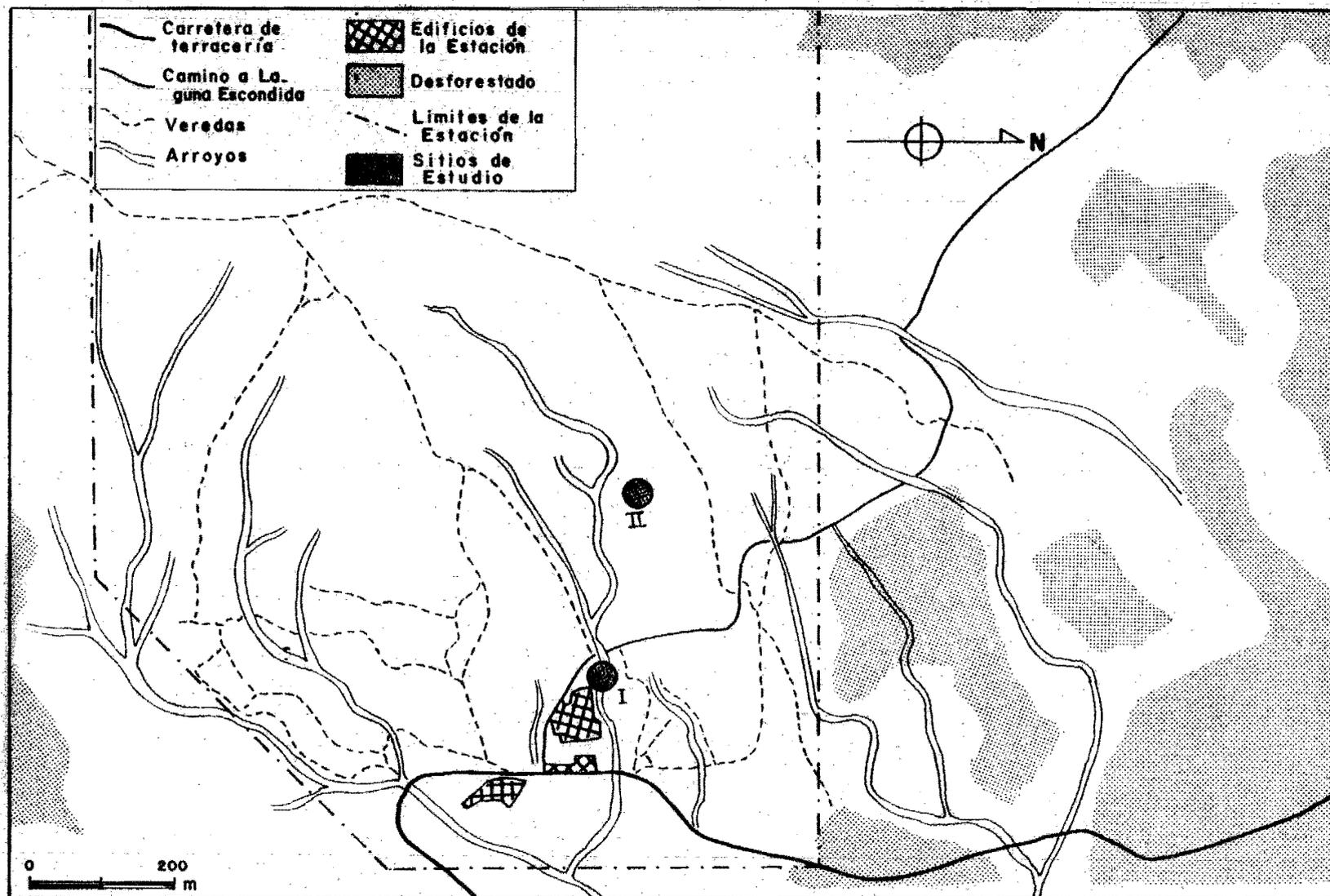


Figura 3.4. Mapa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas en su posición Este, y área de investigación en la cual se localizan los sitios de estudio (I, II).

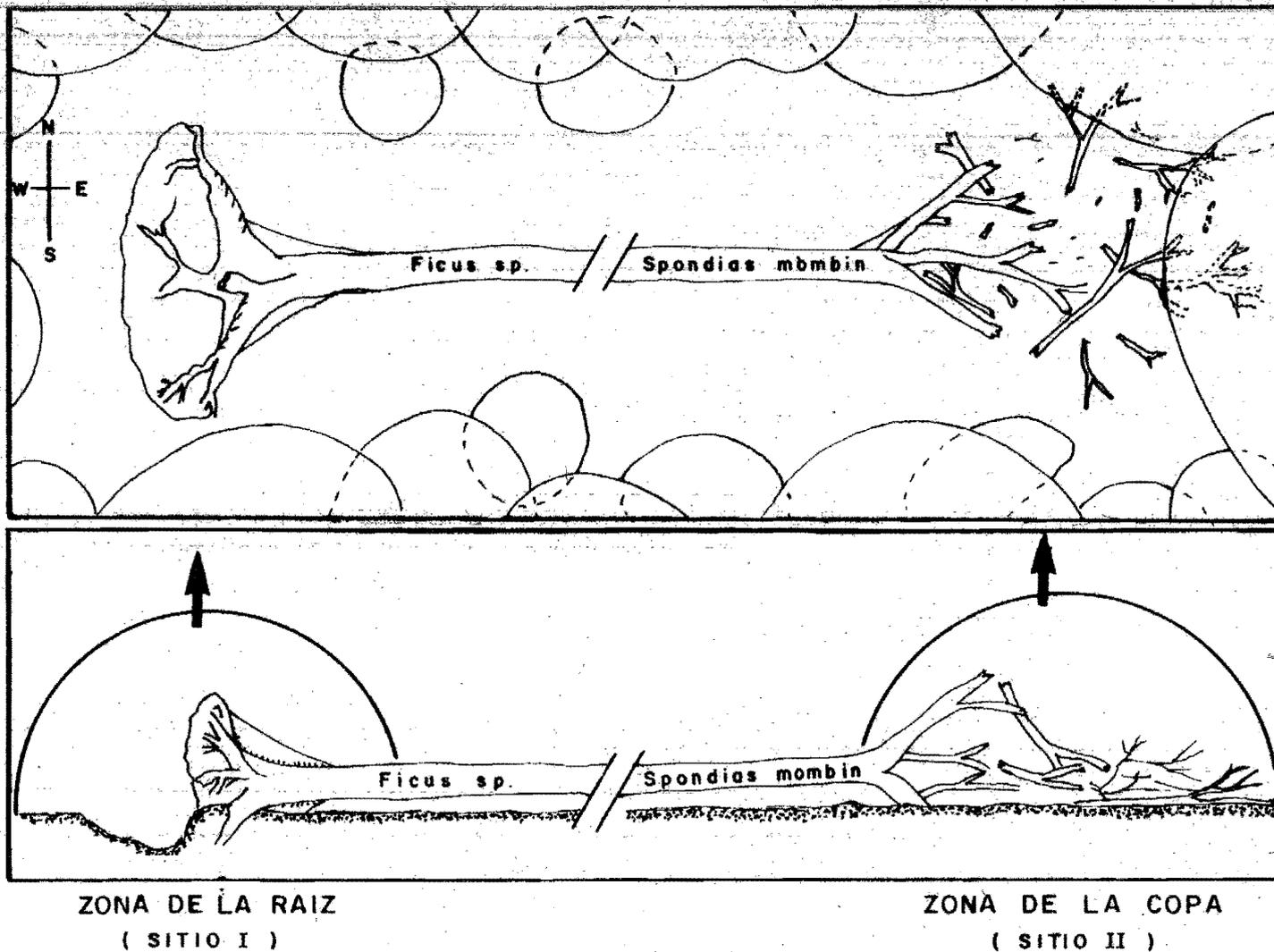


Figura 3.5. Las dos vistas de los sitios de estudio. Dos claros fueron elegidos para estudiar a las poblaciones de plantas pioneras: uno, formado en Junio de 1982 por la caída de un árbol de *Ficus sp.* (Sitio I) fue apropiado para estudiar la colonización en la zona de la raíz; el otro, formado en Octubre de 1981 por la caída de un árbol de *Spondias mombin* (Sitio II), fue adecuado para estudiar la colonización en la zona de la copa.

Por estos motivos, ambos claros resultaron adecuados para hacer observaciones de la colonización, en una de sus zonas: en el claro de 1981 se estudió la zona de la copa (sitio II) y en el claro de 1982 se estudió la zona de las raíces (sitio I) (ver Fig. 3.5).

En estos sitios se llevaron a cabo diversos estudios que de lo general a lo particular incluyen (i) un análisis detallado de la estructura y composición florística de las comunidades de plántulas (Capítulo IV); (ii) un análisis demográfico en el estadio de plántula de las dos especies elegidas, incluyendo detalles de la presión por herbívoros que sufren las plántulas de las mismas (Capítulo V); (iii) un análisis de la herbivoría a nivel de módulos (hojas) (Capítulo VI) y (iv) finalmente se incluye una discusión general (Capítulo VII).

IV. ESTRUCTURA Y COMPOSICION DE LOS SITIOS DE ESTUDIO.

Introducción.

Numerosos artículos han descrito los grupos de especies que a través del tiempo invaden las zonas perturbadas y los claros en las selvas (Beard, 1945; Richards, 1952; Schulz, 1960; Whitmore, 1975); no obstante, pocos de ellos han seguido las secuencias en los cambios en composición a través del tiempo en las primeras etapas. Otros (como Sarukhán, 1964; Rico-Bernal y Gómez-Pompa, 1976), han seguido las secuencias en el tiempo de los cambios en estructura y composición, en sistemas perturbados por el hombre (p.ej. para la agricultura). También se han estudiado comunidades secundarias de distinta edad y se ha reconstruido la secuencia sucesional (Ross, 1954; Budowski, 1963, 1965; Sarukhán, 1968; Ramos-Prado et al., 1982).

Pocos trabajos han seguido los cambios en especies y estructura, desde los inicios de la colonización, en condiciones naturales en las selvas (pero ver p.ej. Martínez-Ramos, 1980). En este sentido, y considerando la importancia que tiene el conocimiento tanto de la densidad como la diversidad en el establecimiento de las especies pioneras, en esta sección se muestran los resultados de un estudio que intenta seguir el desarrollo de las poblaciones colonizadoras a través del tiempo, comenzando por la descripción de los cambios en la estructura y composición florística de la comunidad de plántulas desde las primeras etapas del proceso sucesional en los claros.

Materiales y Métodos.

En Septiembre de 1982 en el sitio I se establecieron cuatro cuadros de observación permanente (COP) con un área de 1 m² cada uno, mientras que en el sitio II, se colocaron tres de estos COPs. Los COPs están definidos por un sistema de cuadrícula removible y ajustable a diferentes alturas de la vegetación; la cuadrícula permite que cada COP, esté a su vez subdividido en 25 subcuadros de 20 x 20 cm (Fig. 4.1).

Se hicieron tres censos florísticos en cada COP de cada sitio: uno al inicio del estudio (Septiembre de 1982), el segundo en Febrero de 1983, y el tercero en Julio de 1983.

Todos los individuos (mayores de 5 cm de altura) de cada especie presente en los COPs fueron registrados y localizados en un mapa a escala; además, a cada individuo se le tomaron los siguientes parámetros: altura, número de hojas, área foliar promedio, y cobertura. En cada COP, y en cada tiempo de muestreo, se determinó el valor de importancia (V.I.) de cada especie. Para obtener el V.I. de una especie dada (*i*) se usó la siguiente expresión:

$$V.I.i = Fri + Dri + Dxi$$

donde Fri es la frecuencia relativa de la especie i (No. de subcuadros donde está presente la especie i/No. total de subcuadros); Dri es la densidad relativa de la especie i; y Dxi es la dominancia relativa de la especie i (para determinar el índice de dominancia se usaron diferentes parámetros combinados; altura, número de hojas, cobertura, número de hojas x área foliar promedio de

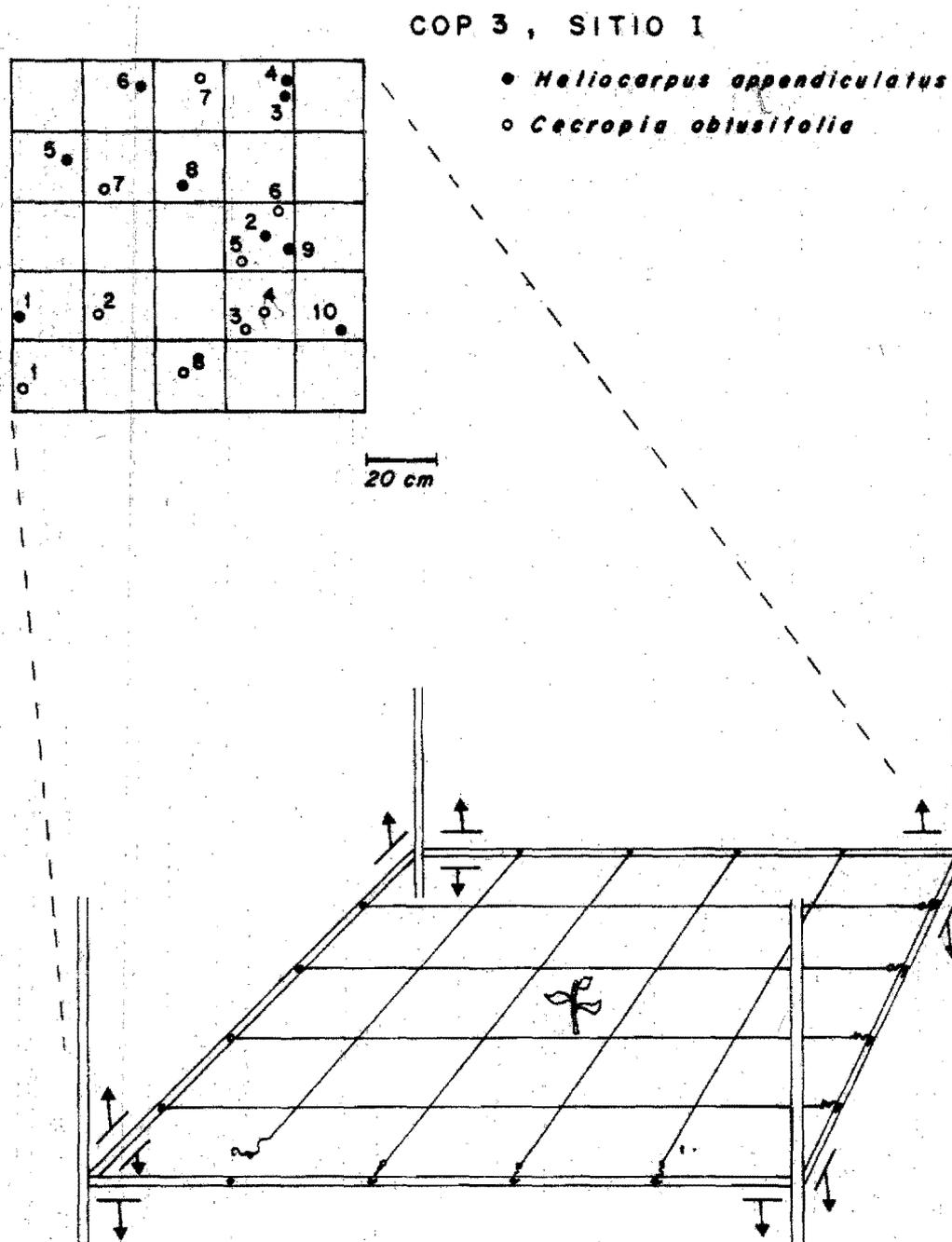


Figura 4.1. Cuadros de observación permanente (COP). Las flechas indican que el COP puede moverse hacia arriba y hacia abajo, según varíe la altura de los individuos. El cuadro de arriba ejemplifica la forma de mapeo y localización de los individuos.

cada especie (ver Sarukhán, 1968).

Usando el índice de similitud (I.S.) de Sorensen (ver Krebs, 1978), se comparó la similitud florística entre COPs de un mismo claro y entre COPs de los dos claros (i.e. zona de la raíz vs. zona de la copa). Las comparaciones se realizaron tres veces, correspondiendo con los muestreos florístico-estructurales.

Para todos los COPs y en cada tiempo de censo, se determinó la diversidad (H') usando el índice propuesto por Shannon-Wiener (Poole, 1974):

$$H' = - \sum_{i=1}^s (P_i) (\log P_i)$$

donde H' es el índice de diversidad; P_i es la abundancia relativa de la especie i . El índice va de cero a infinito. s es número de especies.

Para el cálculo de la equitabilidad (evenness), diversidad relativa u homogeneidad (Poole, 1974; Zar, 1974), se usó la siguiente expresión:

$$E = H'/H_{\max}$$

donde H' es el índice de diversidad de Shannon-Wiener obtenido para la muestra, y H_{\max} es la diversidad máxima esperada para la muestra:

$$H_{\max} = \log s$$

donde s es el número de especies en la muestra.

Resultados.

El número total de especies diferentes en la zona de raíces a lo largo del tiempo fue de 71, mientras que el número correspondiente a la zona de la copa fue de 28. Claramente, el proceso de colonización de claros, se inicia con un contingente específico diverso y distinto en las distintas zonas de un claro.

La Tabla 4.1 presenta los datos obtenidos para los diferentes componentes de diversidad (número de especies, H' , y E), para los COPs de ambos sitios, en las tres fechas de registro.

Puede notarse (Tabla 4.1), que en todos los tiempos y en todos los COPs (excepto en el COP 2 del sitio I), la diversidad en número de especies fue significativamente mayor en la zona de raíces ($P < 0.05$; prueba de t); asimismo, la densidad de individuos promedio por COP, fue más alta en la zona de raíces ($P < 0.05$; prueba de t).

Los índices de diversidad obtenidos para todos los COPs, fueron también mayores en la zona de las raíces que en la de la copa, para todos los COPs (excepto el COP 2, sitio I, en B y C de la Tabla 4.1), en todos los tiempos.

De la equitabilidad, que es una expresión de la repartición de las especies en la muestra, se observó que mientras en algunos casos estuvo cercana al valor de 1 (i.e. sitio I, COP 1), en otros, su valor fue muy bajo (i.e. sitio I, COP 2 y sitio II, COPs 1 y 2). Estos resultados sugieren diferencias espaciales, aún dentro de una zona del claro, en la repartición de las especies.

Tabla 4.1. Densidad, número de especies, índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y Equitatividad (E) por cuadro de observación. Se anexa el número promedio de individuos y de especies por sitio ($\bar{x} \pm 15$).

SITIO		CUADRO	NO. DE ESPECIES	DENSIDAD	H'	E
S e p t.	I Raíz	1	20	57	1.2280	0.9438
		2	13	78	0.6838	0.6138
		3	20	86	0.8430	0.6479
		4	24	82	1.2280	0.8897
(0 meses) $\bar{x} \pm s$			19.25 \pm 4.57	75.75 \pm 12.91		
1 9 8 2	II	1	10	45	0.6160	0.6160
		2	7	32	0.5767	0.6824
		3	9	39	0.7249	0.7596
		$\bar{x} \pm s$		8.66 \pm 1.52	38.66 \pm 6.50	
F e b.	I	1	18	52	1.0909	0.8691
		2	13	61	0.7476	0.6711
		3	24	61	1.2429	0.9005
		4	27	63	1.2595	0.8799
(5 meses) $\bar{x} \pm s$			20.50 \pm 6.24	59.25 \pm 4.92		
1 9 8 3	II	1	12	26	0.8328	0.7717
		2	6	17	0.5576	0.7166
		3	9	20	0.8549	0.8959
		$\bar{x} \pm s$		9.0 \pm 3.0	21.0 \pm 4.58	
J u l.	I	1	18	36	1.1564	0.9212
		2	10	36	0.4546	0.4546
		3	28	72	1.3717	0.9478
		4	24	51	1.2688	0.9192
(10 meses) $\bar{x} \pm s$			20.0 \pm 7.83	48.75 \pm 17.03		
1 9 8 3		1	13	31	0.9625	0.8640
		2	7	17	0.6556	0.7758
		3	7	18	0.7676	0.9084
		$\bar{x} \pm s$		9.0 \pm 3.43	22.0 \pm 3.43	

Cuando se compararon los índices de diversidad obtenidos en cada sitio (como un todo), se encontró que las diferencias son altamente significativas ($t = 40.08$; $P < 0.01$), siendo la diversidad del sitio I ($H' = 1.6577$) mayor que la del sitio II ($H' = 0.94$). Este análisis se realizó usando los datos de Febrero de 1983, que siendo una etapa relativamente joven del proceso sucesional, es sumamente dinámica (recambio de especies) y diversa (en números).

De los valores de importancia obtenidos para cada una de las especies en cada COP en tres tiempos, se observan algunos aspectos notables (Fig. 4.2). En el sitio I se observa que Cecropia obtusifolia es la especie con V.I. mayor en algunos COPs (1 y 2), mientras que en otros (3 y 4), aunque se encuentre presente, la especie no aparece entre las dominantes. En Julio de 1983, C. obtusifolia desapareció de 2 COPs (3 y 4) y en el último censo en Octubre de 1984 desapareció de todos (datos no presentados). Heliocarpus appendiculatus, en el mismo sitio (Fig. 4.2) se encuentra entre las 10 especies más importantes; para Julio de 1983 sólo desapareció de un COP (1), y fue la especie más importante en dos (3 y 4). Es interesante observar que las especies que pudieron estar como dominantes en una etapa inicial en un COP, declinan en su importancia e incluso llega a desaparecer (en el Apéndice I se da la lista completa de especies en cada COP, con su V.I. a través del tiempo).

Valor de Importancia

SEP. 1982

FEB. 1983

JUL. 1983

C1-SI

C2-SI

C3-SI

C4-SI

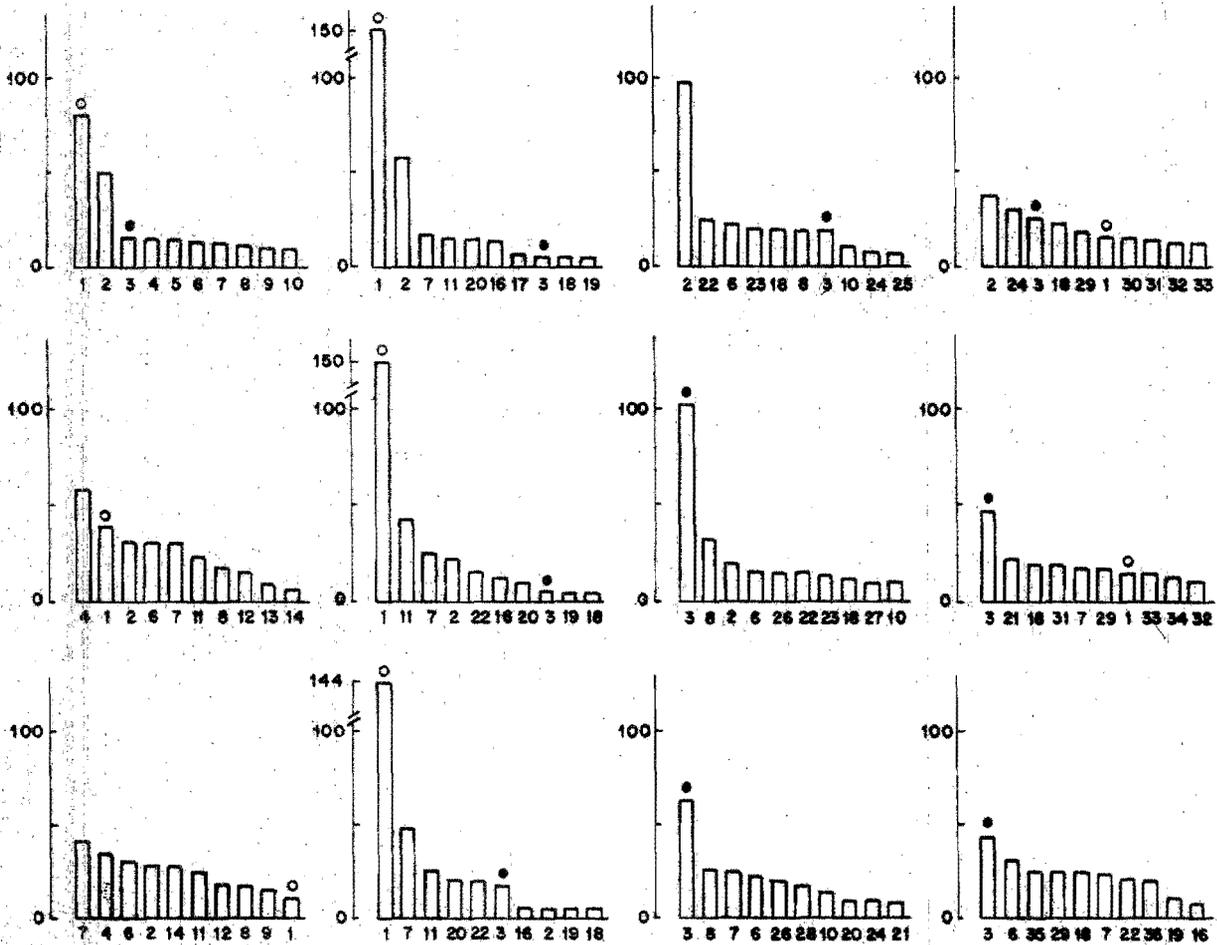


Figura 4.2. Valores de importancia (VI) de las 10 primeras especies de cada COP del Sitio I, en los tres tiempos de muestreo (se anexa la clave del número que corresponde a cada especie). Cecropia obtusifolia es la número 1 (○) y Helio-carpus appendiculatus (●) es la especie número 3.

Clave de Especies de las Figuras 4.2 y 4.3. En ambas figuras el número asignado a una especie (p.ej. Cecropia obtusifolia No. 1) es el mismo.

- 1.- *Cecropia obtusifolia*
- 2.- *Cissus* aff. *gosypifolia*
- 3.- *Heliocarpus appendiculatus*
- 4.- *Robinsonella mirandae*
- 5.- *Trichospermum mexicanum*
- 6.- *Urera caracasana*
- 7.- *Acalypha skuchii*
- 8.- Araceae 1
- 9.- *Dieffenbachia seguina*
- 10.- *Aphelandra aurantiaca*
- 11.- *Piper auritum*
- 12.- *Heliconia bihai*
- 13.- Graminae 1
- 14.- *Carica papaya*
- 15.- *Sellaginella* sp.
- 16.- *Piper hispidum*
- 17.- *Cupania dentata*
- 18.- *Anthurium penthaphyllum*
- 19.- *Neurolaena lobata*
- 20.- *Spigellia* sp.
- 21.- *Solanum dyphyllum*
- 22.- *Pseudolmedia oxyphyllaria*
- 23.- *Psychotria chiapensis*
- 24.- Araceae 3
- 25.- *Trophis racemosa*
- 26.- *Syngonium* sp.
- 27.- Araceae 4
- 28.- *Odontonema* sp.
- 29.- *Anemopaegna chrysantha*
- 30.- *Ipomoea* sp.
- 31.- *Ipomoea phyllomega*
- 32.- *Sapium* sp.
- 33.- *Phytolaca rivinoides*
- 34.- *Iresine* sp.
- 35.- *Piper umbellatum*
- 36.- *Piper* sp.
- 37.- *Hiraea obovata*
- 38.- *Trichilia* sp.
- 39.- Rubiaceae 1
- 40.- Desconocida 4
- 41.- Desconocida 7*
- 42.- *Dussia mexicana*
- 43.- Malphigiaceae 1
- 44.- *Paullinia* sp.
- 45.- Desconocida 3
- 46.- *Fornsteronia viridescens*
- 47.- *Cissus* sp.
- 48.- *Croton* sp.
- 49.- *Orthion oblanceolatum*
- 50.- *Cymbopetalum bailloni*

En el Sitio II se observaron diferencias notables con respecto a los resultados del Sitio I. En todos los COPs y en todo el tiempo, C. obtusifolia es la especie con un V.I. más alto (Fig. 4.3); se observa aquí, una dominancia por C. obtusifolia que puede estar influenciando la diversidad de cada COP. H. appendiculatus estuvo presente en sólo 2 COPs al inicio del estudio (1 y 3), y para Marzo de 1983, es decir, 6 meses después de la colonización, desapareció de ellos. En Julio de 1983, en el COP 1, vuelve a aparecer H. appendiculatus entre las 10 primeras especies, como resultado de que germinaron nuevos individuos de ese año (Fig. 4.3).

Al obtener los índices de similitud florística entre COPs de un mismo sitio y entre COPs de sitios distintos (Tabla 4.2), se observa que, en general, la mayor similitud se encuentra al hacer análisis por parejas entre COPs de un mismo sitio, y la mínima cuando se comparan por parejas COPs provenientes de los dos sitios diferentes. Estos resultados se resumen en la Figura 4.4; en todos los tiempos de muestreo, la menor similitud florística se encontró al contrastar las dos zonas (copa vs. raíz) del claro, mientras que la similitud mayor se obtuvo entre COPs de un mismo sitio. Esto es particularmente notable en la zona de copa; para los tres tiempos de registro se hace evidente una jerarquización de similitud florística con este orden: zona de la copa > zona de raíces >> similitud promedio entre copa-raíces. Estas diferencias en composición, sugieren que efectivamente, dos zonas de un

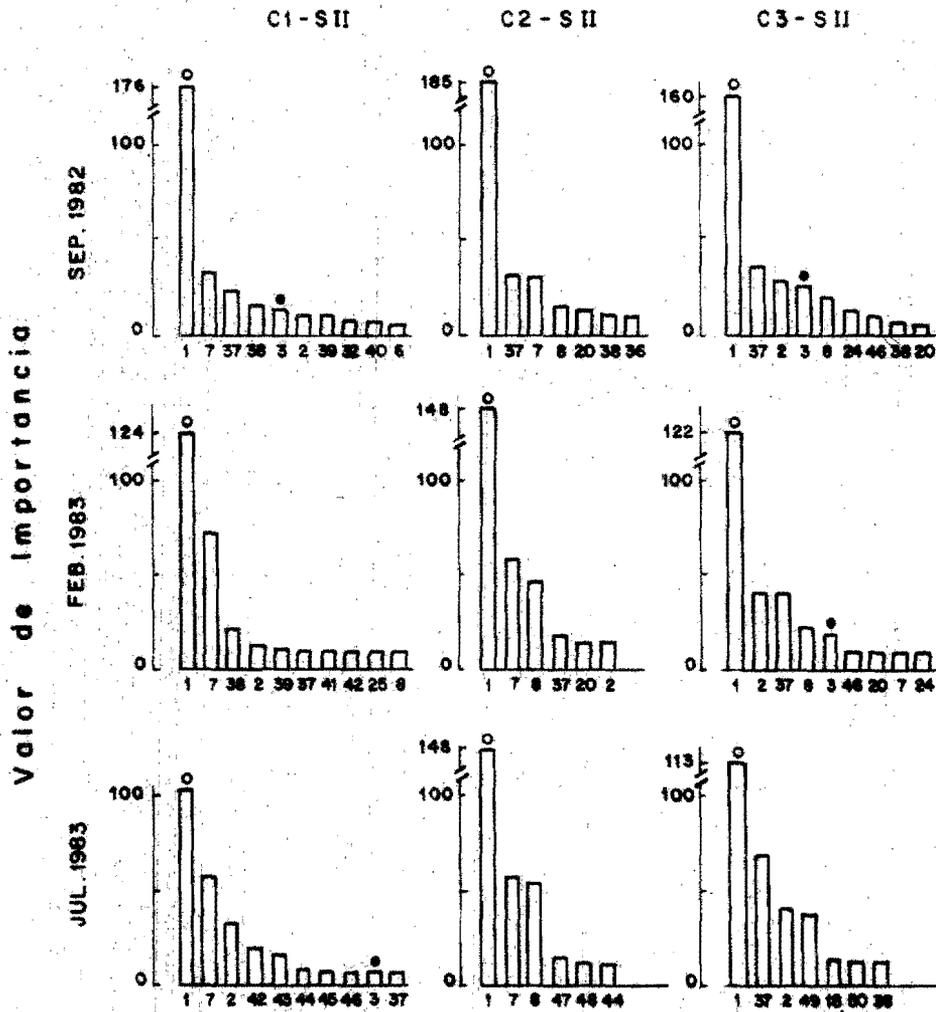


Figura 4.3. Valores de importancia (VI) de las 10 primeras especies (en el caso de que las haya) en los COP's del Sitio II. Los números asignados a cada especie son los mismos usados en la figura 4.3 (ver clave).

Tabla 4.2. Indices de similitud (de Sørensen) entre COP's de un mismo sitio, raíz (I) y copa (II) y entre COP's de diferente sitio en Septiembre de 1982 (a), Febrero de 1983 (b) y Julio de 1983 (c).

(a)							
	SI-C1	SI-C2	SI-C3	SI-C4	SII-C1	SII-C2	SII-C3
SI-C1	-						
SI-C2	0.3229	-					
SI-C3	0.5116	0.5142	-				
SI-C4	0.3111	0.3243	0.3478	-			
SII-C1	0.3225	0.2608	0.2500	0.2941	-		
SII-C2	0.2142	0.3000	0.2222	0.1941	0.4705	-	
SII-C3	0.2666	0.2727	0.3448	0.2424	0.4210	0.6250	-
(b)							
	SI-C1	SI-C2	SI-C3	SI-C4	SII-C1	SII-C2	SII-C3
SI-C1	-						
SI-C2	0.3225	-					
SI-C3	0.3333	0.4864	-				
SI-C4	0.2666	0.3510	0.4313	-			
SII-C1	0.2758	0.2500	0.1714	0.1578	-		
SII-C2	0.3333	0.3157	0.2000	0.1818	0.4700	-	
SII-C3	0.2962	0.3636	0.3636	0.2631	0.5000	0.6666	-
(c)							
	SI-C1	SI-C2	SI-C3	SI-C4	SII-C1	SII-C2	SII-C3
SI-C1	-						
SI-C2	0.2857	-					
SI-C3	0.3043	0.2631	-				
SI-C4	0.2380	0.4705	0.2692	-			
SII-C1	0.2580	0.4354	0.1951	0.1621	-		
SII-C2	0.2400	0.2352	0.1741	0.1290	0.4000	-	
SII-C3	0.1600	0.3529	0.2285	0.1290	0.3000	0.4285	-

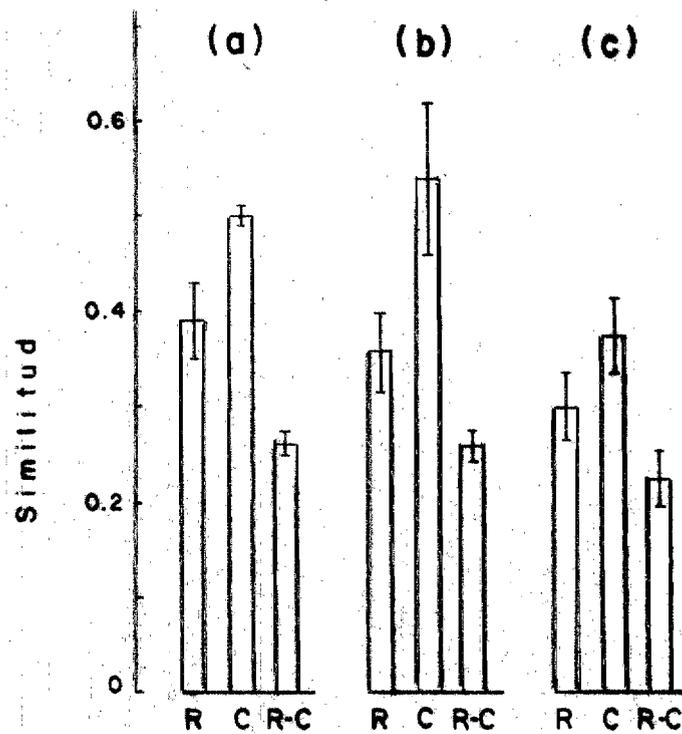


Figura 4.4. Similitud florística promedio ($\bar{X} + 1$ E.S.) entre COP's del sitio I (zona de raíces = R), entre COP's sitio II (zona de la copa = C), y entre COP's de ambos sitios (R-C) en tres tiempos: (a) Septiembre de 1982, (b) Febrero de 1983 y (c) Julio de 1983.

mismo claro son más disímiles que una misma zona (p.ej. raíces o de copa) en dos claros distintos (Orians, 1982).

Discusión.

Los resultados presentados en esta sección indican, además de la notable diversidad florística que se establece en las etapas tempranas de la colonización del claro, la gran heterogeneidad espacial en lo referente a la estructura y composición florística de la comunidad de plantas que colonizan una apertura del bosque; evidentemente, no es posible referirse a ésta como un todo homogéneo.

Las diferencias encontradas, respecto a la composición de especies en cada sitio o zona del claro, así como las diferencias en los valores de diversidad, similitud y densidad promedio por COP, hacen evidente que existen diferentes ambientes entre una zona del claro y otra; la heterogeneidad del claro no sólo está determinada por las condiciones físicas (nutrimentos, temperatura, humedad, etc.) en cada zona del mismo, sino que también, asociada a ésta, existe una notable heterogeneidad de factores bióticos (densidad, composición, estructura, etc.) de la vegetación.

Las diferencias tan marcadas entre las dos zonas del claro en lo referente a la diversidad (número de especies e índices de diversidad), pueden estar determinadas no sólo por heterogeneidad física que produce el claro, sino también por otros factores; estos han sido enumerados por varios autores (Orians, 1983;

Pickett, 1983; Whitmore, 1983; Brokaw, en prensa; Brandani et al., ms.), y entre ellos están el banco de semillas en el claro, composición florística precedente a la perturbación, patrones de dispersión, época del año, tamaño del claro, composición florística adyacente a éste, orientación del claro, etc. (véase Fig. 2.2). Para discernir entre qué variables afectan la diversidad en una zona del claro, habrá que conocer muchos de estos factores.

En otro contexto, más pertinente con la interacción entre plantas colonizadoras y sus fitófagos, los resultados obtenidos son de interés potencial. La importancia de las diferencias en composición florística dentro de un mismo claro pueden influenciar las interacciones entre plantas y herbívoros. Evidencias provenientes del campo de la agricultura, han señalado que la diversidad puede tener un efecto en el daño por los herbívoros a las plantas (Atsatt y O'Dowd, 1976); si una planta se encuentra inmersa en una comunidad diversa, el daño que puede recibir por herbívoros puede ser menor. Esto, ha sido demostrado en la interacción de algunas crucíferas (p.ej. Brassica oleraceae) y sus herbívoros coleópteros (Thavanainen y Root, 1972; Root, 1973); también se ha sugerido que comunidades vegetales con una diversidad alta, pueden constituir 'gremios defensivos de plantas', es decir, una especie puede beneficiarse de que otras liberen compuestos que ahuyenten a sus herbívoros, fenómeno que en monocultivos no puede ocurrir (Atsatt y O'Dowd, 1976; ver también Price et al., 1980).

Es importante evaluar entonces, si poblaciones de plantas de una especie en comunidades de distinta diversidad, o diferente zona de un claro, difieren en los niveles de daño que pueden sufrir por herbívoros.

Finalmente, aún cuando nuestros resultados muestren limitaciones (en particular en lo referente al tamaño de muestra) como para extrapolarlos a muchos de los claros de la comunidad, los cambios en estructura y composición en el tiempo que ocurren para sitios particulares (claros de ciertas características y sus zonas), evidencian la gran heterogeneidad espacial dentro y entre claros. Desafortunadamente no parecen existir datos comparables en la literatura con los cuales podamos confrontar los niveles de diversidad y heterogeneidad reportados aquí. Hasta donde el presente estudio permite ver, los claros no sólo son importantes en el espacio y tiempo en la comunidad sino, además, por lo menos en sus etapas más tempranas, son internamente muy heterogéneos, de manera que el éxito de las poblaciones de especies pioneras depende de una combinación de varios factores.

El nivel de diferenciación espacial dentro de los claros en relación a su composición florística, es evidente en los resultados de este estudio, sin embargo, debido a sus limitaciones, es recomendable usar en estudios posteriores un tamaño de muestra mayor (p.ej. puede censarse cada zona del claro en su totalidad y en varios claros), para poder explicar a nivel sinecológico, los patrones de colonización de diversas especies pioneras. En este

elegimos usar COPs para seguir no sólo los cambios florísticos en un punto del claro, sino también para estudiar la demografía de dos especies pioneras particulares.

V. ASPECTOS DEMOGRAFICOS DE Cecropia obtusifolia Y Heliocarpus appendiculatus DURANTE LA COLONIZACION DE LOS CLAROS.

Introducción.

A lo largo de este trabajo, se han citado varios de los estudios que muestran el proceso dinámico de la colonización de las zonas perturbadas en las selvas húmedas tropicales, sin embargo, tales estudios se han concentrado a la descripción de los cambios florísticos en el tiempo. Un trabajo reciente (Brokaw, en prensa), muestra claramente la relación existente entre la diversidad de especies (tolerantes y pioneras) y densidad de las mismas, en relación al tamaño del claro. Los cambios en el número de especies y la densidad de las poblaciones colonizadoras que ocurren en los claros, ejemplifica el dinamismo de la regeneración natural en los claros. Al parecer, la dinámica poblacional de las especies pioneras guarda una estrecha relación con la dinámica de regeneración de la comunidad como un todo.

Una forma de analizar la dinámica de las poblaciones es usando los métodos demográficos. La demografía trata los aspectos cuantitativos de los nacimientos, crecimiento, reproducción y muerte de los organismos en el seno de una población (Harper, 1977; Solbrig, 1980a). Originalmente el término se usaba exclusivamente el término se usaba exclusivamente para estudios en poblaciones humanas (Hutchinson, 1978), pero más tarde ha sido incorporado en el campo la ecología de poblaciones animales (a principios de este siglo) y, recientemente, a la biología de poblaciones de

plantas (Harper, 1967; 1977; Solbrig, 1980a; Dirzo y Sarukhán, 1984).

En estas últimas, su estudio se ha incrementado en las últimas décadas; dos revisiones importantes en las que se reseñan los avances en este campo son la de Harper (1967) y Harper y White (1974).

La demografía de plantas es la piedra angular de una gran variedad de estudios diseñados con diversos fines (Solbrig, 1980b; Silvertown, 1982). Desde el punto de vista teórico, la demografía trata de explicar la dinámica de las poblaciones y la acción de la selección natural, ya que este concepto es básicamente demográfico (Harper, 1967; Solbrig, 1980b; Silvertown, 1982).

Cada uno de los estados del ciclo de vida de una planta puede tomarse como un intervalo para analizar los cambios que ocurren en el tamaño de la población a través del tiempo. La demografía es entonces, el estudio de los cambios poblacionales y sus causas, a través del ciclo de vida. La Figura 5.1 representa la historia de vida idealizada de una planta. Cuando a partir de semillas emergen plántulas simultáneamente, estas constituyen una cohorte, que es una unidad demográfica importante; toda vez que sigamos el destino de una cohorte a través del tiempo, obtendremos información de cuál es, para individuos de una edad (o estado) específica, la probabilidad de sobrevivir y reproducirse (Silvertown, 1982).

La mayor parte de los estudios demográficos en plantas han sido realizados en herbáceas (anuales, bianuales, y perennes); los más

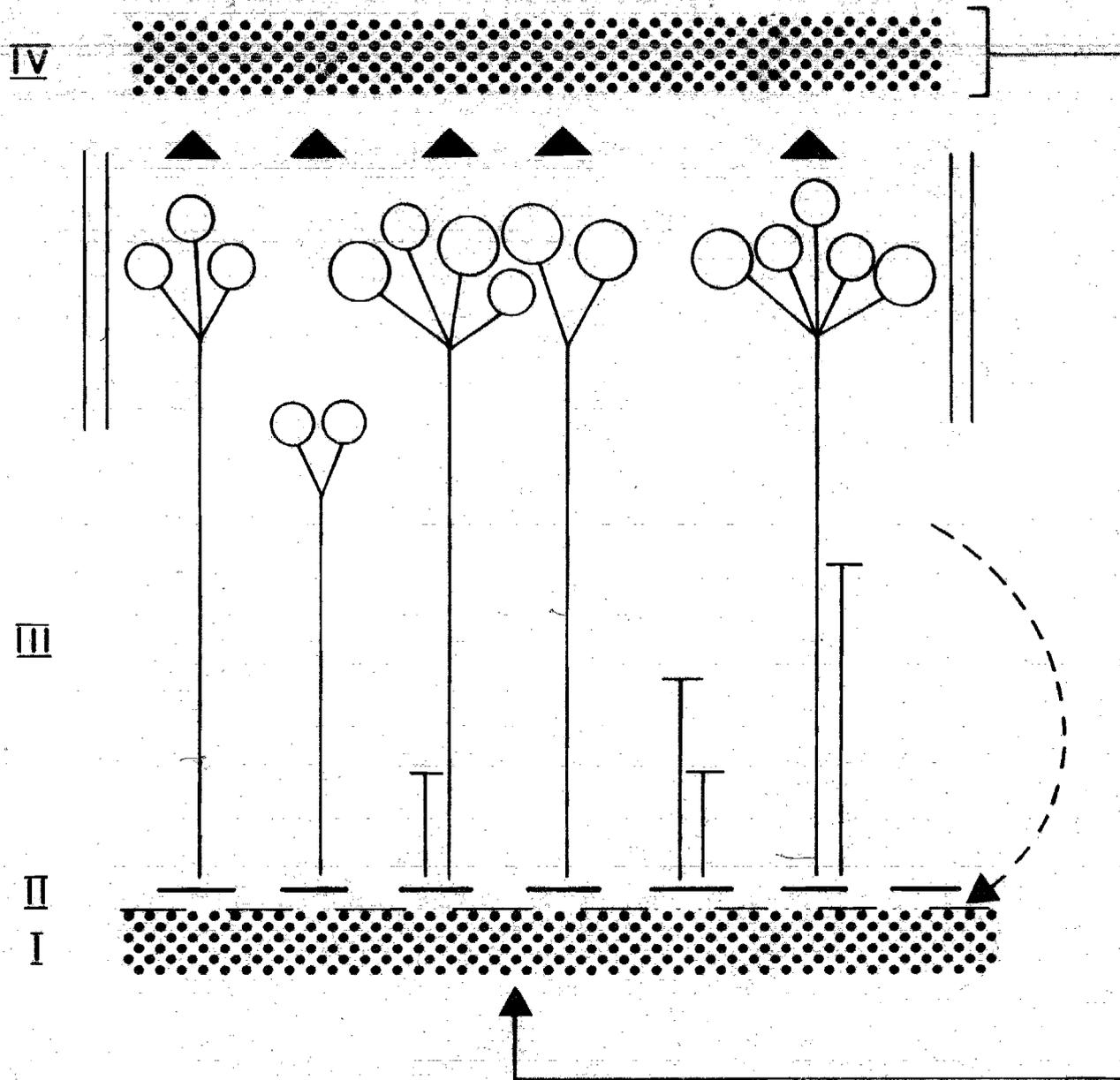


Figura 5.1. Elementos de la dinámica de una planta; I = banco de semillas en el suelo; II = reclutamiento de las plántulas (tamiz ambiental); III = fase de crecimiento en número y masa de unidades modulares; IV = fase de producción de semillas.

importantes de ellos han sido resumidos por Harper (1977) y Silvertown (1982). La mayoría de estas plantas están sujetas a la perturbación anual o más frecuente aún, y constituyen buenos sujetos de estudio demográfico por presentar un ciclo de vida corto. Los arbustos han sido relativamente poco estudiados, por carecer de un ciclo de vida corto y no presentar características económicamente importantes, salvo excepciones (ver Molina Freaner, 1980, un estudio demográfico en el arbusto dióico Simmondsia chinensis). Para árboles existen muy pocas tablas de vida dinámicas (basadas en el seguimiento de una cohorte); ésto, es debido a sus ciclos de vida largos, y por características propias de ellos, por ejemplo, irregularidad en la producción de semillas y consecuente reclutamiento de las plántulas (Silvertown, 1982).

Para las especies de las zonas tropicales, en especial las selvas húmedas, el número de trabajos es todavía menor. Además, típicamente se han estudiado sólo especies representativas de la comunidad o del dosel inferior; algunos de ellos son los referentes a dos palmas: Astrocaryum mexicanum (Piñero et al., 1977; Sarukhán, 1978) y Euterpe globosa (Bannister, 1970; Van Valen, 1975) y algunos árboles del dosel superior (p.ej. Nectandra ambigens en Los Tuxtlas, Ver. (Córdova, en prensa) y Pentaclethra macroloba (Hartshorn, 1972, citado por Sarukhán, 1980)). entre los más citados.

Parace evidente que se requieren estudios demográficos no sólo en especies importantes (dosel superior), sino también ex-

tenderlos a especies con diferentes historias de vida.

Hasta ahora, no existe ningún estudio demográfico sobre alguna especie pionera, y en este sentido, resulta de relevancia absoluta conocer la dinámica de las poblaciones de estas especies, dada su importancia en la dinámica de la regeneración.

En relación a la dinámica poblacional de estas especies, se ha propuesto que los herbívoros son un factor importante en su establecimiento en los claros (Hartshorn, 1978, 1980); parece evidente que la presión por herbívoros en el estadio de plántula (aunque demostrada en otros sistemas) tiene fuertes implicaciones demográficas (Cook, 1979; Harper, 1977). Para las selvas, pocos estudios han demostrado que los herbívoros son o no un factor importante de mortandad en las especies pioneras (Coley, 1983a).

Por estas razones, un estudio demográfico, al menos de la etapa de plántula de las especies pioneras y sus interacciones con los herbívoros, puede contribuir al conocimiento de su dinámica poblacional, y su papel en la sucesión.

Materiales y Métodos.

En cada uno de los COPs (ver Cap. IV) colocados en dos zonas contrastantes de dos claros, se registraron todos los individuos (plántulas) de C. obtusifolia y H. appendiculatus (mayores o iguales a 3 cm de altura). Cada individuo de cada especie, fue marcado (etiquetado), y mapeado en un croquis a escala (Fig. 4.1). El sistema de cuadrícula de los COPs, así como el marcado de los

individuos y su mapa, permite una relocalización efectiva de las plántulas individuales a través del tiempo.

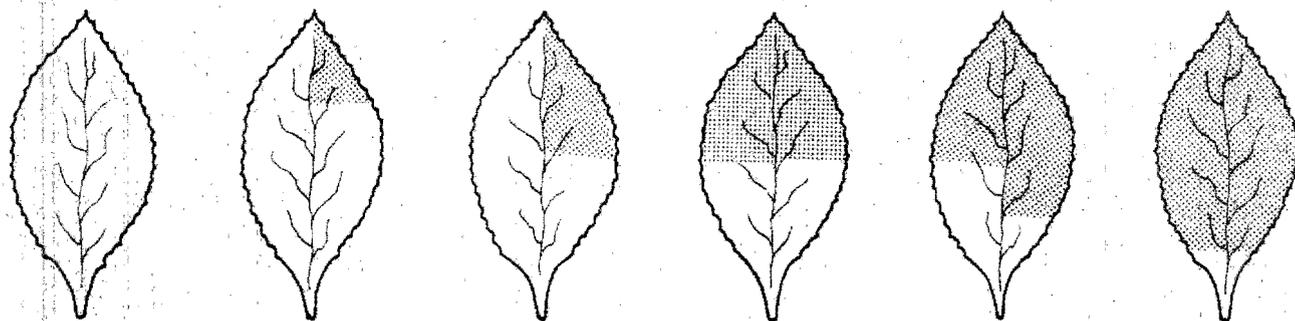
Los datos que se obtienen de cada individuo son: altura, número de hojas y cantidad de daño por herbívoros en ellas. Mensualmente los individuos de las cohortes de ambas especies se revisaron para verificar su sobrevivencia, incremento en altura, número de hojas y nivel de herbivoría.

Para estimar la intensidad de daño por herbívoros de un individuo y de la población de cada especie, hemos usado un índice de herbivoría (IH). Dicho índice asigna un valor de 0 a 5 a cada hoja de individuo según la cantidad de daño presentado (% área foliar en una hoja consumida por herbívoros). El índice (IH) es 0, cuando la planta no presente ningún daño en sus hojas, y es 5, cuando una planta ha perdido más del 75% de su área foliar (Fig. 5.2).

Indices similares han sido usados por Stanton (1975), Dirzo (1984b), y Morrow (1984), difiriendo únicamente en el número de categorías y el rango de cada una. El IH presenta la propiedad de facilitar la determinación rápida del daño promedio de defoliación que recibe una planta, sin perturbarla o destruirla.

Adicionalmente, se registró el tipo de daño que cada hoja presentaba, en función de las huellas que el fitófago deja en la lámina foliar. Las cicatrices no permiten la definición de la especie de herbívoro responsable del daño, pero sí el grupo general al que pertenece (p.ej. Orthoptera, Lepidoptera, Coleoptera, etc., en el caso de insectos).

CATEGORIAS DE DAÑO



C.	0	1	2	3	4	5
A.F.C. (%)	0	≤ 10	11-25	26-50	51-75	76-100

■ Dañada

□ No dañada

$$IH = \sum_{i=0}^{i=5} (H_i)(i) / n$$

Figura 5.2. Categorías de daño foliar (C) v porcentaje del área foliar consumida (A.F.C.) correspondiente a cada una. El índice de herbivoría (IH) de un individuo, se obtiene considerando la sumatoria (E) de los productos del número de hojas (H_i) por categoría (i) en que se encuentran, entre el número total de hojas (n) de la planta. Índices similares aunque con menos categorías han sido usados por Stanton (1975) y Dirzo (1982, 1984a).

Resultados.

Densidad.

La Tabla 5.1 muestra las densidades de las dos especies en el tiempo, en ambos sitios. Tanto en el sitio I como el II (Septiembre de 1982), la densidad (expresada como el número de individuos por m^2) de C. obtusifolia, es mucho mayor que la de H. appendiculatus (6.5 y 12.85 veces mayor, respectivamente). No obstante un año después, las densidades de las cohortes de ambas especies ya no muestran diferencias tan marcadas. En el sitio I, para este tiempo, C. obtusifolia tiene $3 \text{ ind}/m^2$, mientras que H. appendiculatus $2 \text{ ind}/m^2$; y para el sitio II de C. obtusifolia es de $4.33 \text{ ind}/m^2$ y para H. appendiculatus es de $1.0 \text{ ind}/m^2$.

Al presente (Octubre de 1984), las densidades de las cohortes de C. obtusifolia en el sitio I y II (0.25 y $2.33 \text{ ind}/m^2$, respectivamente) permanecen sin cambios desde Junio de 1984 (Tabla 5.1); lo mismo ocurre con las cohortes de H. appendiculatus, $1.25 \text{ ind}/m^2$ en el sitio I, $0.0 \text{ ind}/m^2$ en el sitio II (no se consideraron los reclutamientos en este último sitio).

Las densidades de estas dos especies pioneras en un claro, parecen semejarse las diferencias encontradas para las mismas especies en etapas de edad mayores en toda la comunidad (ver Cap. VII).

Estructura poblacional.

Usando como parámetro la altura de los individuos para ambas

Tabla 5.1. Densidad de plántulas (ind./m²) de C. obtusifolia y H. appendiculatus en los sitios de estudio. La tabla incluye los reclutamientos que ocurrieron durante el período de estudio.

	<u>C. obtusifolia</u>		<u>H. appendiculatus</u>	
	SITIO I	SITIO II	SITIO I	SITIO II
Septiembre 1982	16.5	21.33	2.5	1.66
Octubre	19.0	22.33	5.0	1.66
Noviembre	15.0	15.00	3.5	1.00
Diciembre	15.75	12.00	3.75	1.00
Enero 1983	13.75	8.00	3.75	0.66
Febrero	11.75	7.33	3.75	0.60
Marzo	9.00	5.33	2.75	0.33
Abril	4.75	5.33	2.5	0.33
Junio	5.0	5.33	2.0	0.33
Julio	4.25	5.33	2.5	1.33
Agosto	3.25	5.00	2.25	1.00
Septiembre	3.00	4.33	2.00	1.00
Abril 1984	0.50	3.00	1.25	0.00
Junio	0.25	2.33	1.25	0.00

especies, se elaboró la estructura poblacional a través del tiempo.

En Septiembre de 1982 la estructura poblacional de C. obtusifolia (Fig. 5.3) muestra las características de una población joven, donde las categorías inferiores de altura están representadas en una proporción elevada; por tratarse de una cohorte (individuos coetáneos), la pirámide consta de pocas categorías; las diferencias dadas entre individuos en altura, pueden estar determinadas por el tiempo de germinación y la calidad del micrositio de germinación, por ejemplo la cantidad de irradiación solar en el micrositio. Es posible también, que diferencias genéticas comiencen a definir una jerarquía de tamaños (cf. Harper, 1977) ya que en esta etapa tan temprana para la misma especie, en ambos sitios, la estructura poblacional muestra características similares y a medida que transcurre el tiempo, se observa un desarrollo y diferenciación de la pirámide de alturas (Abril de 1984; Fig. 5.3); una pequeña proporción de individuos han alcanzado categorías superiores de tamaño (hasta de 3 m), otra proporción pequeña ocupa las categorías intermedias. Un rasgo sobresaliente es la ausencia de individuos en las categorías inferiores de altura; no existen reclutamientos y de existir, mueren por no soportar la sombra de sus coespecíficos.

La estructuración de la población de H. appendiculatus (Fig. 5.4) en categorías de altura sigue un patrón similar al de C. obtusifolia. Cuando recién se forma el claro, la germinación de

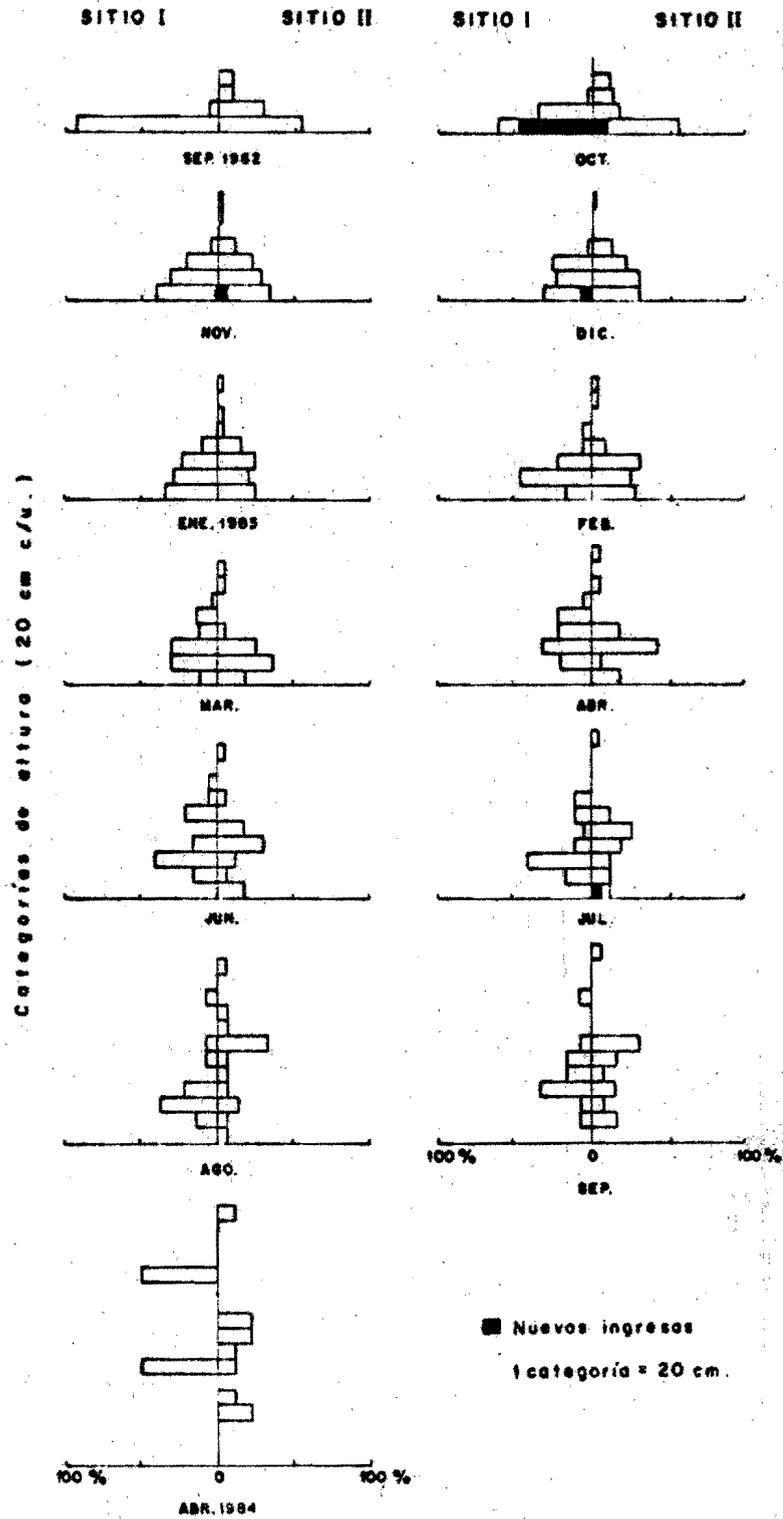


Figura 5.3. Estructura de las poblaciones de *Cecronia obtusifolia* basada en la altura, en la zona de las raíces (Sitio I) y la zona de la copa (Sitio II) de Septiembre 1982 a Abril 1984.

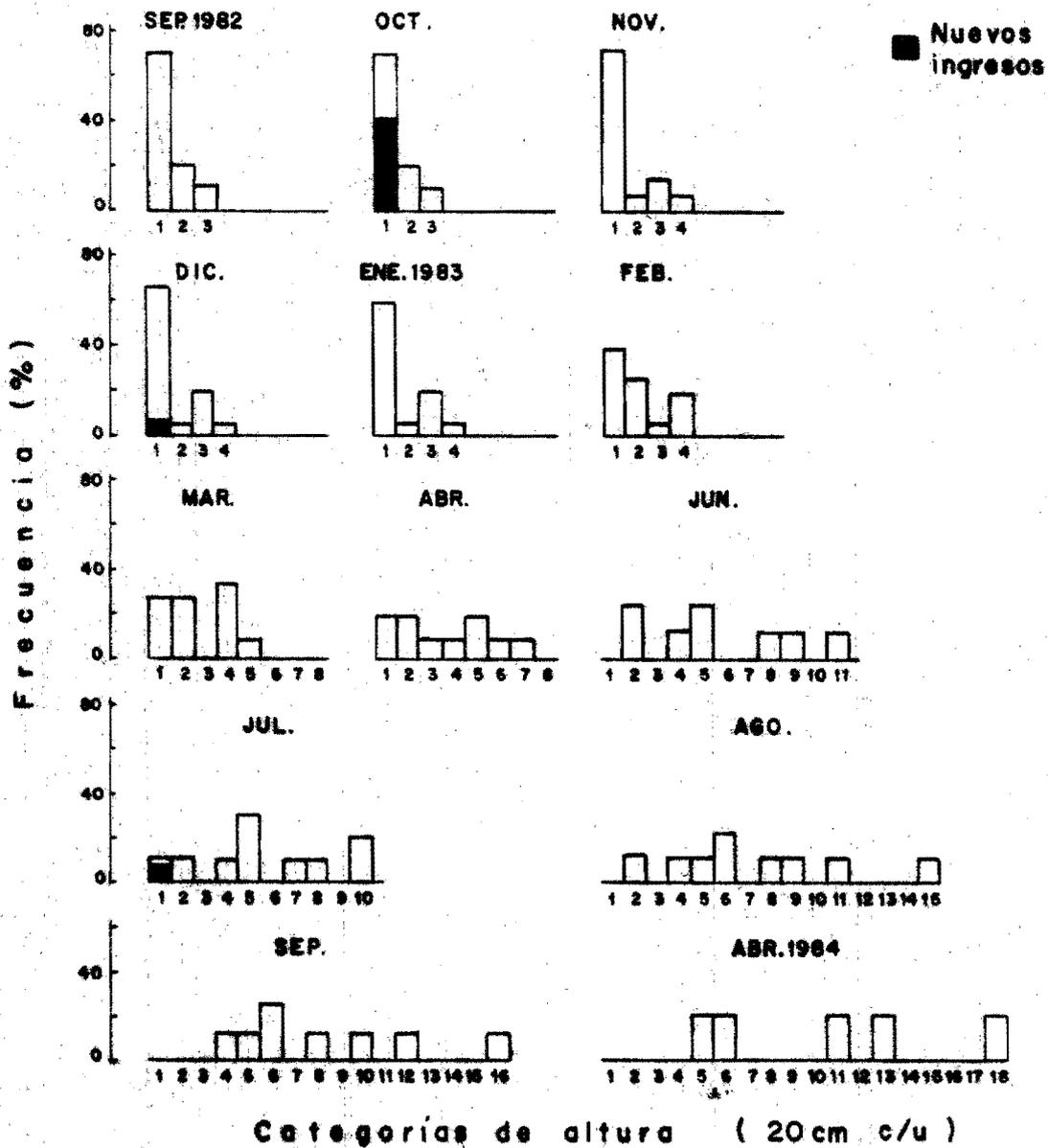


Figura 5.4. Estructura poblacional de *M. appendiculatus* (basada en la altura) en el sitio I (zona de raíces), de Septiembre 1982 a Abril 1984.

las semillas constituye una población coetánea de plántulas que, en sus primeros días, es homogénea en cuanto al tamaño de los individuos. Posteriormente, debido a diferencias en crecimiento entre individuos, existen transiciones de una categoría de altura menor, a una mayor, pueden permanecer en la misma, o regresar a una inferior (por traumas físicos), o morir. En Abril de 1984, al igual que son C. obtusifolia, existe una gran heterogeneidad en la altura alcanzada por los individuos, pero la proporción en cada categoría es más o menos constante (Fig. 5.4). Nuevamente no existen individuos en las categorías inferiores.

Reclutamiento.

Básicamente la incorporación de individuos nuevos a la población (p.ej. de semilla a plántula) en las especies pioneras, está supeditada a la formación de sitios propicios para su establecimiento, como los claros.

En general, para ambas especies, durante la época de lluvias ocurre la germinación de H. appendiculatus a principios del período de lluvias y C. obtusifolia durante todo este período.

Las cohortes estudiadas (Figs. 5.3 y 5.4) son esencialmente nuevos ingresos a las poblaciones (como un todo) de estas especies. Una vez establecida una nueva población de plántulas, la posibilidad de que otros reclutamientos ocurran en el mismo sitio, a través del tiempo, es baja (Figs. 5.3 y 5.4), en parte porque es probable que el banco de semillas se ha agotado, y

porque debido a las densidades ya establecidas, no existan sitios propicios (sensu Harper, 1977), para el establecimiento de nuevos reclutas.

Para las poblaciones estudiadas en los sitios I y II, se observó que el período de germinación y reclutamiento se lleva a cabo en un lapso de tiempo corto (Figs. 5.3 y 5.4), de aproximadamente cuatro meses. Los individuos que germinaron tardíamente, generalmente no crecieron tan rápido como los precedentes (en H. appendiculatus), o murieron poco tiempo después (en C. obtusifolia); en ambos casos, parece haber una relación con el stress lumínico. Más tarde en el tiempo (Julio de 1983), vuelven a ocurrir germinaciones en los sitios de estudio para ambas especies, lo que refleja que además de existir una tendencia estacional en la germinación, también se evidencia que nuevos sitios para colonizar se abren como consecuencia de una reducción en la densidad de las poblaciones (ver Tabla 5.1 y Figs. 5.3 y 5.4) o la llegada por dispersión de nuevas semillas (principalmente de H. appendiculatus).

Es evidente la importancia que tiene el conocimiento del banco de plántulas de las especies pioneras en sitios perturbados, para la comprensión del proceso de regeneración; sin embargo, así como de las etapas posteriores a la de plántula, y de una manera completa integrar la demografía de estas especies a la "demografía de la sucesión".

Crecimiento y Morfología.

Una de las características de las especies pioneras es su elevada tasa de crecimiento (en altura y diámetro), y es común encontrar datos sorprendentes sobre la ganancia en altura en un año, generalmente por pocos individuos (Richards, 1952; Schulz, 1960).

En este estudio hemos seguido la ganancia en altura a través del tiempo en cohortes (plántulas) de C. obtusifolia y H. appendiculatus, registrando los individuos mensualmente. Los resultados se muestran en la Figura 5.5; en general ambas especies presentan patrones de incremento en altura similares, y aunque en ambas existe una gran variación individual, es ésta en H. appendiculatus mucho más notable. Tan sólo siete meses después del establecimiento (Abril de 1983), las plantas habían alcanzado ya una altura promedio de ca. de 70 cm (cf. Fig. 5.5).

Respecto a la proporción de incremento en altura de un mes a otro, puede observarse que en un principio el porcentaje de incremento es muy alto (>100% en C. obtusifolia -Fig. 5.5a- y cercano al 80% en H. appendiculatus -Fig. 5.5b-). A medida que transcurre el tiempo, la proporción de incremento en la altura mensual declina debido a la asignación de energía a la producción de un mayor número de hojas (H. appendiculatus) o a un incremento en el área foliar (C. obtusifolia), y a un incremento en el diámetro. En H. appendiculatus (Fig. 5.5b) la proporción de incremento mensual fluctúa en el tiempo.

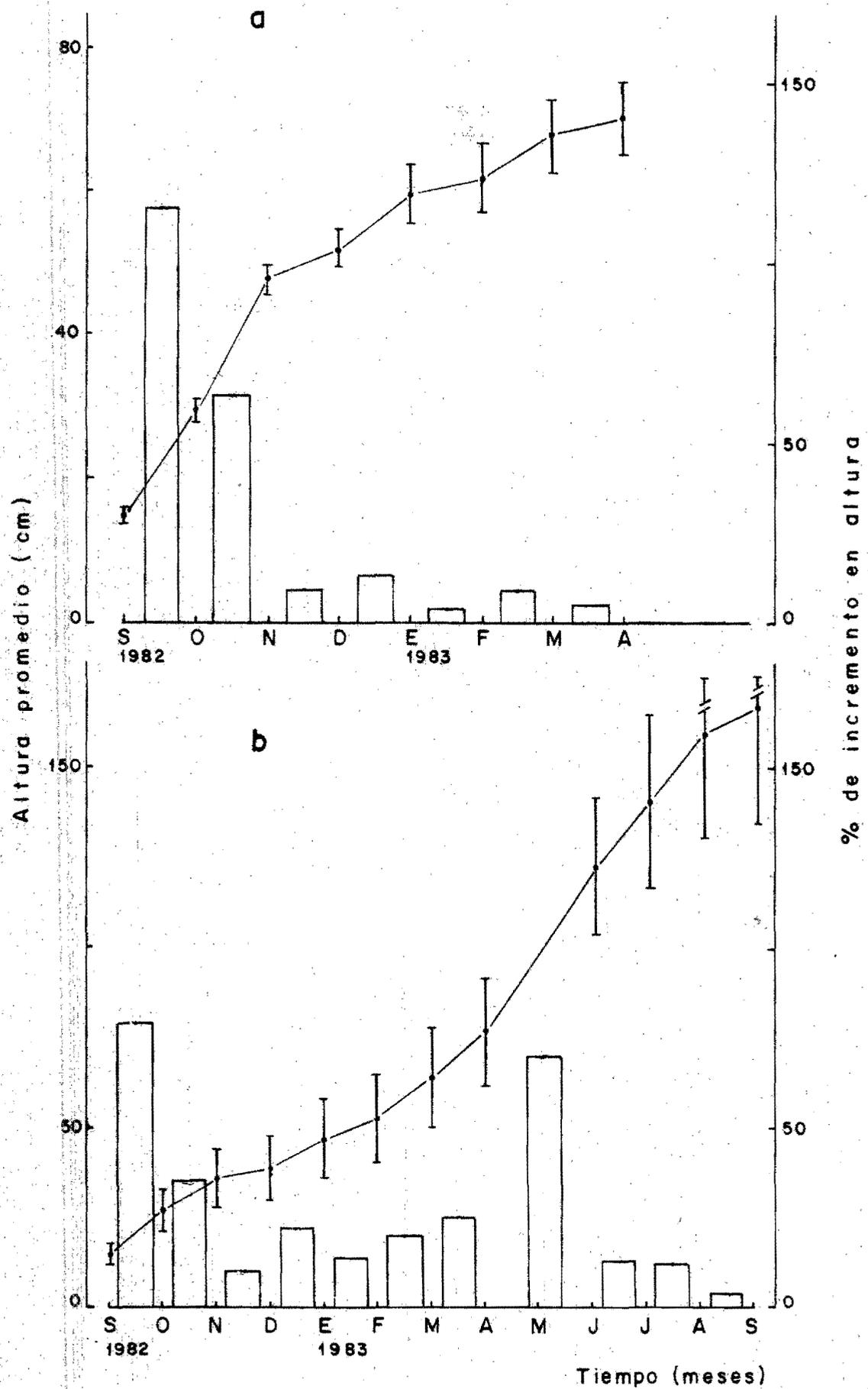


Figura 5.5. Altura promedio (curva) para *C. obtusifolia* (a) y *H. appendiculatus* (b) en el tiempo y proporción de incremento en altura (en barras) de un mes a otro. Todos los puntos son $x \pm 1$ E.S.

Como se había mencionado, las especies pioneras muestran altas tasas de crecimiento, aunque existen diferencias entre especies en los patrones de crecimiento y ramificación. En el caso de C. obtusifolia y H. appendiculatus se han encontrado que difieren en su modelo arquitectural; para C. obtusifolia se ha determinado que presenta el modelo de Rauh (Torquebiau, 1981; Fig. 5.6), mientras que H. appendiculatus presenta el modelo de Scarrone (Torquebiau, 1981), como se observa en la Fig. 5.7 (O. Chávez (com. pers.) sugiere que en realidad H. appendiculatus también presenta el modelo de Rauh).

Torquebiau (1981) menciona que la reiteración adaptativa no existe, por lo general, en las especies pioneras; esto es cierto en el caso de C. obtusifolia, pero en H. appendiculatus la reiteración adaptativa es la regla, constituyendo una excepción en las pioneras.

Respecto a la estrategia seguida por cada especie en la captación de energía lumínica, existen diferencias interesantes. En H. appendiculatus a medida que transcurre el tiempo, el área foliar promedio por hoja, se incrementa, conforme crece el individuo, de una área foliar muy pequeña en las plántulas, a un valor superior a 100 cm^2 (Fig. 5.8a) en individuos con una altura de ca. 1 m. Al mismo tiempo, conforme avanza el tiempo, el número de hojas promedio por individuo se incrementa notablemente (Fig. 5.8b). En contraste a los resultados obtenidos en H. appendiculatus, en C. obtusifolia el número de hojas promedio por planta

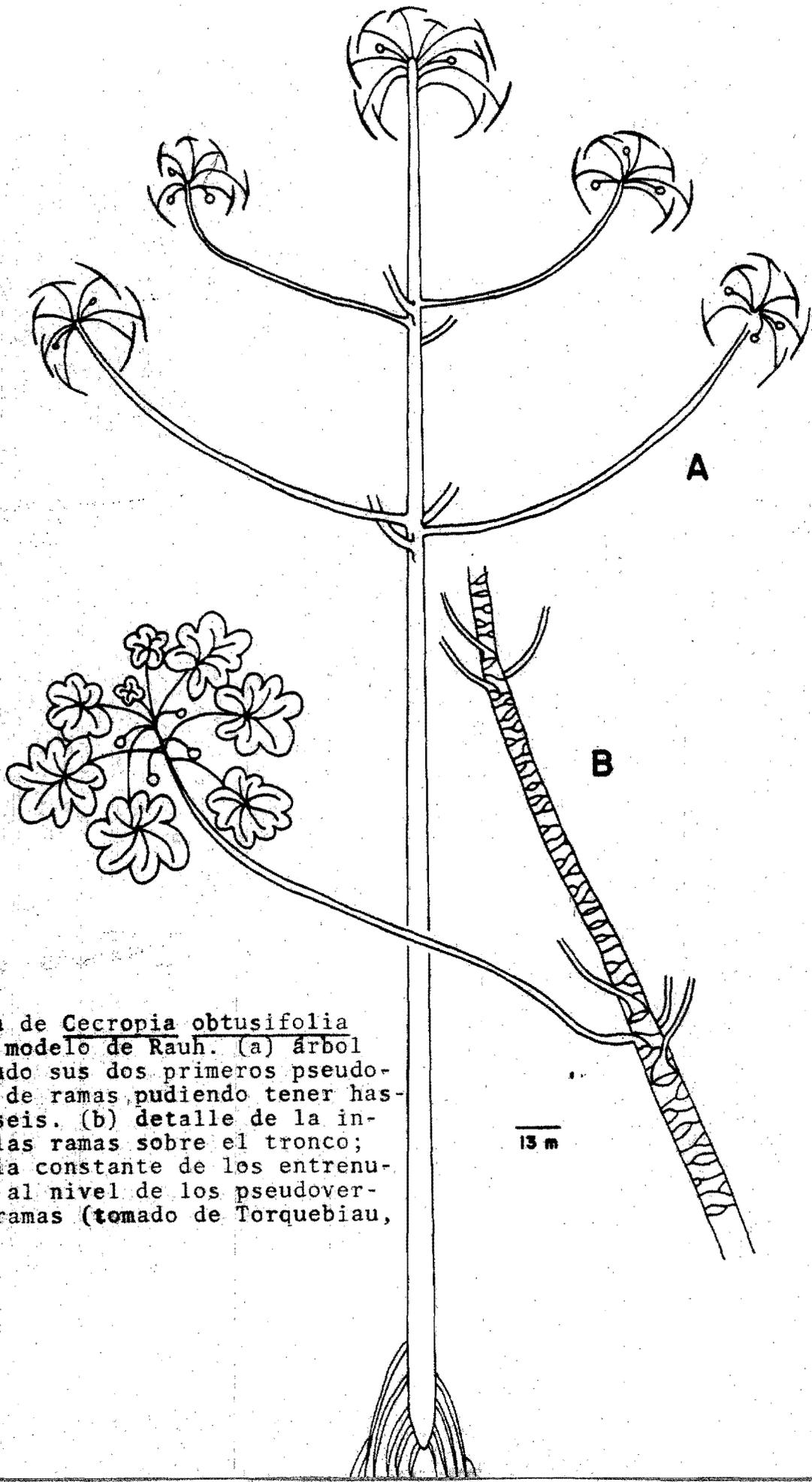


Figura 5.6.

Arquitectura de *Cecropia obtusifolia* (moraceae), modelo de Rauh. (a) árbol joven portando sus dos primeros pseudoverticilios de ramas, pudiendo tener hasta cinco o seis. (b) detalle de la inserción de las ramas sobre el tronco; note la talla constante de los entrenudos entre y al nivel de los pseudoverticilos de ramas (tomado de Torquebiau, 1981).

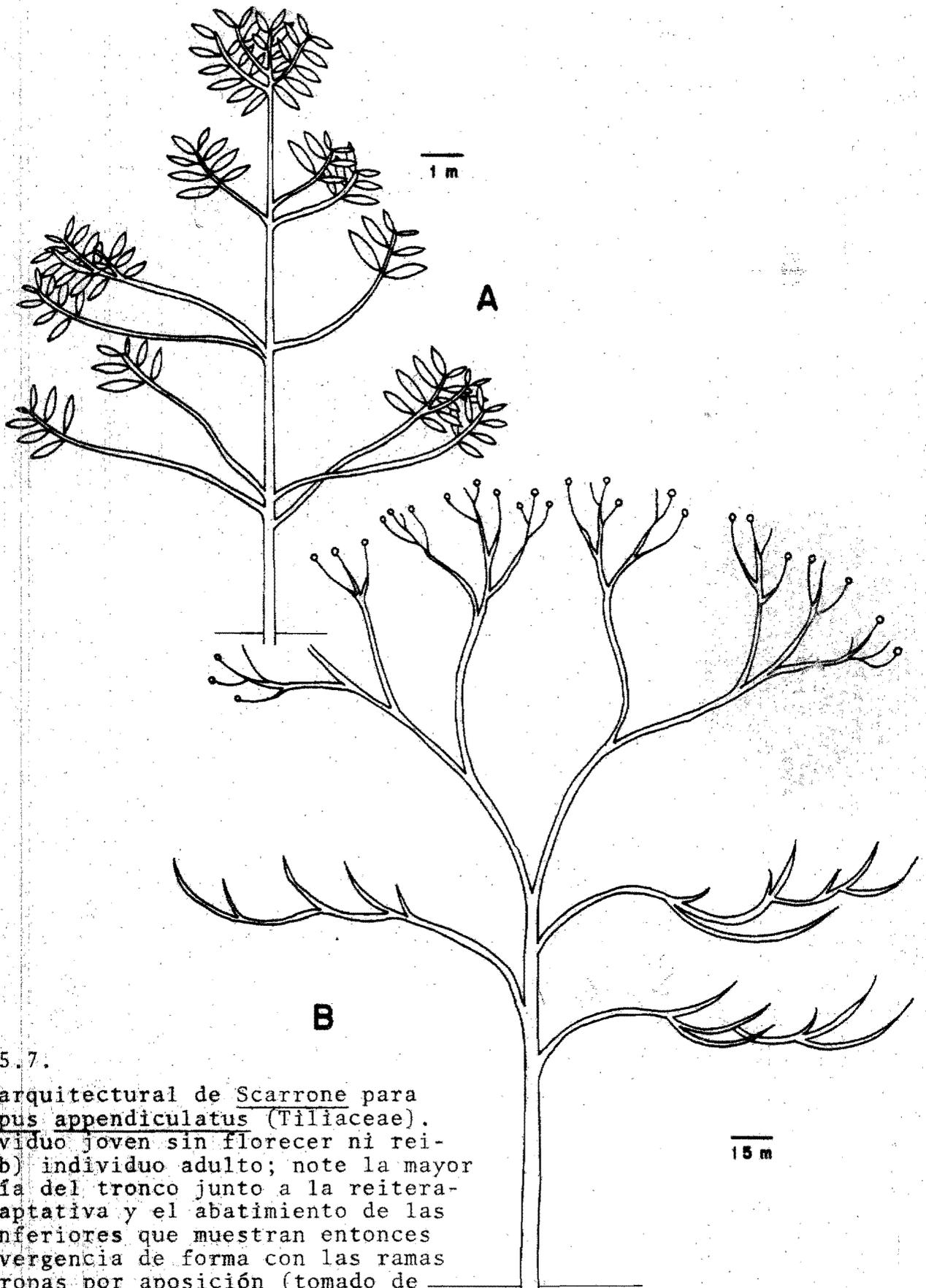


Figura 5.7.

Modelo arquitectural de Scarrone para *Helicarpus appendiculatus* (Tiliaceae).
 a) individuo joven sin florecer ni reiteration; b) individuo adulto; note la mayor dicotomía del tronco junto a la reiteration adaptativa y el abatimiento de las ramas inferiores que muestran entonces una convergencia de forma con las ramas plagiótropas por aposición (tomado de Torquebiau, 1981).

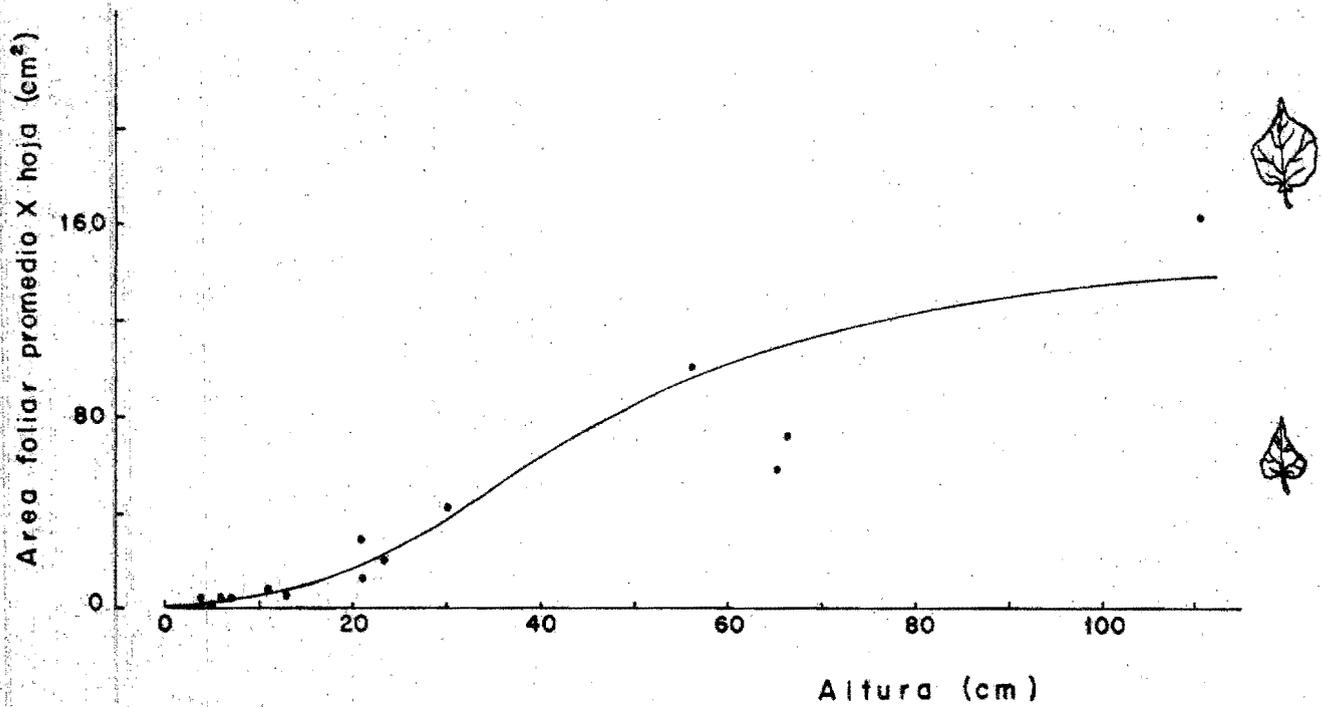


Figura 5.8a. Curva del incremento del área foliar por hoja con la altura, en H. appendiculatus.

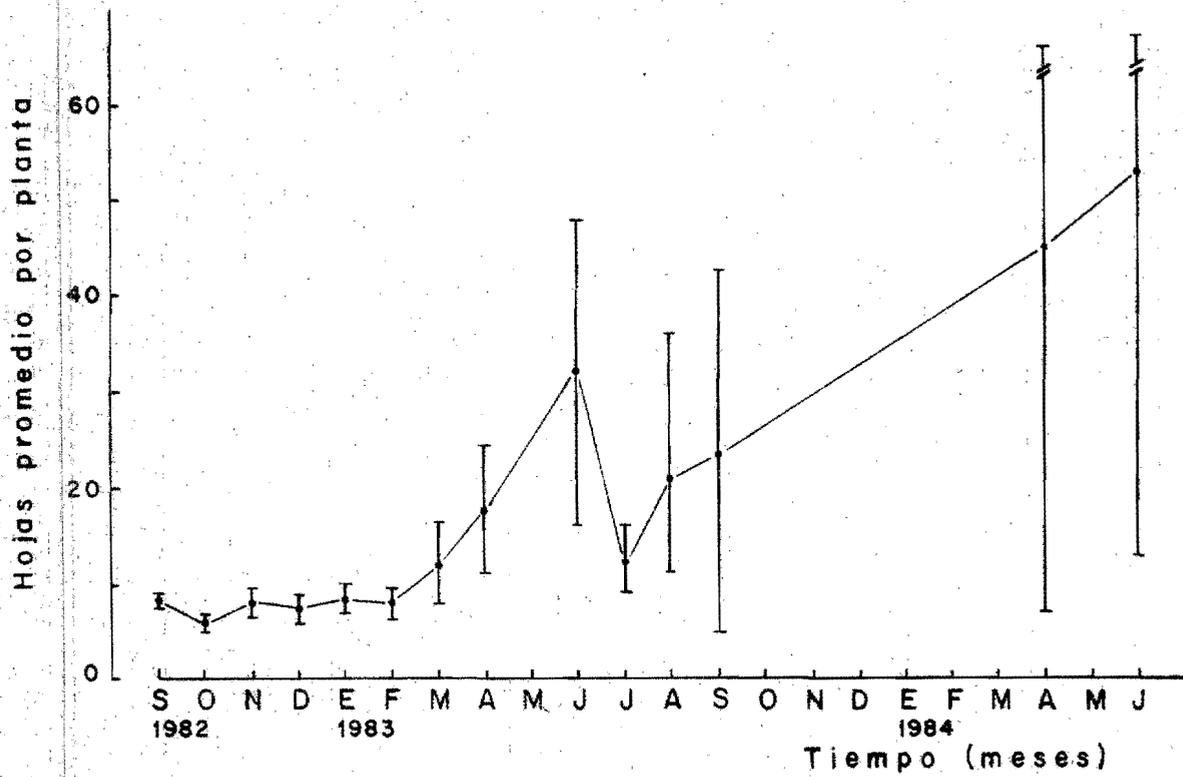


Figura 5.8b. Número de hojas promedio por planta a través del tiempo en *H. appendiculatus* ($\bar{x} + 1 \text{ E.S.}$).

permanece constante, durante los primeros 21 meses de edad con poca variación entre individuos (Fig. 5.9b). Sin embargo, un hecho notable en C. obtusifolia es que a una determinada altura cambia la morfología de sus hojas (Fig. 5.9a), de las infantiles a las que prevalecen en los adultos (ver Apéndice II). La magnitud de cambio en área foliar es muy grande; de una área foliar promedio por hoja muy pequeña en un principio (ca. 1 cm^2 a 1.5 meses de edad), alcanza valores cercanos a 600 cm^2 promedio por hoja en individuos de ca. 1.5 m de altura o ca. 12 meses de edad (Fig. 5.9a).

Estos resultados ilustran como dos especies pioneras 'resuelven' el problema de la captación de energía en forma contrastante una incrementa su área foliar por ramificación temprana (H. appendiculatus) y producción de numerosas hojas (sin incrementar notablemente el área foliar de cada hoja), mientras la otra (C. obtusifolia) mantiene desde plántula hasta juvenil (de hasta 3 m) un número constante de hojas, pero incrementa el área de cada hoja cambiando notablemente la morfología foliar.

Sobrevivencia.

Los resultados de sobrevivencia para C. obtusifolia y H. appendiculatus, muestran algunas diferencias notables (Fig. 6.10). En ambas especies, al principio, la mortalidad es muy alta, sin embargo, en el transcurso del período de estudio, se presentan diferencias en la sobrevivencia de cada especie entre las zonas, y también entre la sobrevivencia de las especies dentro de una misma zona.

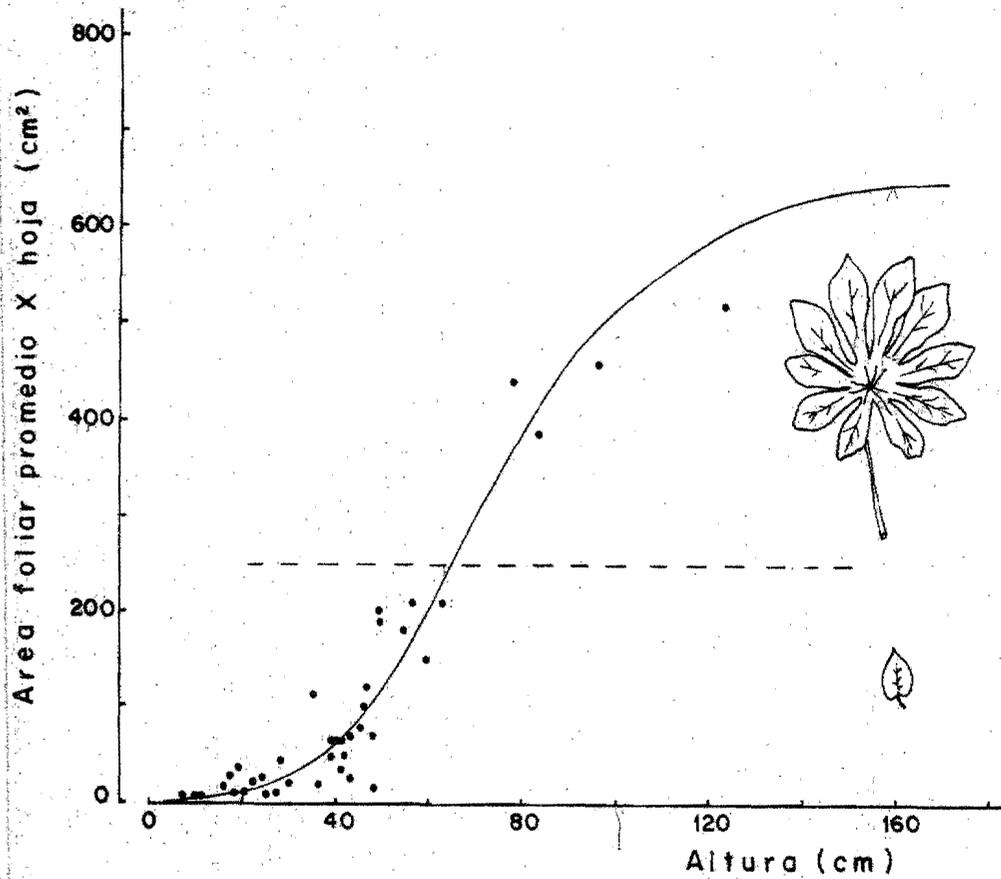


Figura 5.9a. Curva de incremento en el área foliar por hoja con la altura en *C. obtusifolia*. El notable incremento de área se corresponde con un cambio en la morfología de la hoja.

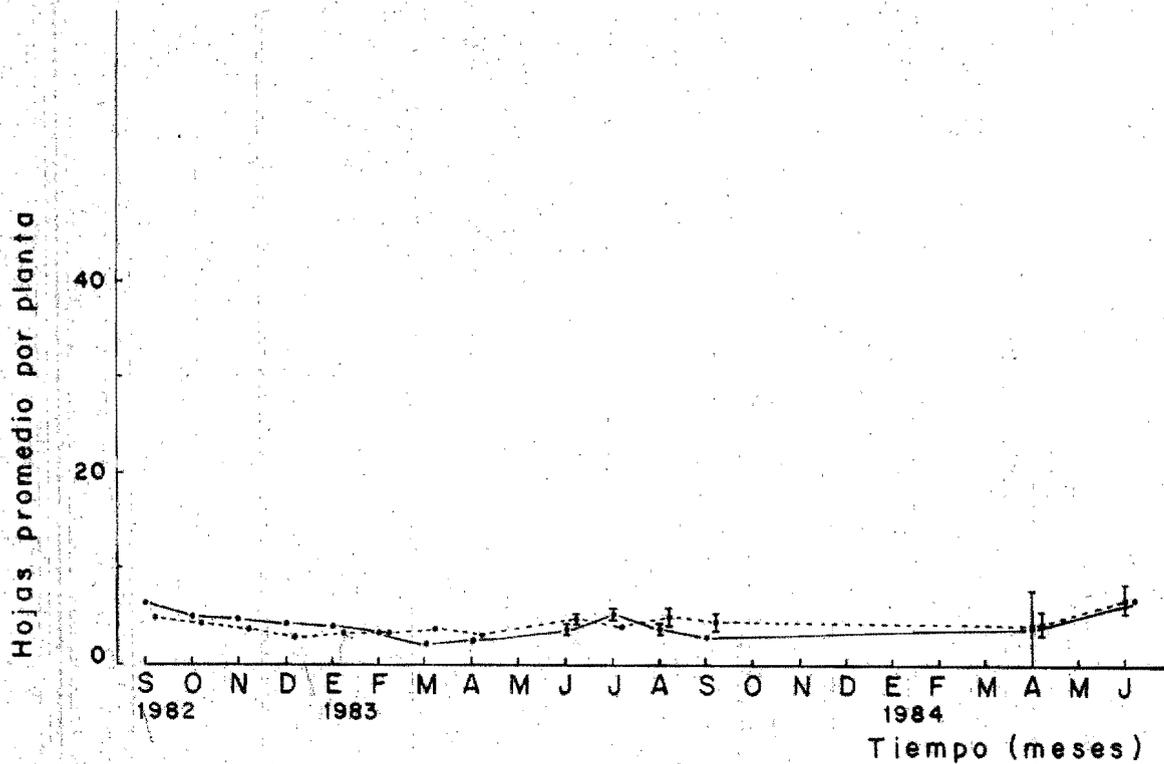


Figura 5.9b. Número promedio de hojas por individuo en el tiempo para *C. obtusifolia* en el sitio I (—) y sitio II (- - -). Note la constancia en el número de hojas y la poca variación entre individuos (los datos corresponden a individuos todavía no ramificados).

En C. obtusifolia (Fig. 5.10a), se observa que la mortalidad sigue un patrón similar en las dos zonas del claro, aunque en la zona de la copa (sitio II) la mortalidad fue más intensa que en la zona de la raíz (sitio I) durante los primeros siete meses; después de ésto, la sobrevivencia de los individuos de C. obtusifolia en la zona de la copa se mantuvo constante, durante cinco meses, con aproximadamente el 22% de individuos sobrevivientes de la cohorte original. En la zona de raíces, en contraste, la sobrevivencia siguió declinando drásticamente. El porcentaje de sobrevivientes actual (Octubre de 1984), se ha mantenido constante desde Abril de 1984, con un valor de sobrevivencia cercano al 15% en la zona de la copa y un valor de sólo aproximadamente 1.5% en la zona de la raíz (cf. Fig. 5.10a). Parece ser que después de un patrón inicial (hasta ca. 6 meses) relativamente similar, la zona de raíces constituye una zona de mayor riesgo de muerte para las plantas de C. obtusifolia (ver discusión en este Capítulo).

Los resultados anteriores contrastan con los obtenidos en H. appendiculatus (Fig. 5.10b). En la zona de la copa de cohorte de H. appendiculatus tuvo, desde el principio, una tasa elevada de mortalidad, llegando al 100% seis meses después (Marzo de 1983); de manera inversa, en la zona de la raíz la sobrevivencia de los individuos declina ligera y gradualmente a través del tiempo, hasta llegar a un valor de 41% en Abril de 1984, y ha permanecido constante hasta Octubre de 1984.

Agrupando a los individuos de C. obtusifolia de ambas zonas (raíz y copa) en una sola cohorte, se observa que la probabilidad

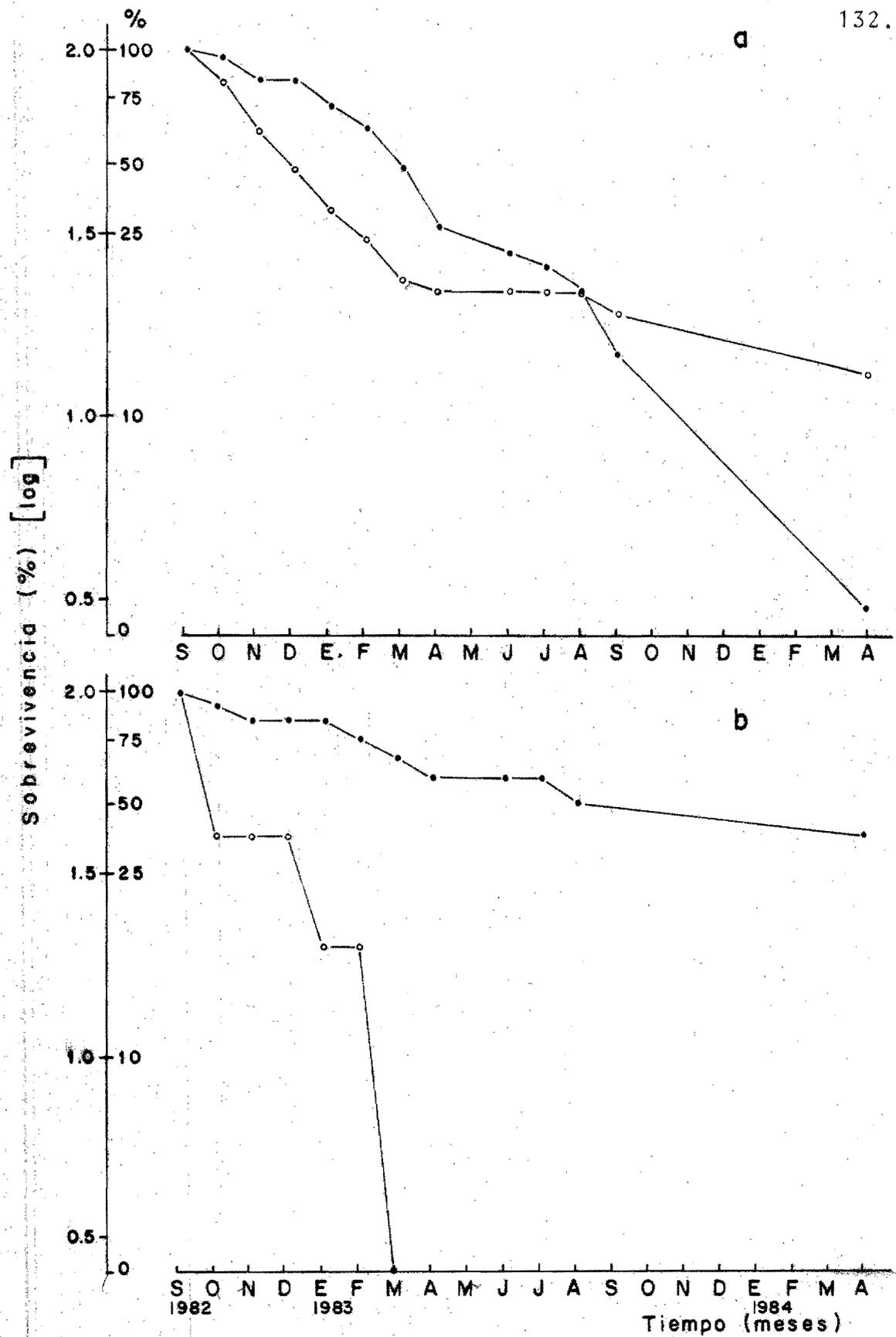


Figura 5.10. Curvas de sobrevivencia para las cohortes de Cecropia obtusifolia (a) y Heliocarpus appendiculatus (b); en la zona de la copa (o) y en la zona de raíces (●); note las diferencias entre las especies en ambos sitios. (ver detalles en el texto).



de muerte es constante, al menos, durante los primeros veinte meses de vida (Fig. 5.11); y la curva de sobrevivencia se aproxima a la del Tipo II de Deevy, es decir, una mortalidad exponencial negativa. Se ha graficado también la curva de H. appendiculatus (población de la zona de la raíz) para comparar la sobrevivencia de esta, con la de C. obtusifolia (Fig. 5.11). En general, puede observarse que H. appendiculatus muestra una mejor sobrevivencia que C. obtusifolia. Resulta sorprendente el hecho de que ambas especies, muestren una sobrevivencia diferente en diferentes sitios (Fig. 5.10); esto habla de la gran influencia que la heterogeneidad espacial puede tener en las posibilidades de éxito de las poblaciones de diferentes especies que se establecen en los claros.

Herbivoría.

En la Tabla 5.2 se muestran los resultados del número de tipos de daños, y la diversidad (usando el índice de Shannon-Wiener) de los mismos, para ambas especies y en ambos sitios, durante los primeros cuatro meses de vida de las plantas.

El número de daños causados por herbívoros y el índice de diversidad, muestran variación en el tiempo y entre sitios para las dos especies. La presencia de un tipo de daño determinado, no implica que este sea ocasionado por un tipo específico de herbívoro, aunque éste último tampoco puede excluirse. El número de tipos de daño oscila entre 3 y 9, pero, notablemente, en todos los casos, los herbívoros responsables del daño fueron insectos;

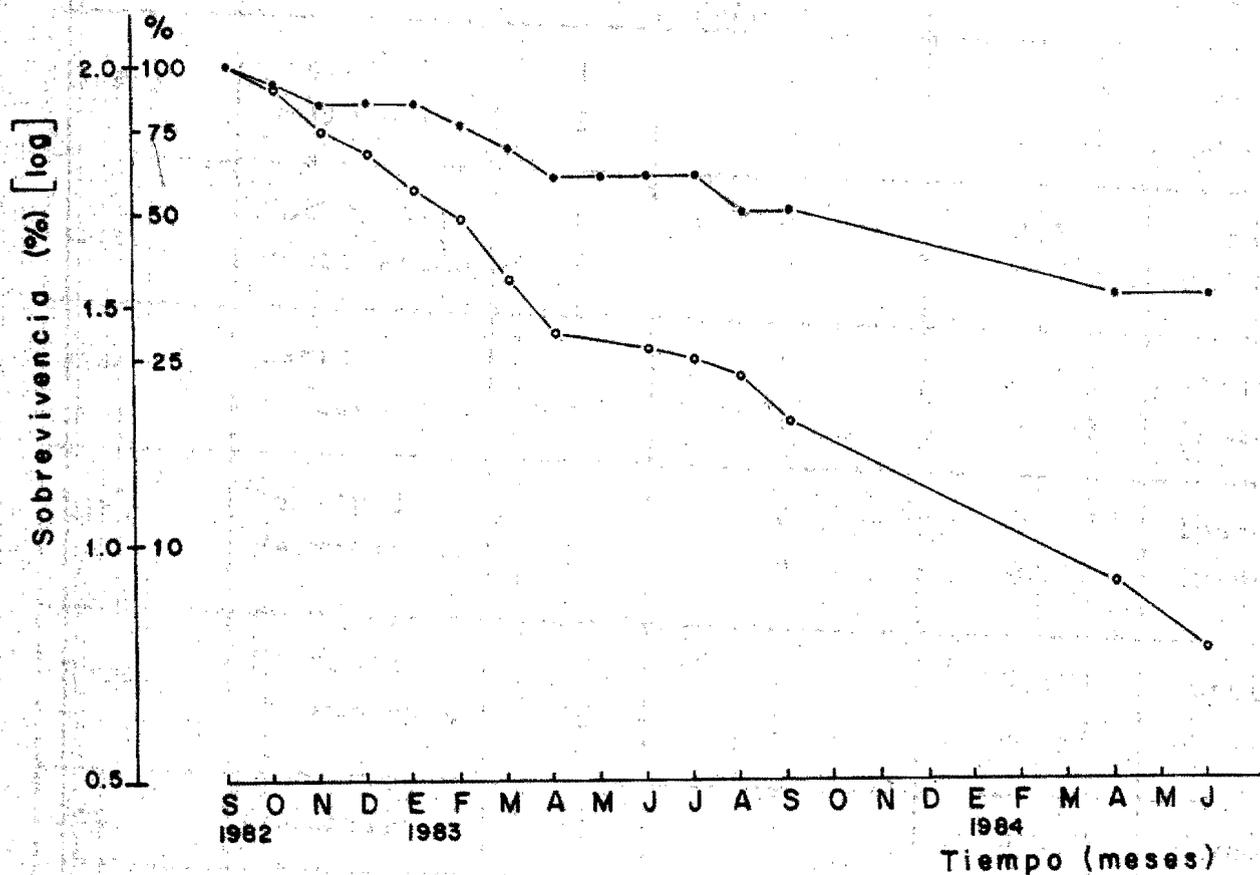


Figura 5.11. Curvas de sobrevivencia para *Heliocarpus appendiculatus* (●) (población del sitio I) y *Cecropia obtusifolia* (○) (poblaciones de los dos sitios) de Septiembre de 1982 a Junio de 1984.

no se encontraron evidencias de qué herbívoros como mamíferos, causen daños a las plántulas de estas especies.

El índice de diversidad de daños varía en ambas especies dependiendo no sólo de la presencia de ellos, sino también de la frecuencia relativa de cada uno (Tabla 5.2). Para C. obtusifolia el rango de diversidad de daños (0.372-2.722) es mayor al de H. appendiculatus (0.127-0.55), y el número de daños en C. obtusifolia aumenta con el tiempo, mientras que en H. appendiculatus disminuye. Se observa que aunque el número de tipo de daños es elevado (p.ej. 9), generalmente uno de los tipos predomina, haciendo que los valores de diversidad, en general, se mantengan bajos.

La diversidad de daños que una población puede sufrir, puede variar a lo largo del tiempo, dependiendo de la época del año; sin embargo, este aspecto requiere de un conocimiento de la comunidad de herbívoros presentes en el año, y la interacción e impacto en las especies pioneras.

En lo referente a la intensidad de daño promedio para las dos especies, se ha calculado mensualmente un índice de herbivoría (IH) promedio (cf. Fig. 5.3) para los dos sitios (Fig. 5.12).

En Septiembre de 1982, al inicio del establecimiento, se observa que los IHs son similares y bajos en las dos especies (Fig. 5.12). El IH se incrementa en las dos especies hasta valores promedio de 25% (categoría de daño 2) del área foliar consumida en C. obtusifolia (Fig. 5.12a) y el 15% en H. appendiculatus (Fig. 5.12b) (ambas en Diciembre de 1982); posteriormente comienza a fluctuar en el

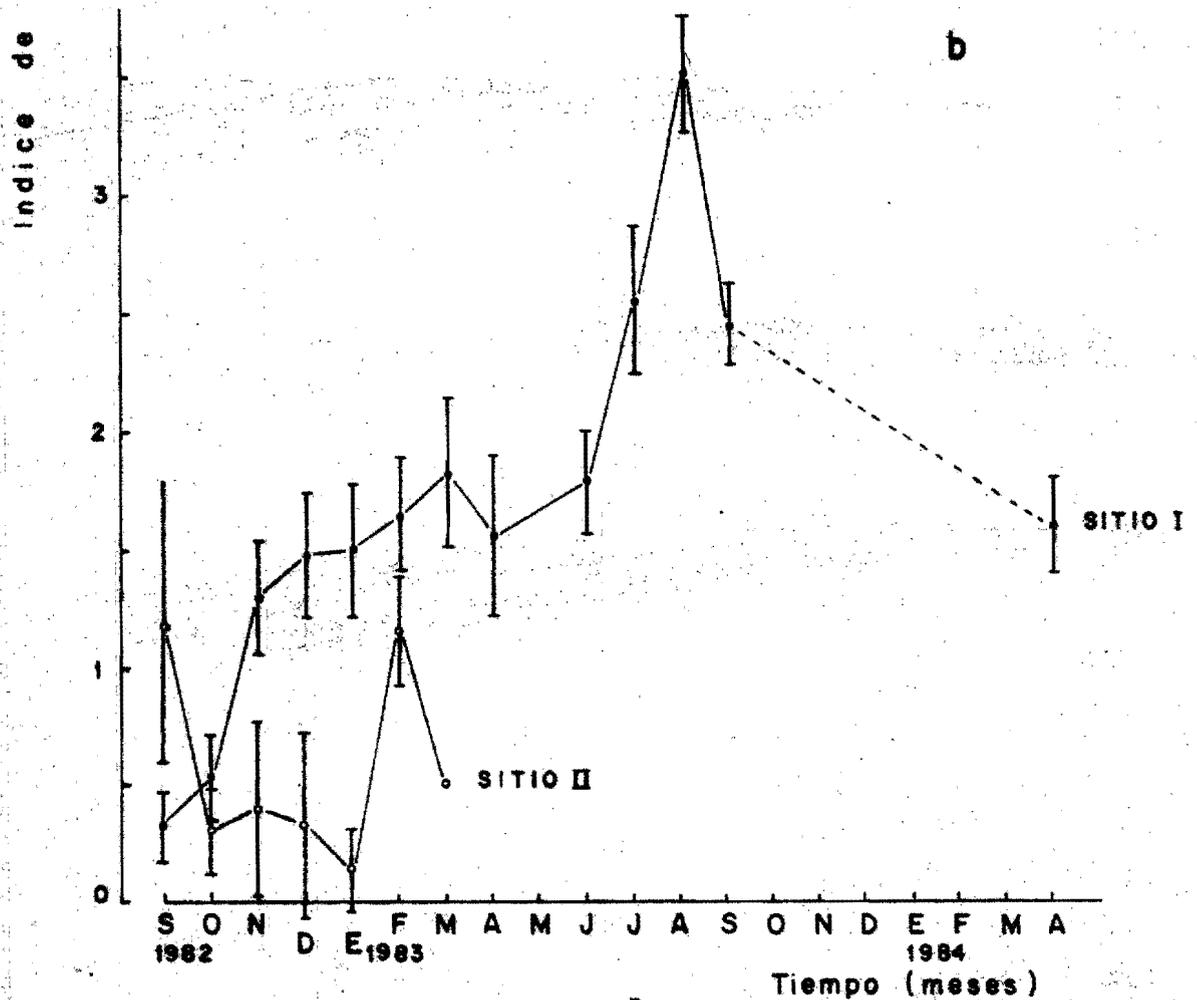
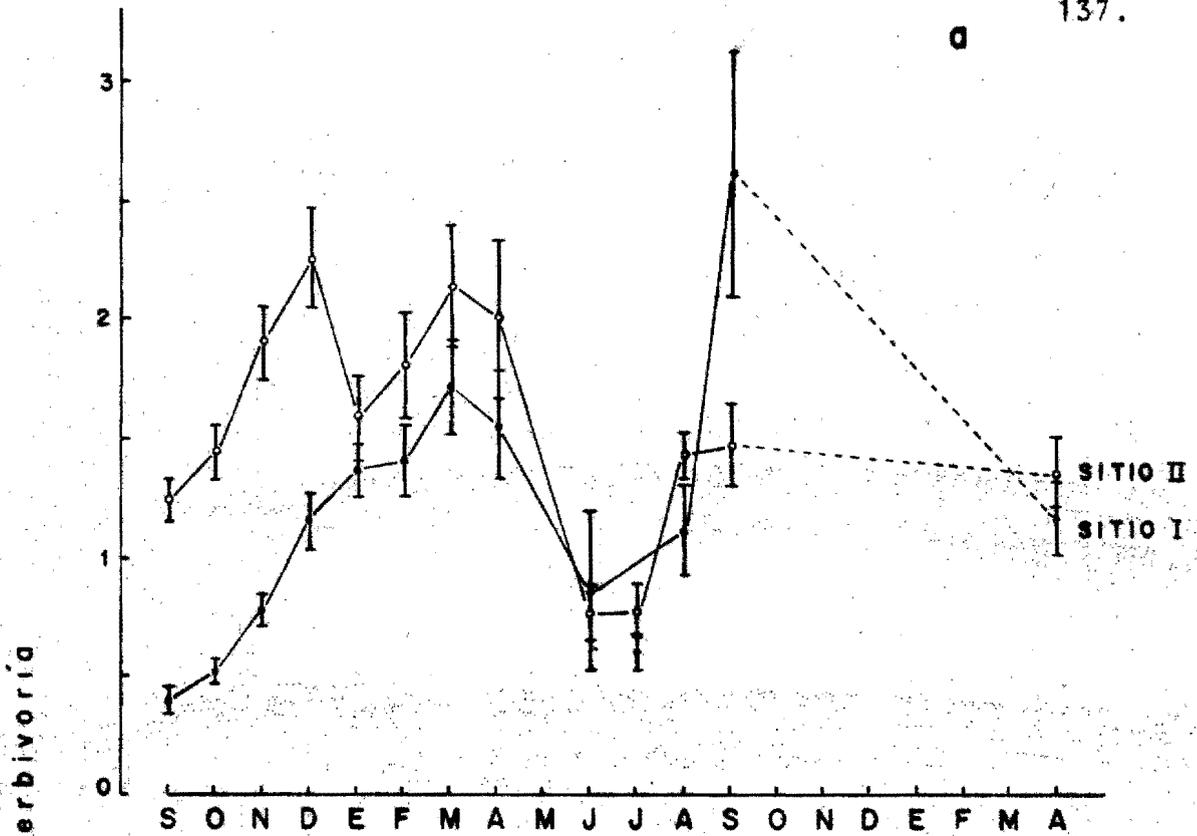


Figura 5.12. Indices de Herbivoría ($\bar{x} + 1$ E.S.) mensuales obtenidos para las poblaciones Cecropia (a); Heliocarpus (b), en el sitio I y II.

en el transcurso del tiempo. Existe un descenso notable en el IH en la época seca en las dos cohortes de C. obtusifolia (a menos del 10% del área foliar consumida), y menos marcado en H. appendiculatus (hasta el 17%) en el sitio I. En época de lluvias, el IH en ambas especies se incrementa notablemente a valores del 35% de área foliar consumida por herbívoros en C. obtusifolia, y mayores de 50% en H. appendiculatus (Fig. 5.12 a y b).

El hecho más sobresaliente, es que el IH varía de un individuo a otro y entre especies; no obstante, parece que existe un patrón a lo largo del año en la presión por herbívoros, aumentando en la época de lluvias.

Discusión.

Los resultados presentados aquí, muestran aspectos notables de la biología de la especies pioneras estudiadas durante la colonización en los claros.

El hecho más sobresaliente se refiere precisamente a la gran heterogeneidad espacial entre y dentro de los claros. Un ambiente físico heterogéneo puede influenciar la dinámica de una especie pionera particular y por lo tanto el curso de regeneración en un sitio. No obstante, existen otros factores como los bióticos, que han sido explorados muy poco y que requieren un estudio detallado, por ejemplo, las interacciones planta-planta y planta-herbívoro.

En este estudio, hemos encontrado que existe variación en distintos parámetros de la adecuación de los individuos y en la diná-

mica de una población, en distintos sitios.

Un ejemplo de esto, son las densidades a las que cada especie ocurre en cada zona del claro (Tabla 5.1). La densidad de plántulas de C. obtusifolia en la zona de la copa y raíz del claro, son mucho mayores que las de H. appendiculatus, sin embargo, aunque el número de individuos que representan a una especie sea elevado en un sitio, esto no garantiza que esta presente en las generaciones ulteriores, ya que también, puede ocurrir una tasa de mortandad alta.

Se han detectado diferencias en la sobrevivencia de los individuos de las dos especies en las dos zonas del claro (Fig. 5.10): mientras que actualmente C. obtusifolia tiene una mejor sobrevivencia en la zona de la copa, H. appendiculatus tiene una mortandad mayor en la misma; lo contrario ocurre en la zona de la raíz donde la sobrevivencia de H. appendiculatus fue mucho mejor que la de C. obtusifolia. Orians (1982) propone que el mecanismo de aumento en la riqueza de especies en las selvas pueda ser el siguiente: algunas especies presentan mejores aptitudes para colonizar una zona y otra del claro, de tal forma que están 'restringiendo' su amplitud de nicho; si esto ocurre, entonces el número de especies que potencialmente pueden llenar un claro es mayor, es decir, depende del número de micrositos o zonas diferentes viables a la colonización de un conjunto de especies.

Brandani et al. (ms.) han encontrado que algunas especies muestran 'preferencias' por colonizar una zona del claro; por ejemplo,

C. obtusifolia que coloniza la zona de la copa muestra una relación con dos factores del claro: tamaño (superficie) y edad; es decir, coloniza la zona de la copa bajo ciertas circunstancias: un tamaño de claro apropiado (Brokaw, en prensa) y la edad del mismo (recordemos que la colonización de las distintas zonas del claro no es sincrónica). Brokaw (en prensa) ha probado que las pioneras, por ejemplo, colonizan el claro si este presenta una superficie mínima de mayor de 150 m^2 (ver también Tabla 1 de Brokaw, 1985; Brokaw, 1982b; Foster y Brokaw, 1982). Es posible también, que una especie muestre una mayor tolerancia al stress lumínico. Por ejemplo, H. appendiculatus tuvo una mejor sobrevivencia en la zona de la raíz del claro y C. obtusifolia, por otro lado, tuvo aquí una alta mortalidad; una posible explicación es que H. appendiculatus es más 'plástico' y por lo tanto, puede soportar la sombra, mientras que C. obtusifolia no. Datos que apoyan esto, han sido aportados por Fetcher (en prensa) para H. appendiculatus en Costa Rica. Es posible que la tolerancia de C. obtusifolia a la sombra sea menor que la H. appendiculatus.

Las diferencias encontradas en este estudio en cuanto a la sobrevivencia de C. obtusifolia y H. appendiculatus no indican, por sí solas, que ambas especies muestren preferencia por colonizar una zona del claro u otra (Orians, 1982), sino que estas diferencias ilustran un hecho más importante que la heterogeneidad expresada dentro de los claros y entre claros determina, en cierta medida, la composición futura (vía sobrevivencia diferencial de las especies) en un punto de la comunidad.

Los factores de mortalidad de los individuos dentro de cada zona del claro pueden ser diversos, y cada uno tener una importancia diferente para las dos especies. En la Tabla 5.3 se resumen los agentes de mortalidad de los cuales se han identificado tres (patógenos, herbívoros defoliadores y traumas físicos), en las dos especies en ambos sitios.

Los agentes son bióticos (insectos defoliadores y patógenos) y físicos (traumas por la caída de ramas). No obstante se desconoce el agente de mortalidad de un gran porcentaje de individuos (Tabla 5.3).

En C. obtusifolia se ha detectado que un porcentaje no mayor del 40% de los individuos muertos, sobre todo en los primeros meses, puede ser atribuido a los herbívoros (tanto defoliadores como chupadores de savia); no obstante, un porcentaje considerable de las muertes no ha podido ser explicado.

Respecto a los factores físicos, un aspecto sobresaliente de ellos lo constituyen los traumas físicos (caída de ramas, bejucos, etc.), que han mostrado ser mucho más importantes en la zona de la copa (Tabla 5.3a). La influencia de estos dos factores físicos puede afectar la sobrevivencia individual.

Debido a que el ramaje y troncos del árbol caído requieren de cierto tiempo para descomponerse y formar un sustrato firme como el de la zona de la raíz, la germinación y el establecimiento de las especies pioneras se ve retrasado (al parecer, con excepción de C. obtusifolia); una vez establecidos los individuos, también

Tabla 5.3. Porcentaje mensual de muertes atribuidas a distintos factores* en *Cecropia obtusifolia* (a) en los sitios I y II y *Heliocarpus appendiculatus* (b) en los sitios I y II.

(a) Sitio I

Causa	Oct.	Nov.	Dic.	Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Sep.
N	2	13	5	7	10	10	14	----	7	2	2	3
?	100.00	61.53	60.00	57.14	60.00	40.00	35.71	----	42.85	100.00	100.00	66.66
P	----	15.38	40.00	28.57	20.00	10.00	14.28	----	----	----	----	----
H	----	23.07	----	14.28	20.00	40.00	42.85	----	42.85	----	----	33.33
T	----	----	----	----	----	10.00	7.14	----	14.28	----	----	----

(a) Sitio II

N	12	13	9	8	4	6	2	----	----	----	----	2
?	25.00	40.00	55.55	12.50	25.00	33.33	50.00	----	----	----	----	50.00
P	25.00	25.00	----	----	----	16.66	----	----	----	----	----	----
H	25.00	10.00	----	87.50	75.00	33.33	----	----	----	----	----	50.00
T	25.00	25.00	44.44	----	----	16.66	50.00	----	----	----	----	----

(b) Sitio I y II

N	3	7	----	1	1	2	3	----	2	----	2	----
?	----	71.42	----	100.00	100.00	100.00	100.00	----	100.00	----	50.00	----
P	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----
H	66.66	14.28	----	----	----	----	----	----	----	----	50.00	----
T	33.33	14.28	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

* N = número total de individuos muertos en ese mes; ? = causa de muerte desconocida; P = muerte por patógenos; H = muerte producida por herbívoros defoliadores; T = traumas físicos, como caída de ramas.

están expuestos a cambios en el sustrato por rompimiento de las ramas o caída de restos vegetales del dosel. En el sitio II (zona de la copa) hemos encontrado que un porcentaje de las muertes es atribuible a esta causa. Aunque es de mencionarse que C. obtusifolia por presentar raíces pivotantes (fulcrantes), tiene mayores posibilidades que H. appendiculatus de establecerse en esta zona, una vez germinada y establecida aún sobre troncos muy por encima de la superficie del suelo.

Para H. appendiculatus se desconoce, en general, cuales son las causas principales de mortalidad, aunque al parecer son las mismas que en C. obtusifolia. En adición, un análisis de la mortalidad mensual en C. obtusifolia, muestra que las muertes aumentan en los meses de sequía, por lo que el stress hídrico no puede descartarse como posible agente causal de la mortalidad.

Respecto a la herbivoría, aún cuando los IHs en el tiempo muestran valores no muy altos como para influenciar la sobrevivencia (Fig. 5.12) de cada especie, hubo mucha variación; es decir, mientras que algunos individuos tienen valores del IH bajos, otros presentan una intensidad de daño alta; es en estos últimos donde los herbívoros a nivel poblacional es cercana al 25%, pero si comparamos el IH entre individuos observamos que existen diferencias marcadas entre ellos, y en este nivel la herbivoría puede ser un factor de mortalidad importante.

Parecen no existir diferencias en el crecimiento entre las dos especies; no se hicieron análisis estadísticos comparativos por la

razón de que existía una diferencia en el tiempo de emergencia de las poblaciones de cada claro, aunque sería muy interesante analizar si distintos sitios de colonización favorecen diferentes tasas de crecimiento, por ejemplo, en la zona de la copa existe una entrada fuerte de nutrimentos por la descomposición del ramaje, troncos, hojas, flores o frutos del árbol caído (Orians, 1982). Sin embargo, los resultados encontrados muestran que existe una gran variabilidad en el crecimiento entre individuos coetáneos de una población (Fig. 5.5). Esta variación es mucho mayor si comparamos a todos los individuos de una especie establecidos en un claro (Martínez-Ramos y Núñez-Farfán, datos no publicados). Al parecer, las tasas de crecimiento son mayores para individuos que se encuentran más cercanos al centro del claro (Brokaw, com.pers); es decir, las tasas de crecimiento muestran una relación respecto al tamaño del claro, y la posición de un individuo dentro del mismo (Orians, 1982; Bazzaz, 1984).

Bazzaz (1984) ha propuesto que individuos situados equidistantes del centro del claro orientado de Este-Oeste (Fig. 5.13), pueden tener tasas fotosintéticas distintas por una irradiación solar diferencial en cantidad a través de distintas horas del día, y por fluctuaciones en la humedad relativa del aire durante el día.

Los claros estudiados aquí tienen una orientación Este-Oeste, por lo tanto el establecimiento de las poblaciones estudiadas de ambas especies ocurrió en los bordes del claro donde la cantidad de luz recibida es baja; en los límites del claro es posible que

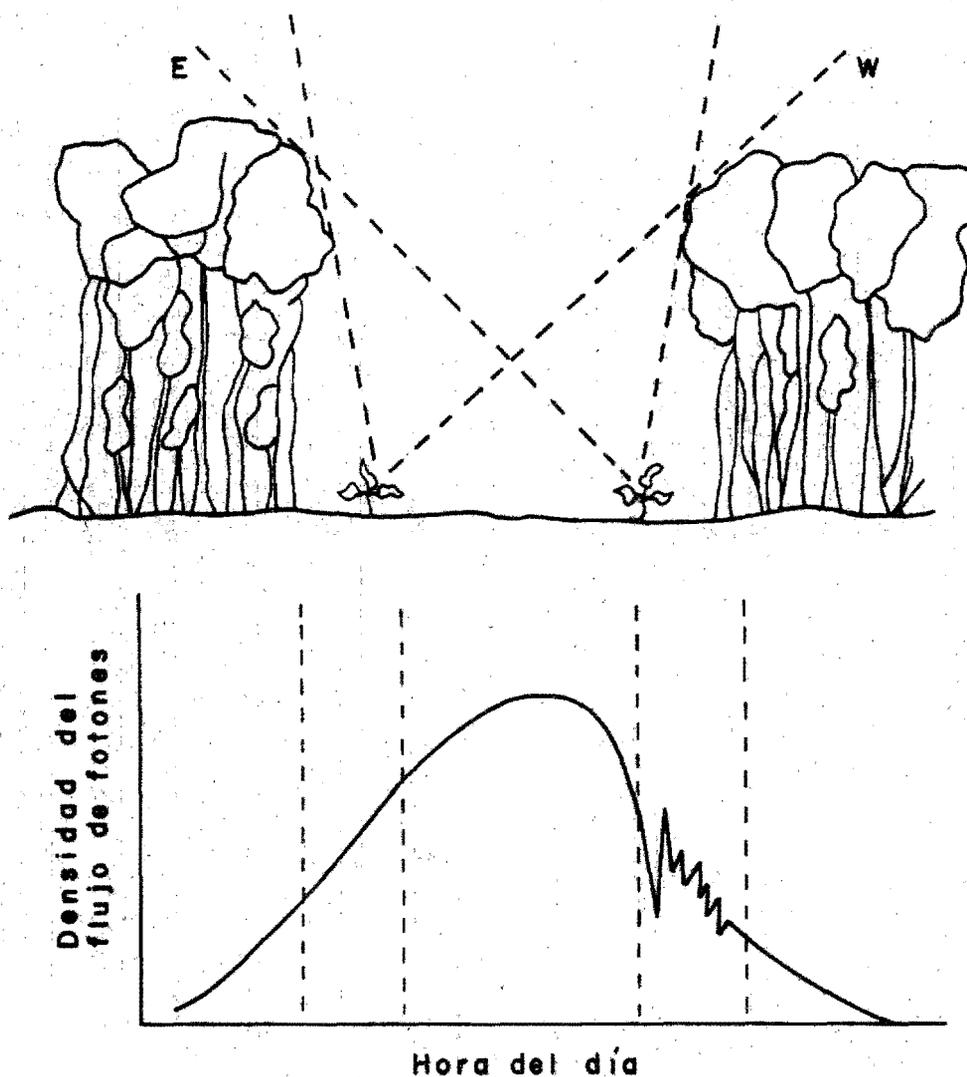


Figura 5.13. Orientación del claro e irradiación solar desigual recibida por dos plantas equidistantes del centro del claro, pero en localización opuesta sobre un transecto este-oeste. La nubosidad vespertina y la lluvia reducen la cantidad total de irradiación en el individuo de la izquierda puede recibir (tomado de Bazzaz, 1984).

existan interacciones (competencia en raíces) bajo el suelo y sobre él, pero aún cuando diversos factores físicos y bióticos se han mencionado como agentes de mortalidad, es especialmente en los herbívoros (como causa de muerte) donde se ha hecho énfasis y, como se ha mostrado, pueden así determinar no sólo la persistencia de los individuos en las poblaciones, sino que también, influyen la composición futura del sitio. No obstante, una demostración inequívoca del impacto de los herbívoros requeriría, sin duda, de manipulación experimental (Dirzo, en prensa; Núñez-Farfán y Dirzo, en prensa).

El gran número de factores que afecta a las poblaciones de las especies colonizadoras puede postularse pero, para evaluarse, se requiere mucho trabajo experimental dirigido a esclarecer la importancia de una, dos o más variables y sus interacciones.

VI. ANALISIS DE LA HERBIVORIA A NIVEL DE MODULOS.

Introducción.

Una planta puede ser considerada como una población de unidades que se repiten en su construcción (Harper, 1967). Según Harper (op.cit.), una planta originada a partir de un cigoto, está formada de unidades estructurales (p.ej. ramas, raíces, vástagos, yemas, hojas, rizomas, etc.) que se repiten a través de la vida del individuo. Estas poblaciones de partes o módulos nacen y mueren a diferentes tiempos; de esta manera, puede considerarse que una planta como un organismo modular, tiene una estructura de edades interna en sus partes.

La organización poblacional de las plantas puede ser estudiada, entonces, desde dos puntos de vista: uno, referido a los individuos genéticamente diferentes (los genets) y que provienen de un cigoto, pudiendo a la vez producir cigotos hijos; y el otro, referido al número de módulos (los ramets) es decir, a las partes genéticamente idénticas que integran a un genet (Harper, 1980; Harper y White, 1974).

Al conjunto de módulos o ramets que integran a un genet, White (1979) lo ha denominado como una metapoblación. De esta manera la demografía, aplicada a los organismos modulares, "es la ciencia que puede ser aplicada a los organismos y dentro de ellos" (Harper, 1984 p.xvii).

El crecimiento y reproducción de una planta es el resultado de su dinámica de recambio de hojas (natalidad y mortalidad de

hojas), así como de su actividad de asimilación (Bazzaz y Harper, 1977). Dentro de esta dinámica, uno de los factores que opera en ella es la herbivoría (p.ej. defoliación) llevada a cabo por animales fitófagos. La herbivoría puede afectar no sólo la dinámica poblacional de los individuos, sino también la de las metapoblaciones (Hartnett y Bazzaz, 1984; Lee y Bazzaz, 1980), sensu White (1979) (ver Dirzo, 1984 a,b).

Varios autores han puntualizado algunos de los aspectos relevantes de la ecología de las hojas relacionados con patrones fotosintéticos de especies de distinta edad sucesional, o que poseen diferente fenología, pertenecientes a diferentes comunidades, o que tienen contrastes en su morfología foliar, etc. (Chabott y Hicks, 1982; Mooney y Gulmon, 1982). Sin embargo, una aproximación al conocimiento de la ganancia total neta de carbono de una hoja individual, debe considerar no sólo los gastos energéticos en el mantenimiento de ésta, sino también las pérdidas provocadas por los herbívoros.

Hartnett y Bazzaz (1984) han evaluado la demografía de hojas y la contribución de éstas a la dinámica de los individuos, en relación a los herbívoros; es de esperarse que la sobrevivencia de una hoja y su contribución energética al individuo decrezca conforme se incrementa el daño por herbívoros.

En esta sección describimos los niveles de daño por herbívoros en las hojas de las dos especies en estudio, así como datos de sobrevivencia foliar en relación a la herbivoría.

Materiales y Métodos.

Todas las hojas de cada individuo de C. obtusifolia y H. appendiculatus presentes en los COPs fueron marcadas y mensualmente revisadas, para verificar su sobrevivencia y la proporción de daño por herbívoros en la lámina foliar. Al igual que con los individuos, se usó el índice de herbivoría (cf. Fig. 5.2) para cuantificar el grado de herbivoría para cada hoja.

Para conocer la sobrevivencia y el período de vida de las hojas pertenecientes a diferentes cohortes y en ambas especies, cada hoja fue marcada con un anillo de plástico de color (un color para cada cohorte) y observadas en el transcurso del tiempo (ca. cada 3 meses).

Se colectaron 100 hojas maduras de cada especie y al azar se tomaron 20 para determinar el contenido de agua; de la misma forma, se colectaron hojas maduras y jóvenes tanto de plántulas como de individuos adultos, para determinar el contenido de nitrógeno (se usó el método de digestión en micro-Kjeldahl) en ambas especies.

Resultados.

La intensidad de la presión por herbívoros parece fluctuar a través del tiempo (cf. Fig. 5.12) y en relación a la edad de la planta y de las hojas. En la Figura 6.1 puede apreciarse el cambio en la proporción relativa de hojas en la población total de hojas presentes en cada mes para cada categoría de daño del índice

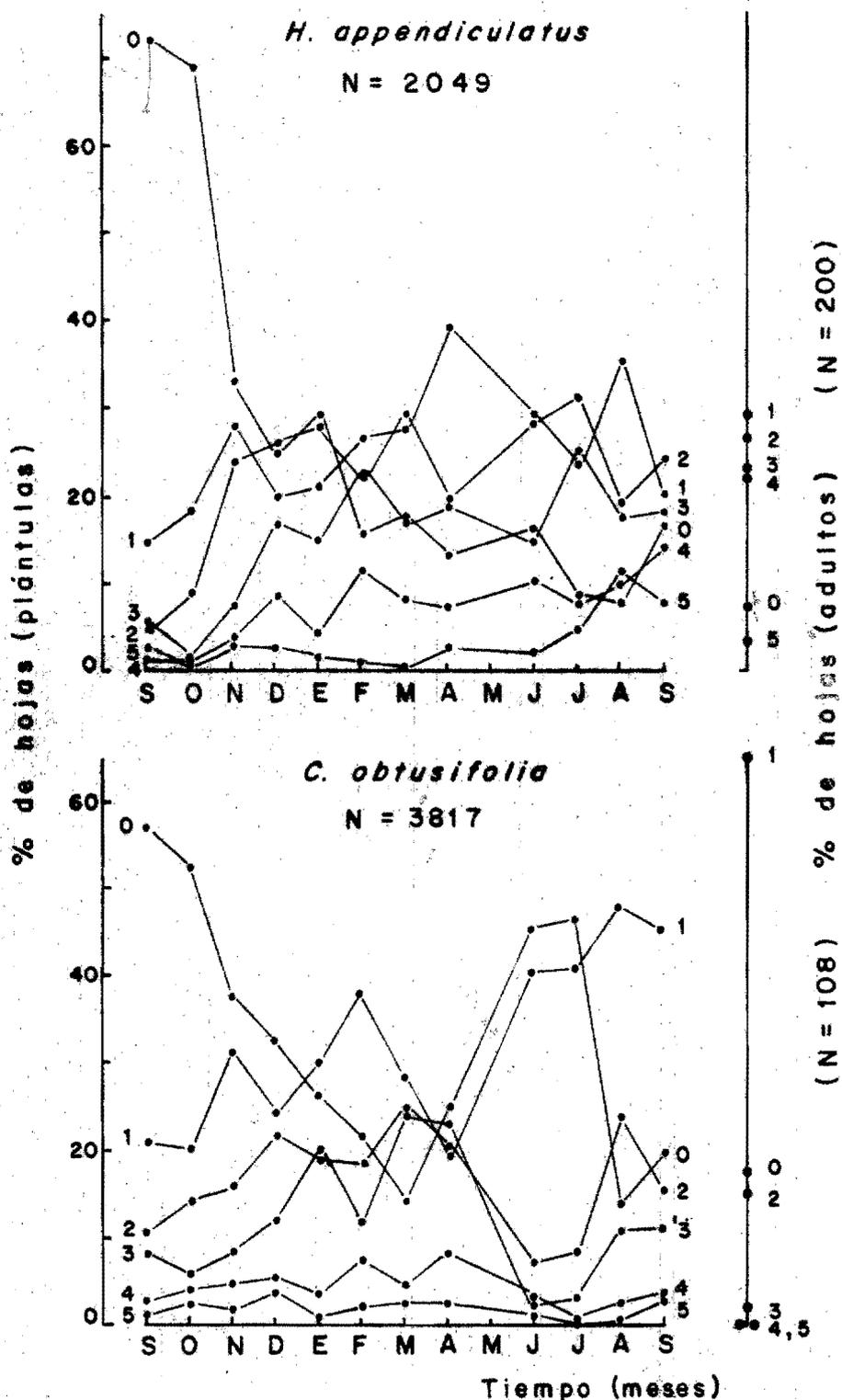


Figura 6.1. Oscilaciones en la proporción de hojas presentes en cada categoría de daño (0-5; ver figura 5.2) al través de tiempo, para plántulas de *Cecropia* y *Heliconia* y proporción de hojas de cada una de las categorías de daño, en un registro puntual (ver texto).

de herbivoría (cf. Fig. 5.2).

Al inicio del estudio, cuando las plántulas habían emergido, la proporción de hojas sin daño fue muy alta para ambas especies, y la proporción relativa de hojas disminuye con la categoría del daño; sin embargo, esta proporción decreció conforme avanzó el tiempo (y la edad de la hoja), a la vez que otras categorías de mayor daño se incrementaron. En H. appendiculatus parece existir una mayor proporción de hojas en categorías de daño mayores que en C. obtusifolia (ver Fig. también 5.12b); En C. obtusifolia, en contraste con H. appendiculatus, las categorías 4 y 5 de daño parecen constantes y en baja proporción (<5%) en el transcurso del tiempo (Fig. 6.1), mientras que las categorías 0 y 1 son las de mayor representación a lo largo del estudio.

Las proporciones de hojas en cada categoría de daño para las plántulas de las dos especies, parecen tener concordancia con los valores encontrados en los individuos adultos (Fig. 6.1): en C. obtusifolia hay una sobre-representación de hojas con nulo o poco daño, y una ausencia total de hojas en categorías de daño alto; en H. appendiculatus la situación es inversa.

Para ambas especies se analizaron dos cohortes de hojas correspondientes a dos tiempos distintos: la cohorte de Noviembre de 1982 y la de Junio de 1983; éstas corresponden a la vez, a cohortes foliares para individuos de diferente edad, así como de tamaño (ver Fig. 5.5).

En la Figura 6.2 se muestran las curvas de sobrevivencia para las dos cohortes de C. obtusifolia. En ambas cohortes, la longevidad de las hojas no rebasó la edad de 120 días (4 meses); las curvas de sobrevivencia se aproximan a la de tipo I de Deevey (Ravinovich, 1980). En la primer cohorte (Fig. 6.2a), a los 60 días de vida de las hojas, el IH alcanzó valores cercanos a 2 (<25% de área foliar promedio consumida por herbívoros); a los 90 días, aproximadamente el 95% de las hojas murieron y el IH rebasó ligeramente el valor de 2. En la segunda cohorte estudiada (Fig. 6.2b), se observa un comportamiento similar; a los 90 días, aproximadamente el 90% de las hojas habían muerto, mientras que el IH en esta fecha desciende (abajo de 2), probablemente porque las pocas hojas sobrevivientes presentaron menos daño que el promedio de las hojas.

En H. appendiculatus (Fig. 6.3) los resultados encontrados entre cohortes son sumamente contrastantes. En la primer cohorte la longevidad máxima de los módulos fue de 165 días, mientras que en la segunda fue de 90 días.

En la primer cohorte (Fig. 6.3a) hubo una mortalidad baja pero constante en el tiempo hasta los 150 días mientras que el IH alcanzó valores de 4 (hasta 75% de daño); en la segunda cohorte (Fig. 6.3b) a los 30 días, la sobrevivencia fue cercana al 100% y el IH con un valor aproximado de 3; pero a partir de esta fecha, ocurre una alta mortandad, existiendo a los 60 días menos del 10% de sobrevivientes, al mismo tiempo, el IH alcanzó valores de 4. Al

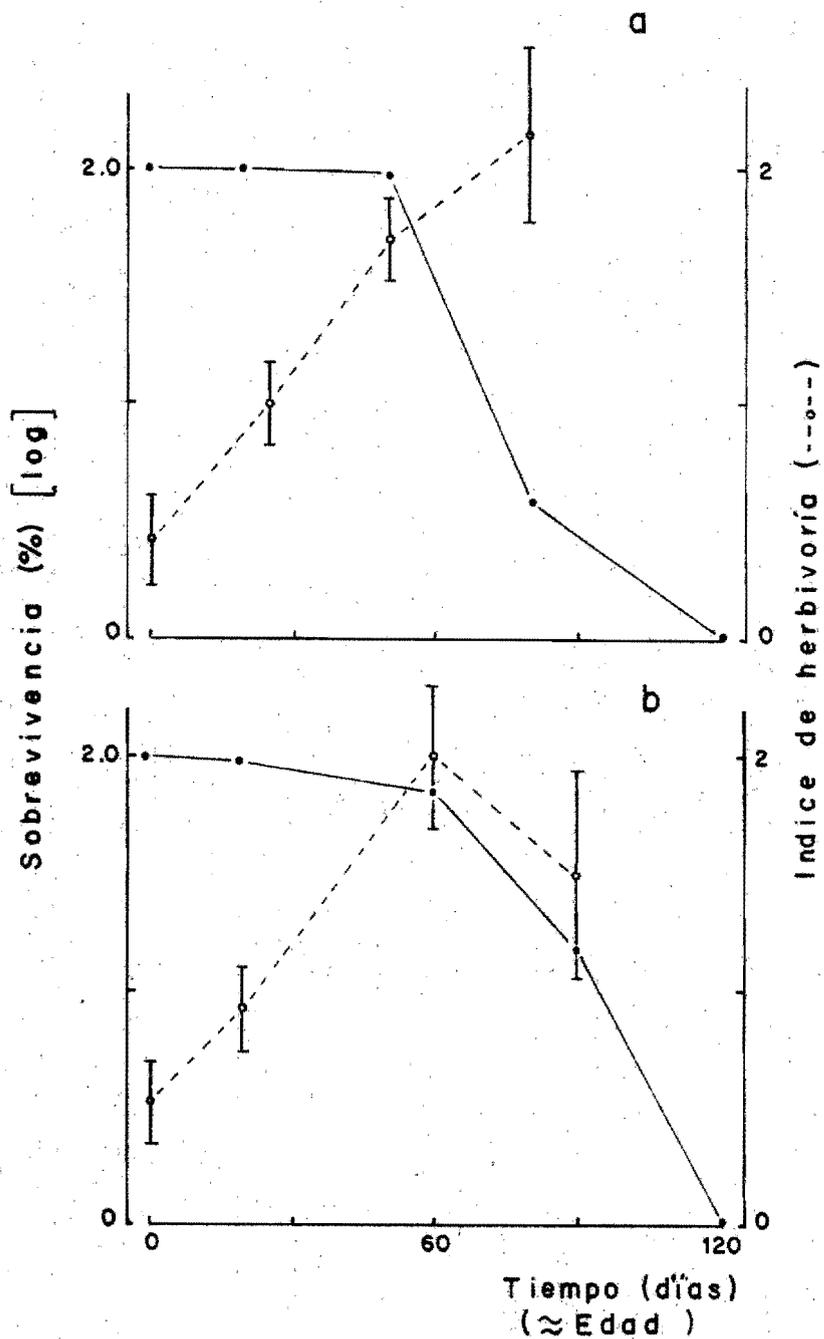


Figura 6.2. Curvas de sobrevivencia (—) para dos cohortes de hojas: (a) Noviembre 1982 y (b) Julio 1983, de *C. obtusifolia*, e índice de herbivoría (---) en el tiempo, para cada población.

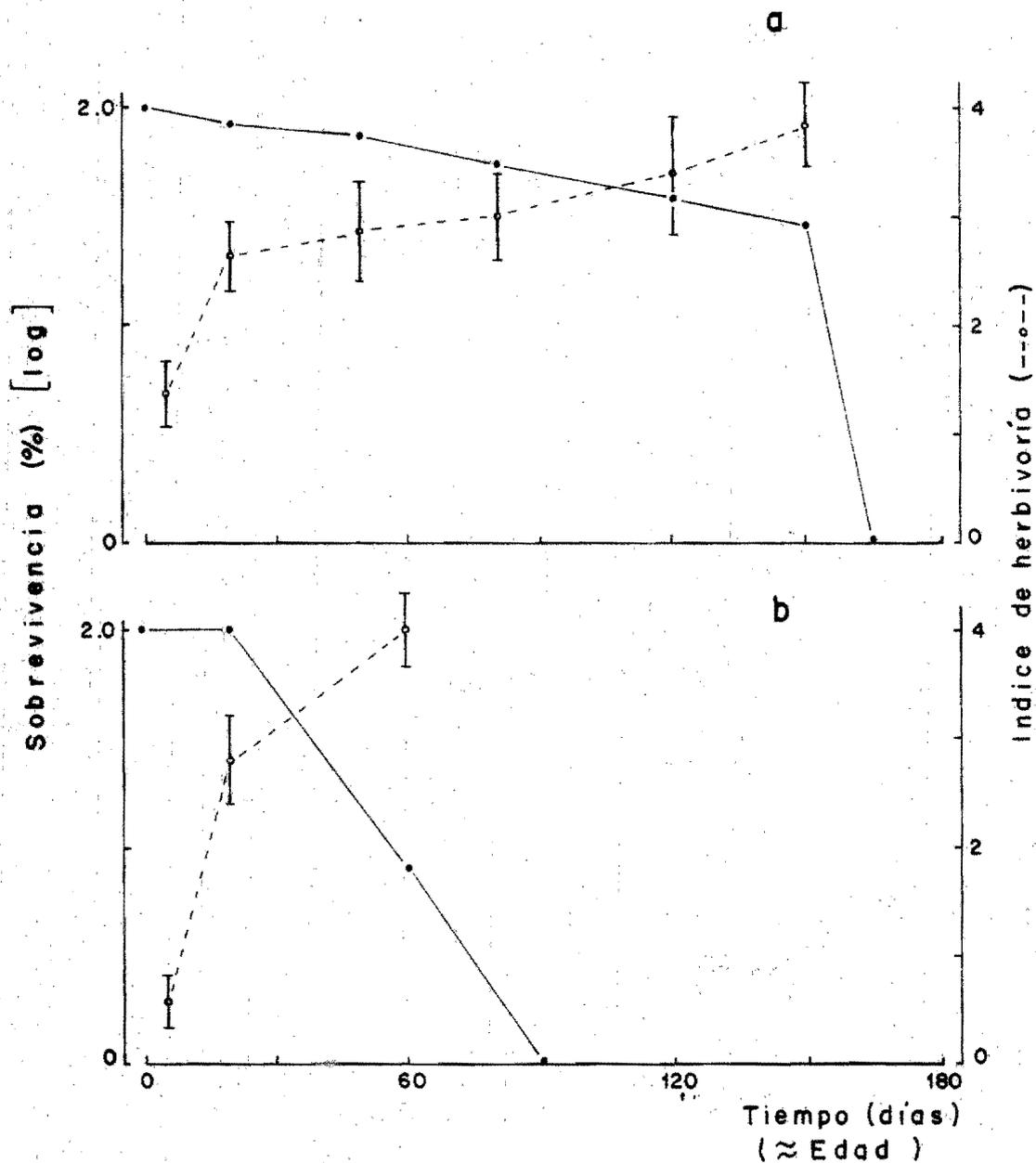


Figura 6.3. Curvas de sobrevivencia para las cohortes de hojas nacidas en Noviembre de 1982 (a) y Julio de 1983 (b), de *H. appendiculatus*, e índice de herbivoría (IH) obtenido cada mes para cada población de hojas.

parecer, en H. appendiculatus la longevidad de las hojas tiene que ver no sólo con la época del año, edad y tamaño del individuo, sino también, con la cantidad de daño recibido por los herbívoros.

Respecto a la vida media de las hojas (medida como el tiempo que transcurre entre la emergencia de la cohorte en el tiempo t , hasta que la población se reduce a la mitad ($1/2N$) en el tiempo $t+1$) también se han encontrado diferencias notables. En la primer cohorte de C. obtusifolia la vida media de las hojas fue de 56 días, mientras que en la segunda ésta fue de 67, por otro lado, en H. appendiculatus, la vida media fue de 90 días mientras que, en contraste, la de la segunda fue de sólo 31 días. Estos resultados indican que, al parecer, la vida media de las hojas de estas dos especies pioneras es distinta y que, como en el caso de H. appendiculatus, también existen diferencias en la vida media de cohortes de hojas en una misma especie.

Se determinó el contenido de proteína y agua en las hojas jóvenes y adultas de ambas especies, tanto en individuos infantiles como adultos. Los resultados indican que las hojas jóvenes, tanto de individuos juveniles como adultos en ambas especies, tuvieron una mayor concentración de nitrógeno (y proteína) que las hojas maduras (los resultados encontrados en C. obtusifolia, aunque ligeramente diferentes, concuerdan con los encontrados para la misma especie por Coley, 1983b). C. obtusifolia tiene valores ligeramente más altos de nitrógeno que H. appendiculatus que en las de C. obtusifolia (Tabla 6.1). Las diferencias en herbivoría entre ambas especies son difíciles de interpretar a la luz de estas

Tabla 6.1. Contenido de Agua ($\bar{x} \pm s$) y contenido de nitrógeno total (% de la materia seca) en las dos especies estudiadas.

	Nitrógeno		Agua
	Plántulas	Adultos	Adultos
<u>Cecropia obtusifolia</u>			
Hojas jóvenes	8.75	5.60	
Hojas maduras	2.71	3.22	67.44 \pm 2.27
<u>Heliocarpus appendiculatus</u>			
Hojas jóvenes	5.43	4.42	
Hojas maduras	4.48	4.06	79.34 \pm 2.17

diferencias en calidad del follaje: C. obtusifolia por su mayor contenido de nitrógeno podría ser preferida por los herbívoros pero, similarmente, H. appendiculatus podría ser preferida por su mayor contenido de agua.

Discusión.

El estudio de la dinámica de las poblaciones de hojas, puede contribuir al conocimiento de la dinámica de los individuos. Al mismo tiempo, el impacto de los herbívoros sobre las hojas individuales, puede esclarecer aspectos del comportamiento demográfico de las plantas individuales (Hartnett y Bazzaz, 1984).

Los resultados mostrados arriba respecto a la proporción de área foliar que los herbívoros consumen de las hojas, muestran que existe una gran variabilidad tanto en el tiempo como entre los individuos y las especies; por lo tanto, es difícil establecer patrones, sin embargo, en C. obtusifolia las proporciones relativas de hojas en cada categoría de daño, parecen ajustarse bien a las encontradas en los individuos adultos (Fig. 6.1 y ver Cap. VII).

Considerando esto, es posible que en C. obtusifolia algunos factores, como la asociación mutualista (Janzen, 1969) con hormigas del género Azteca (como agentes alelopáticos), pueden reducir el impacto de los herbívoros sobre esta especie. Por ejemplo, se ha observado una disminución en la intensidad del daño producido por herbívoros en Cecropia obtusa, una vez que ésta es colonizada

por las hormigas. (Downhower, 1975). En Los Tuxtlas, Ver., la colonización por hormigas está supeditada a que el individuo alcance una cierta altura (>1 m) y diámetro, además de producir los cuerpos de Müller que sirven de alimento a las hormigas; estos últimos comienzan a producirse una vez que ha ocurrido el cambio en la morfología foliar de C. obtusifolia (obs.pers.). Esto parece ser compatible con las marcadas diferencias en herbivoría encontradas entre plantas adultas de las dos especies de estudio (ver Cap. VII). Es de esperarse que en el tiempo (estadio de plántula) en el cual C. obtusifolia no tiene a las hormigas, el impacto de los herbívoros en su sobrevivencia y crecimiento, sea mayor.

Otras características como las propiedades físicas y químicas de las hojas (textura, pubescencia, agua, fibra y contenido de compuestos secundarios), pueden también explicar la intensidad del daño producido por los herbívoros en las especies (Coley, 1983b). En el caso de H. appendiculatus, que presenta una textura (dureza) pubescencia, y contenido de nitrógeno (en las hojas jóvenes de las plántulas) menores que C. obtusifolia y un mayor contenido de agua, pueden quizás explicar los IHs mayores para esta especie (Tabla 6.1). Aunque, en general, las características defensivas pueden no ajustarse estrictamente a los patrones de herbivoría (Coley, 1983b), un estudio sobre la presencia y cantidad de metabolitos secundarios merece un estudio completo.

Nuestros resultados (ver arriba) apoyan algunas generalidades hechas en el sentido de las especies pioneras que tienen hojas con

longevidades cortas, como los resultados encontrados por Coley (1983b) y Shukla y Ramakrishnan (1984); también, se sabe que las hojas de las especies pioneras tienen hojas con altas tasas fotosintéticas en comparación con las especies tardías (Fig. 6.4) (Bazzaz, 1979, 1984; Bazzaz y Pickett, 1980; Chabott y Hicks, 1982; Mooney y Gulmon, 1982). Bazzaz (1984) ha sugerido la relación que existe entre la tasa fotosintética de la hoja, edad de la hoja, y posición del individuo en el claro (Fig. 6.5); en este sentido, la longevidad de una hoja y su tasa fotosintética, tienen que ver con la cantidad de luz que reciben. Estas generalizaciones apoyan los resultados encontrados respecto a las diferencias en longevidad de las cohortes de hojas de Heliocarpus (Fig. 6.3), sin embargo, es necesario conocer el efecto de la interacción entre los factores físicos (como la luz) y los bióticos (como los herbívoros); estos últimos, en el caso de H. appendiculatus, parecen ser responsables de la abscisión.

Otros factores que parecen afectar la longevidad de la hoja, son la disponibilidad de recursos. En ambientes con cambios rápidos en nutrimentos (como en los claros), las hojas son frecuentemente de corta vida (Mooney y Gulmon, 1982).

En relación a la herbivoría, ha habido intentos por cuantificar cuál es el detrimento que los herbívoros producen en la ganancia total de nitrógeno (Chabott y Hicks, 1982; Mooney y Gulmon, 1982). En el trabajo de Hartnett y Bazzaz (1984) se muestra como la densidad de áfidos es más alta en cuanto las hojas tienen una

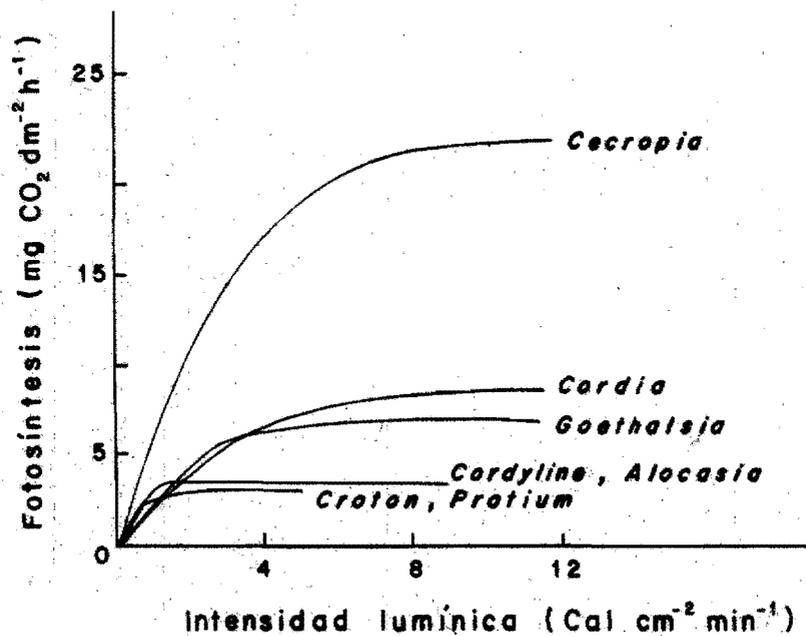


Figura 6.4. Respuesta fotosintética a intensidad de la luz en especies pioneras (Cecropia), del dosel superior (Cordia, Goethalsia), y especies del sotobosque (Cordyline, Alocasia, Croton y Protium) (tomado de Bazzaz y Pickett, 1980, calculadas a partir de Bjorkman, et al., 1972 y Stephens, et al., 1970).

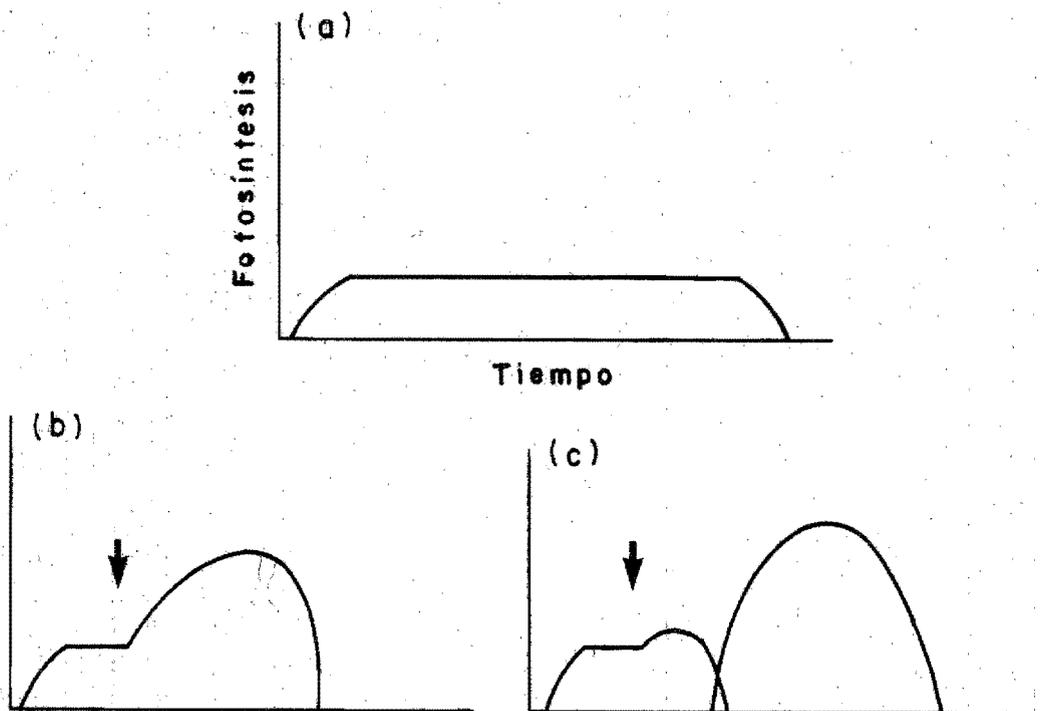


Figura 6.5. Relación entre la tasa fotosintética, edad de la hoja y el ambiente lumínico cercano al suelo de la selva. (a) una hoja de sombra de una plántula en el sotobosque. (b) una hoja expuesta a un claro del dosel en los inicios de su vida, incrementa su tasa fotosintética cercana a la de una hoja de sol, y reduce su longevidad. (c) la hoja de sombra es tirada después de la formación del claro y una nueva hoja adaptada al sol se produce. El tiempo de formación del claro se indica con flechas (tomado de Bazzaz, 1984).

contribución mayor (en términos de eficiencia fotosintética) a la asimilación y crecimiento total de la planta (Solidago canadensis) En casos como éste, se ilustra bien como los herbívoros influyen no sólo en la longevidad de la hoja y su aporte de carbono al individuo, sino también que tal impacto puede repercutir en la adecuación de éste.

Coley (1983b) ha estudiado la herbivoría y las características defensivas de plantas con historias de vida distintas en Barro Colorado, Panamá y ha encontrado que en el 70% de las especies, las hojas jóvenes son más dañadas por herbívoros que las hojas maduras, a pesar de que las primeras son menos nutritivas, menos fibrosas, tienen mayor dureza y una concentración tres veces mayor en fenoles. Existen aquí algunos problemas para ajustar los datos a la teoría de la "Defensa Optima" de Feeny (1976) y Rhoades y Gates (1976). Ella no encontró correlación entre la apariencia temporal de las hojas jóvenes con la distribución de la herbivoría entre individuos de una especie.

Por otra parte, las especies pioneras de las selvas en realidad no pueden ser consideradas aparentes o impredecibles como las de otros sistemas (p.ej. hierbas en zonas templadas), y aunque las características defensivas (físicas y químicas) se ajusten a lo predicho, las tasas de herbivoría en las especies no se corresponden con éstas. Más aún, la gran variabilidad dentro de una especie puede ser mayor que entre especies (ver Coley, 1983a y b).

En C. obtusifolia al parecer, la herbivoría no afecta la abscisión de la hoja como parece ocurrir en H. appendiculatus.

En esta última especie, los IH alcanzaron valores muy altos que corresponden con la caída en la curva de sobrevivencia de las hojas.

Es posible que la gran mortalidad de hojas (Fig. 6.3) en el tiempo en el que el IH alcanza valores altos pudiera atribuirse al tiempo de vida normal de las hojas, sin embargo las dos cohortes difieren en su longevidad (Fig. 6.3a y b) y el IH muestra relación con la muerte de las hojas. Un experimento de defoliación artificial en H. appendiculatus (Núñez-Farfán y Dirzo, 1984), ha mostrado que una defoliación alta (75% en todas las hojas) disminuye la esperanza de vida de las hojas y de los individuos (plántulas). En este caso, bajo un tratamiento experimental, el efecto de los herbívoros en la dinámica poblacional (de individuos y sus partes) se hace evidente (Núñez-Farfán y Dirzo, en prensa).

Es probable también que la longevidad de las cohortes de hojas de H. appendiculatus sea distinta debido a la época del año y a las edades de los individuos; por ejemplo, las hojas individuales pueden tener una vida media mayor si la planta individual se encuentra en stress lumínico (Figs. 6.3a y 6.5a) mientras que en la época de crecimiento los individuos pueden tener un recambio foliar más activo si no se encuentran en posición supresa (Figs. 6.3b y 6.5b); en esta época, los números de los herbívoros también son mayores.

Finalmente, considero muy apropiada una de las conclusiones de Hartnett y Bazzaz (1984), en el sentido de que la demografía a

nivel de módulos en plantas, puede ser una aproximación útil para la comprensión de las interacciones entre las plantas y sus herbívoros; y puede, en algunos casos, arrojar más información que los estudios de la variación en compuestos secundarios, textura física, y otras supuestas características defensivas.

VII. DISCUSION GENERAL.

"...Beneath their lofty canopy <of the great trees> there often exists a second forest of moderate-sized trees, whose crowns, perhaps forty or fifty feet high, do not touch the lowermost branches of those above them. These are of course shade-loving trees, and their presence effectually prevents the growth of any young trees of the larger kinds, until, overcome by age and storms, some monarch of the forest falls down, and, carrying destruction in its fall, open up a considerable space, into which sun and air can penetrate. Then comes a race for existence among the seedlings of the surrounding trees, in which a few ultimately prevail and fill up the space vacated by their predecessor..."

Estas frases de Wallace (1878) parecen proféticas porque hoy en día nos damos cuenta de que éstas no difieren mucho de las que hoy se expresan al referir la dinámica interna de un claro o las interacciones planta-planta, que se supone ocurren; sin embargo, nadie ha aportado evidencias y los estudios actuales, y lejos de verificar estas afirmaciones basadas en una cuidadosa observación, han seguido concluyendo básicamente lo mismo. Es necesario mucho trabajo experimental, para deslindar variables y evidenciar la importancia de las mismas en la dinámica de la regeneración en claros.

En los capítulos precedentes hemos descrito los resultados encontrados en un estudio ecológico de las especies pioneras en la Selva Alta Perennifolia de Los Tuxtlas, Ver. Este estudio tiene que ver con la colonización en condiciones naturales por las especies pioneras y la interacción, tanto de individuos como partes de ellos (módulos) con los herbívoros; el estudio se concentró en

las etapas de crecimiento durante el primer año de vida de C. obtusifolia y H. appendiculatus, aunque se obtuvieron algunos datos de los individuos adultos de ambas especies.

Uno de los objetivos de esta sección no es sólo el discutir en forma global los resultados ya expuestos, sino al mismo tiempo, ubicarlos en el contexto de la historia de vida de las especies pioneras y tratar de explicar, a partir de ellos, las características exhibidas por los individuos adultos de ambas especies en toda la comunidad.

Una de las características más sobresalientes de las selvas tropicales es la notable heterogeneidad espacial observada de un sitio a otro, tanto en composición (florística), como en condiciones físicas (v.gr. luz). Estos puntos, habían sido ya notados mucho tiempo atrás (Aubréville, 1938) y recientemente (v.gr. Oriens, 1982), por lo que es necesario en esta parte discutir los resultados en función de tal fenómeno.

Existen numerosos factores que propician esta heterogeneidad entre y dentro de claros. Prácticamente no existe réplica de un claro tomado al azár; este aspecto impide que los resultados obtenidos, al estudiar un claro o varios, sean aplicables a todos en la comunidad. Al mismo tiempo, el comportamiento de colonización por una población de una especie en relación a factores bióticos (p.ej. herbívoros) y físicos (p.ej. luz) en un claro, no puede ser extrapolado ni al nivel de una especie, ni a todas las especies pioneras. No obstante, algunos factores han mostrado una

mayor importancia en la regeneración en los claros por tener una relación múltiple con otros factores; uno de ellos es el tamaño del claro (ver sección I.1.2).

Básicamente, Orians (1982) ha planteado todos los aspectos de la heterogeneidad que los claros producen en la comunidad, pero ha enfatizado, aún más, en la heterogeneidad interna del claro. En este sentido, el comportamiento de colonización de las pioneras va a variar de un punto a otro dentro del claro (influyendo la composición florística). En este último punto los resultados que obtuvimos respecto a la composición florística de dos zonas del claro (copa y raíz), muestran claramente esta heterogeneidad espacial en las diferencias en la diversidad (número de especies y H') y en la composición florística. Además, la similitud florística basada solamente en la presencia-ausencia de las especies entre zonas distintas del claro es muy baja (<30%) (ver Cap. IV).

Sin embargo, las diferencias encontradas no sólo son el producto de la heterogeneidad creada por el claro per se, sino también, por una serie de factores que actúan en conjunción al evento de perturbación (p.ej. composición florística adyacente a cada zona del claro, banco de plántulas precedente a la formación del claro). Así, un análisis previo de la composición florística del sotobosque, puede mostrar qué tanto puede o no atribuirse a los componentes de la zona del claro (copa, tronco y raíz) por la perturbación. Estudios experimentales como el producir claros artificialmente

(conociendo la composición florística subyacente, pendiente, época del año y especies que caen) puede arrojar resultados importantes, por ejemplo la importancia de la regeneración establecida vs. dispersión; podrían evaluarse modelos hipotéticos respecto a cómo es la disponibilidad del claro a la colonización en el tiempo (Fig. 7.1).

Otro aspecto relacionado con lo anterior, es la sobrevivencia diferencial de una especie dada, por ejemplo C. obtusifolia y H. appendiculatus, en una zona de dos claros (raíz y copa). En un sentido amplio, las diferencias en sobrevivencia encontradas entre las dos especies tienen relación (ver Cap. V) con las predicciones de Orians (1982); podríamos decir que C. obtusifolia es una especie que coloniza preferentemente la zona de la copa (ver también Brandani et al., ms.) y H. appendiculatus la zona de raíces pero, sin embargo, es necesario decir también que la generalidad de estos resultados parece limitada.

Entre las causas que pueden producir una mortalidad más alta en una zona del claro que en otra para una especie, están: luz, sustrato, nutrimentos, densidad, composición florística (diversidad), importancia ecológica (en la estructura) de las especies, concentraciones de CO₂, herbívoros, patógenos, etc. La importancia de estas variables ha sido explicitada en varios trabajos (Hartshorn, 1978; Orians, 1982; Pickett, 1983; Bazzaz, 1984).

Por ejemplo, es posible que la presión por herbívoros sea distinta en cada zona del claro, de manera que en una afecte el

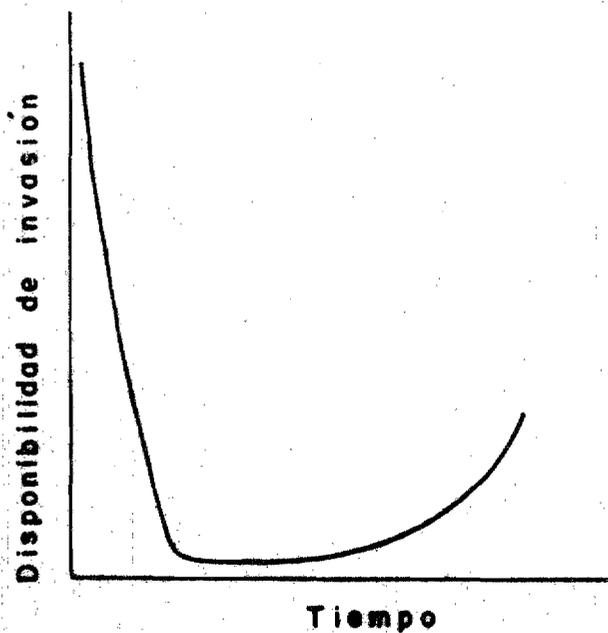


Figura 7.1. Cambios en la disponibilidad de un claro a la invasión por plantas. Modelo hipotético (tomado de Bazzaz, 1984).

patrón de sobrevivencia de la población establecida en una zona; sin embargo Orians (1982) considera que la heterogeneidad se da, aún considerando a la presión por herbívoros constante en todas las zonas del claro. Pero también se sabe que este factor (los herbívoros) depende de otras variables como la diversidad; para una población de una especie vegetal, el daño por herbívoros puede ser más elevado si ésta se encuentra en 'monocultivo', es decir, una comunidad de baja diversidad (Thavanainen y Root, 1972; Root, 1973; Atsatt y O'Dowd, 1976). Estas ideas pueden probarse en los claros donde la composición florística varía de un sitio a otro (ver Tabla 4.1); la presión por herbívoros parece no ser constante en todo el claro y puede afectar los patrones de colonización y sobrevivencia de las especies.

No se ha evaluado la importancia de las interacciones planta-planta como un factor importante de mortalidad. Una de las dificultades de probar qué factor es más relevante en la mortalidad de individuos, proviene del hecho de que en realidad, varios factores actúan en forma conjunta. Por ejemplo la zona de raíces donde C. obtusifolia tuvo densidades mucho mayores que H. appendiculatus (Tabla 5.1), la sobrevivencia de ésta última fue mejor (Fig. 5.10). Una explicación puede ser atribuida a la competencia interespecífica (bajo y por arriba del suelo), pero en cuadros del sitio I (como el COP 2) donde la densidad de C. obtusifolia llegó a ser de 50 ind/m^2 , es posible que el autoclareo ("self-thinning") sea más fuerte que la competencia interespecífica. Por otro lado, se sabe que en condiciones de monocultivo el impacto de

los herbívoros es más fuerte, por lo que la importancia de una u otra variable es difícil de ser separada. Se hace imprescindible un estudio experimental con un diseño apropiado.

Una evaluación de las causas de muerte (Tabla 5.3) en ambas especies, muestra también que la probabilidad de morir varía en función del claro; en este punto también se manifiesta la heterogeneidad espacial. En la zona de la copa los traumas físicos para ambas especies, fueron más frecuentes que en la zona de la raíz, y aunado a la inconsistencia del sustrato (troncos y ramas en descomposición) en ese sitio, este factor influencia la sobrevivencia de los individuos. En esta zona, las especies deben de poseer una arquitectura apropiada (Orians, 1982) para establecerse y soportar los traumas físicos (p.ej. raíces pivotantes); *C. obtusifolia* parece ser una especie exitosa en esta zona, aunque la hipótesis parece haberse postulado a posteriori, es decir, una vez conocidas las características de las especies.

En lo referente al impacto de los herbívoros en la sobrevivencia y crecimiento de las especies pioneras estudiadas, nuestros datos, sumados a los de Coley (1983a) apoyan lo expresado por Hartshorn (1978) en el sentido de que los herbívoros influyen en el establecimiento de las especies pioneras. Nuestros datos no concluyen que los herbívoros sean el factor más importante, sino un factor que efectivamente podría contribuir a la mortalidad, a través de la defoliación, o transmisión de patógenos (hongos y virus) por insectos "chupadores" de savia. También se ha estable-

cido que este impacto es más fuerte en los estadios infantiles (plántulas) y juveniles. Los IHS obtenidos para las dos especies (Fig. 5.12), no parecen explicar la muerte de un individuo por defoliación, sin embargo, es de mencionar que la intensidad de daño varía mucho de un individuo a otro, al igual que de una hoja a otra; en este último nivel, la herbivoría sí parece afectar directamente la sobrevivencia (ver Cap. VI).

Una discusión de los patrones de herbivoría encontrados en este estudio en términos de la teoría de la apariencia de Feeny (1976), parece no tener mucha relevancia debido a que, por una parte, no se han analizado las características defensivas de las especies, y por otra, la teoría no parece aplicarse idealmente en las selvas tropicales. La apariencia de una especie es difícil de ser medida (ver Crawley, 1983), y en estas especies pioneras parece difícil creer que escapan en tiempo y espacio; tanto pioneras como tolerantes presentan (en Los Tuxtlas, en el estadio de plántula) niveles de daño similares en condiciones naturales, por lo que sus mecanismos de defensa parecen igualmente eficientes (Núñez-Farfán y Dirzo, en prensa).

Es posible pensar que las hojas de las especies pioneras (con tasas de recambio foliar rápidas) si puedan ser poco aparentes, pero los resultados de Coley (1983b) indican que las tasas de herbivoría son más altas en las hojas jóvenes que en las adultas; si se supone que la apariencia de las hojas jóvenes es menor que la de las hojas maduras, entonces las hojas jóvenes deberían presen-

tar tasas de herbivoría menores.

Como ha sido ya enfatizado por Crawley (1983), el estudio de la interacción planta-herbívoro se encuentra todavía en estado embrionario, y las hipótesis y teorías postuladas han tenido el fin de sistematizar la información y estimular el trabajo creativo, no obstante, muchas de ellas han probado ser de poca aplicabilidad.

Es por lo anterior que considero que mucho del trabajo que se realice en las selvas tropicales en el plano de la interacción planta-herbívoro, como en otro, tiene el potencial de ser de amplia aplicabilidad desde el punto de vista teórico, así como de estimular la creatividad en el plano metodológico. Baste decir, por ejemplo, que todavía no se han evaluado ampliamente el impacto de los herbívoros (en poblaciones de plantas), en condiciones naturales (para algunas aproximaciones ver p.ej. Stanton, 1975; Coley, 1980, 1983a y b; Dirzo, 1982b, 1984a; Morrow, 1984).

Uno de los aspectos más interesantes encontrados en los individuos adultos de las dos especies estudiadas es su densidad en la comunidad. Datos obtenidos en otros trabajos en Los Tuxtlas y Uxpanapa, Ver., revelan que, aún en diferentes superficies muestreadas y con distinta historia de perturbación, las densidades de C. obtusifolia y H. appendiculatus parecen mostrar un patrón en las proporciones (Tabla 7.1). En todos los muestreos, la densidad de C. obtusifolia cercana a dos veces la de H. appendiculatus. Es posible que estas diferencias tengan mucha relación con el patrón de reproducción, dispersión y representación en el banco de

Tabla 7.1. Densidades de Cecropia obtusifolia y Heliocarpus appendiculatus en Los Tuxtlas (a,b y c; inds. \geq 1 cm en D.A.P.) y Uxpanapa, Ver. (d; inds. 3.3 cm en D.A.P.)

		No.de inds.	Cociente No. <u>C.ob.</u> /No. <u>H.app.</u>
(a)	<u>C. obtusifolia</u>	98	2.33
	<u>H. appendiculatus</u>	42	
(b)	<u>C. obtusifolia</u>	106	2.40
	<u>H. appendiculatus</u>	44	
(c)	<u>C. obtusifolia</u>	96	2.66
	<u>H. appendiculatus</u>	36	
(d)	<u>C. obtusifolia</u>	83	1.50
	<u>H. appendiculatus</u>	55	

(a) y (b) tomado de Martínez-Ramos et al., en preparación.

(c) tomado de Martínez-Ramos y Núñez-Farfán, en preparación.

(d) tomado de Ramos Prado et al., 1982.

* Nombre que reciben en México las áreas con vegetación secundaria, derivadas de Selva Alta Perennifolia, después de ser cultivadas (Sarukhán, 1964).

semillas de cada especie. Por ejemplo, C. obtusifolia produce semillas todo el año, dispersada por un buen número de animales (Estrada et al., 1984) y mantiene semillas viables en el banco por largos períodos de tiempo (Pérez-Nasser, 1985); mientras que, en contraste, H. appendiculatus se reproduce anualmente, es dispersada por el viento y mantienen sus semillas buena viabilidad a lo largo del año (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982); quizá la diferencia sea el número de semillas en el banco de semillas de la comunidad. Sin embargo, las densidades observadas pueden ser el resultado de preferencias de las especies por claros de un determinado tamaño, o producidos en una época determinada del año.

Las densidades de los individuos adultos guardan relación con las densidades encontradas en las etapas juveniles (cf. Tabla 7.1 y 5.1). En este sentido, el comportamiento de las dos especies en los estadios juveniles en un claro, puede reflejar de manera general el patrón que exhiben a nivel de toda la comunidad.

Adicionalmente se han obtenido los análisis de asociación basados en la probabilidad de que el vecino más cercano sea un individuo conespecífico entre C. obtusifolia y H. appendiculatus (Tabla 7.2) en 5 ha de selva y 0.2 ha a lo largo de un camino (zona talada pero no sujeta a cultivo). Los resultados muestran en ambos casos, que las especies están disociadas ($0.025 < P < 0.05$ y $0.001 < P < 0.05$, respectivamente; Tabla 7.2) es decir, es mayor la probabilidad de que un individuo de C. obtusifolia o H. appendiculatus tenga como vecino más cercano a otro conespecífico que de la

Tabla 7.2. Análisis de asociación entre Cecropia (C) y Heliocarpus (H) a lo largo del camino (0.2 ha) (A), y en claros dentro de la selva (5 ha) (B). Los números en paréntesis son los valores esperados.

(A)

	C	H	
C	82 (77.03)	24 (28.97)	106
H	27 (31.97)	17 (12.03)	44
	109	41	150

$$\chi^2 = 3.99$$

$$0.025 < P < 0.05$$

(B)

	C	H	
C	63 (57.1)	15 (20.09)	78
H	16 (21.9)	14 (8.1)	30
	79	29	108

$$\chi^2 = 8.17$$

$$0.001 < P < 0.005$$

otra especie (Martínez-Ramos et al., en preparación); este resultado apuntaría, de nuevo, a la diferenciación espacial a escala fina de las dos especies.

Durante los primeros meses de la colonización en los claros por las pioneras, es factible que las interacciones entre individuos juveniles determinen, en cierta medida, la densidad y el patrón de dispersión futura de las especies en la comunidad. También es posible que el patrón de dispersión, estructura poblacional (ver abajo), y disociación de las especies no tenga nada que ver con las interacciones entre plántulas en los claros, pero la posibilidad de que la competencia entre especies ocurra, puede ser explorada por medio de experimentos de mezclas de especies (v.gr. Bazzaz y Harper, 1976).

Los claros son el recurso 'limitado' a la colonización y son impredecibles en espacio y tiempo; además, considerando que la superficie que por año se abre es mínima y que el número de especies pioneras es elevado, puede suponerse que deben existir interacciones fuertes planta-planta. Sin embargo, hay quienes consideran que esto posiblemente no ocurre debido a que existe una 'partición del nicho' (disminución de la amplitud del nicho de las especies), que en cierta forma ha fomentado la alta diversidad en estas comunidades (v.gr. Strong, 1977; Denslow, 1980a y b; Orians, 1982; Brandani et al., ms.).

Se han obtenido también las estructuras poblacionales (basadas en los diámetros de los individuos) para las dos especies en Los

Tuxtlas (Fig. 7.2). Al compararse estadísticamente (Kolmogorov-Smirnov) la estructura poblacional de C. obtusifolia vs. H. appendiculatus, se han encontrado diferencias significativas, tanto para las poblaciones en 5 ha de selva ($D=28.97$; $0.01 < P < 0.05$), como en 0.2 ha a lo largo de un camino ($D=46.34$; $P < 0.001$) (Fig. 7.2). En el primer caso, se observa que las categorías juveniles en C. obtusifolia están bien representadas, y conforme se avanza en categorías superiores, esta cantidad representada disminuye como en la estructura poblacional de una población joven; quizás esta estructura es resultado de perturbaciones humanas recientes. En H. appendiculatus las categorías inferior y superior son la mejor representadas en la comunidad, y aunque el porcentaje de individuos juveniles es menor que el de C. obtusifolia, no necesariamente indica que es una población senil; en la estructura de esta especie puede observarse (cf. Fig. 7.2) que alcanza clases diamétricas mayores que las de C. obtusifolia y posiblemente tiene también mayor longevidad. La alta proporción en las clases diamétricas superiores puede ser indicio de una perturbación extensa en el pasado, sin embargo, lo más notable es que H. appendiculatus muestra un patrón distinto de C. obtusifolia.

En la distribución de clases diamétricas de ambas especies en la zona talada (Fig. 7.2), las categorías juveniles no están representadas en ninguna de las dos especies, lo que refleja bien por un lado la no regeneración en ambas especies después del establecimiento de las primeras cohortes, y por otro, si suponemos que

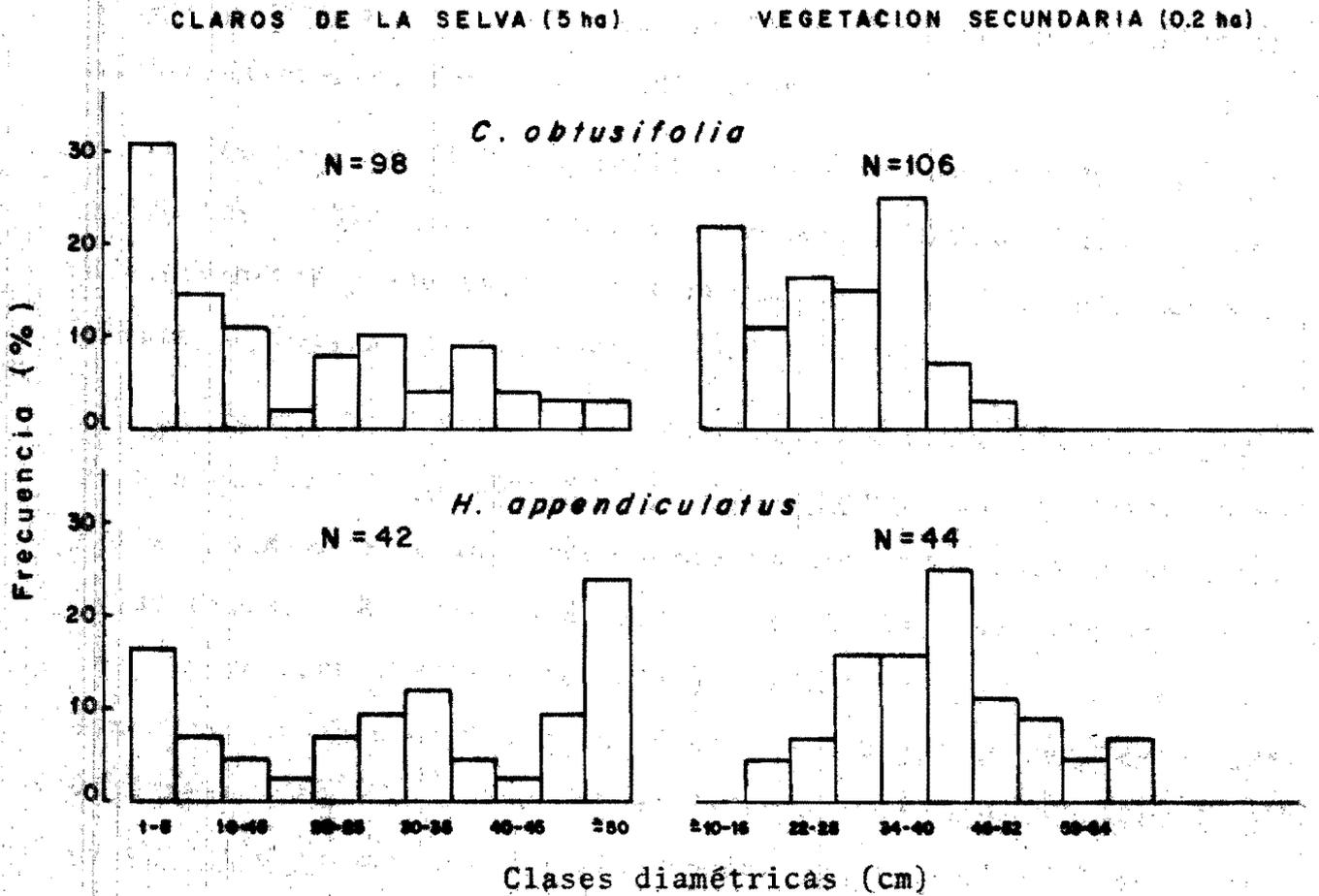


Figura 7.2. Estructura poblacional de *C. obtusifolia* y *H. appendiculatus* en 5 ha de selva y 2000 m² de vegetación secundaria. La población se estructuró usando clases diamétricas

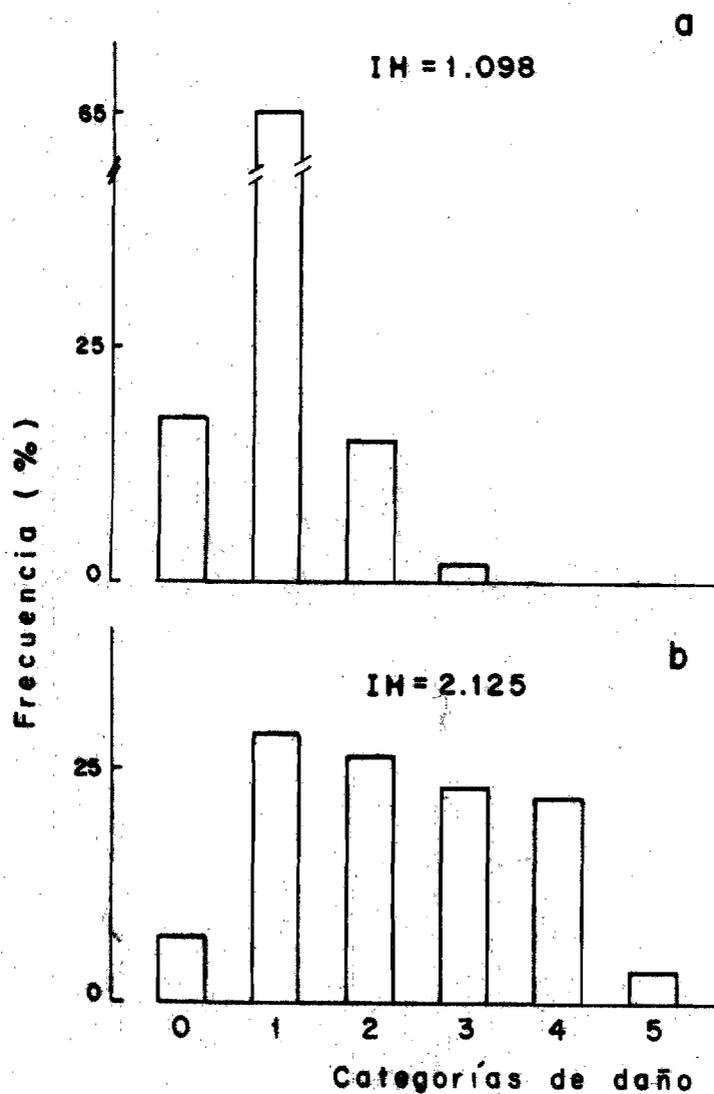


Figura 7.3. Índices de Herbivoría obtenidos para los individuos adultos de *Cecropia obtusifolia* (a) y *Heliocarpus appendiculatus* (b); las barras representan la proporción de hojas de cada especie y/o individuo en una determinada categoría de daño.

hecho puede deberse al factor defensivo que constituyen las hormigas que habitan como mutualistas esta especie (ver Cap. VI).

En contraste, en H. appendiculatus la mayoría de las hojas se encuentran en las categorías 1, 2, 3 y 4 (Fig. 7.3b), y un pequeño porcentaje de hojas está en las categorías 0 y 5; en esta especie, la probabilidad de escape al daño por una hoja es muy pequeña (aprox. 6%) y la probabilidad de daño intenso es muy alta lo que significa que las hojas individuales de H. appendiculatus experimentan daño por herbívoros desde una edad muy temprana (ver Cap. VI), y mueren antes debido a que llegan a valores de daño mayores al 75% de su área foliar. En esta especie es muy probable que los herbívoros, dependiendo de la estación del año, influyan en la sobrevivencia de las hojas, y por extensión, en la sobrevivencia y crecimiento de los individuos.

Haciendo una suma ponderada de las categorías de daño y su frecuencia en las hojas de las dos especies, encontramos que el IH es mayor en H. appendiculatus (2.125) que en C. obtusifolia (1.098) y las diferencias evaluadas en un análisis de contingencia, son estadísticamente significativas ($G=41.59$; $P<0.001$, prueba de G).

El hecho de que la presión por herbívoros pueda afectar en forma diferencial tanto a los individuos como a las especies es notable, ya que en cierta medida corrobora la hipótesis (Hartshorn, 1978) que postula la colonización de los claros dependiente de los herbívoros.

Anteriormente se ha enfatizado (Caps. V y VI) que los herbívoros no son el único factor, ni probablemente el más importante que afecte la sobrevivencia de las especies pioneras, sino uno entre otros. Sin embargo, considero que las evidencias encontradas a lo largo de este estudio tienen implicaciones no sólo por mostrar la influencia de los herbívoros en la demografía de una especie en particular, sino que al hacerlo da evidencias de que esta influencia puede ocurrir a nivel comunitario, es decir, a través del proceso sucesional.

La sucesión, uno de los procesos más interesantes al nivel de la comunidad por su dinamismo (y el de las especies que la inician), cobra un nuevo auge a partir de involucrar nuevas variables como los herbívoros en su estudio. Considero que si se desea tener una imagen total del proceso sucesional en las selvas tropicales, es necesario involucrar el mayor número de variables posibles; los herbívoros son una de ellas, y el estudio de los herbívoros-sucesión es una de las áreas en ecología tropical que en el futuro tendrá importantes implicaciones teórico-prácticas.

Otro corolario importante de esta tesis es que, dada la complejidad del sistema, es necesario realizar, en los claros, trabajo experimental que evalúe la importancia de una o más variables: por ejemplo, el trasplante recíproco de plantas entre las diferentes zonas del claro o entre claros; el estudio experimental de la interacción planta-planta (por exclusión o adición); la exclusión de fitófagos en diferentes claros o partes de los mismos;

el manejo experimental de la diversidad vegetal y su papel en la reducción del ataque por herbívoros a una especie en particular, son algunos de los estudios que se vislumbran factibles de realizar. Evidentemente, los problemas metodológicos involucrados son de un alto grado de dificultad, pero los resultados a obtenerse son tan importantes, que constituyen un desafío inescapable al ingenio del ecólogo interesado en encontrar causalidad en el proceso natural de regeneración en las selvas húmedas tropicales.

RESUMEN

Aprovechando la formación reciente de dos claros (ca. 600 m² cada uno) en la selva de Los Tuxtlas, se colocaron cuadros de observación permanente en dos zonas del claro: zona de las raíces y zona de la copa.

Estos sitios fueron estudiados de 1982 a 1984 con el fin de obtener información acerca de 3 aspectos: 1) estructura y composición florística de la comunidad de plántulas en cada zona del claro; 2) dinámica de poblaciones de plántulas de dos especies pioneras (Cecropia obtusifolia Bertol. y Heliocarpus appendiculatus Turcz.) en estos sitios; 3) patrones de herbivoría en estas dos especies, en los individuos infantiles y adultos, y en módulos (hojas).

La heterogeneidad espacial interna de cada claro se refleja en los resultados obtenidos respecto a la estructura y composición florística y en la sobrevivencia de las especies en cada zona del claro. Los parámetros de diversidad (H' y E) fueron significativamente mayores en la zona de raíces que en la zona de la copa. La sobrevivencia de C. obtusifolia fue mejor en la zona de la copa, mientras que la de H. appendiculatus fue mejor en la de raíces.

En lo referente a los niveles de herbivoría, ambas especies muestran, en el estado juvenil, valores semejantes de área foliar consumida por herbívoros (ca. 25%), mientras que en los individuos adultos, H. appendiculatus tiene significativamente más daño. A nivel modular (hojas), en los individuos juveniles, los valores de daño son más elevados en H. appendiculatus; la cantidad de daño que una hoja individual recibe, parece influenciar su esperanza de vida.

Se incluye una discusión de los posibles factores que influyen en el establecimiento de las especies pioneras en los claros naturales de la selva.

ABSTRACT

In two gaps (ca. 600 m² each) recently produced by tree falls in the rain forest at Los Tuxtlas, permanent quadrats were established in two different gap zones: the root zone and the crown zone.

From 1982 to 1984, these sites were studied to obtain information on three aspects: 1) structure and floristic composition of the seedling community in each gap zone; 2) population dynamics of seedlings of two pioneer species (Cecropia obtusifolia Bertol. and Heliocarpus appendiculatus Turcz.) in these sites; 3) patterns of herbivory on the species, in both seedling and adult individuals, as well as in modules (individual leaves).

The internal spatial heterogeneity of each gap is reflected by the results obtained with regard to structure and floristic composition of the zones, and in the survivorship curves of the two significantly greater in the root zone, compared to the crown zone. C. obtusifolia survived better in the crown zone, while, in contrast, H. appendiculatus had a higher survival rate in the root zone.

The levels of herbivory (leaf area consumed) on both species, at both seedling and sapling stages, were similar (ca. 25%), but in adult individuals of H. appendiculatus the levels were significantly greater than in C. obtusifolia. At the modular level (in juvenile individuals), the damage values were also greater in H. appendiculatus; the amount of damage appeared to influence the life-expectancy of an individual leaf.

Factors that possibly affect the establishment of pioneer species during the process of colonization of natural gaps are discussed.

BIBLIOGRAFIA

- Alexandre, D.Y. 1977. Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Cote-d'Ivoire: Turreanthus africana Pellegr. Oecol. Pl. 12(3): 241-262.
- Andrewartha, H.G. y Birch, L.C. 1954. The Distribution and Abundance of Animals. University of Chicago Press, Chicago.
- Ashton, P.S. 1978. Crown characteristics of tropical trees. pp. 445-464. In Tomlinson, P.B. y Zimmermann, M.H. (eds.). Tropical Trees as Living Systems. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Atsatt, P.R. y O'Dowd, D.J. 1976. Plant defense guilds. Science 193:24-29.
- Aubréville, A. 1938. La forêt coloniale: les forêts d'Africa équatoriale. Boise & For. Trop. 2: 24-35.
- Bannister, B.A. 1970. Ecological life cycle of Euterpe globosa Gaertn. pp. B79-B89. In Odum, H.T. y Pigeon, R.F. (eds.). A Tropical Rain Forest. Oak Ridge, Tenn., US Atomic Energy Comm.
- Bazzaz, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 351-371.
- Bazzaz, F.A. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. pp. 233-243. In Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanes, C. (eds.). Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Dr. Junk Publs., The Hague, The Netherlands.
- Bazzaz, F.A. y Harper, J.L. 1976. Relationship between plant weight and numbers in mixed populations of Sinapsis alba (L.) Rabeuh. and Lepidium sativum L. J. Appl. Ecol. 13: 211-216.
- Bazzaz, F.A. y Harper, J.L. 1977. Demographic analysis of the growth of Linum usitatissimum. New Phytol. 78: 193-208.
- Bazzaz, F.A. y Pickett, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 287-310.
- Beard, J.S. 1945. The progress of plant succession on the Soufriere of St. Vincent. J. Ecol. 33: 1-9.
- Becker, P. 1983. Effects of insect herbivory and artificial defoliation on survival of Shorea seedlings. pp. 241-252. In Sutton, S.L., Whitmore, T.C. y Chadwick, A.C. (eds.). Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- Black, G.A., Dobzhansky, Th. y Pavan, C. 1950. Some attempts to estimate the species diversity and population density of trees in Amazonian forests. Bot. Gaz. 111; 413-425.
- Bongers, F., Martínez-Ramos, M. y Popma, J. 1984. Procesos de regeneración natural en claros de la selva alta perennifolia. In Resúmenes del IV Simp. de Estaciones de Campo Los Tuxtlas y Chamela. Inst. de Biología, UNAM, Los Tuxtlas, Ver., México. Taller.
- Brandani, A., Hartshorn, G.S. y Orians, G.H. (manuscrito). Internal heterogeneity of gaps and tropical tree species richness.
- Brokaw, N.V.L. 1982a. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. Biotropica 14: 158-160.
- Brokaw, N.V.L. 1982b. Treefalls: frequency, timing, and consequences. pp. 101-108. In Leigh, E.G., Rand, A.S. y Windsor, D.M. (eds.). The Ecology of a Tropical Forest. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Treefall, regrowth, and community structure in tropical forests. pp. 53-69. In Pickett, S.T.A y White, P.S. (eds.). The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics. Academic Press, New York.
- Brokaw, N.V.L. (en prensa). Gap-phase regeneration in a tropical forest. Ecology.
- Brown, V.K. 1982. The phytophagous insect community and its impact on early successional habitats. pp. 206-213. In Visser, J.H. y Minks, A.K. (eds.). Proc. 5th. int. Symp. Insect-Plant Relationships. Wageningen, Pudoc, The Netherlands.
- Brown, V.K. 1984. Secondary succession: insect-plant relationships. BioScience: 34(11): 710-716.
- Brown, V.K. y Southwood, T.R.E. 1983. Trophic diversity, niche breadth and generation times of exopterygote insect in a secondary succession. Oecologia 56: 220-225.
- Budowski, G. 1963. Forest succession in tropical lowlands. Turrialba 13: 42-44.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical species in the light of successional processes. Turrialba 15: 40-44.
- Bush, G.L. 1975. Modes of animal speciation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 339-364.
- Carabias, J. 1979. Análisis de la Vegetación de la Selva Alta Perennifolia y Comunidades Derivadas de Esta en una Zona Calido-Húmeda de México, Los Tuxtlas, Ver. Tesis Prof. (biología) Fac. de Ciencias, UNAM, México.

- Cates, R.G. 1981. Host plant predictability and the feeding patterns of monophagous, oligophagous, and poligophagous insect herbivores. Oecologia 48: 319-326.
- Chabot, B.F. y Hicks, D.J. 1982. The ecology of leaf life spans. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 229-259.
- Chazdon, R.L. y Fetcher, N. 1984. Light environments of tropical forests. pp. 27-36. In Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanes, C. (eds.). Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Dr. Junk Publs., The Hague, The Netherlands.
- Chew, R.M. 1974. Consumers as regulators of ecosystems an alternative view to energetics. Ohio J. of Science 74:359-370.
- Chizón S., E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis Prof. (Biología) ENEP Zaragoza, UNAM, México.
- Clements, F.E. 1916. Plant succession. Carnegie Inst. Wash. Publ. 242.
- Coley, P.D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. Nature 284: 545-546.
- Coley, P.D. 1983a. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. Ecology 64(3): 426-433.
- Coley, P.D. 1983b. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. Ecological Monographs 53(2): 209-233.
- Connell, J.H. 1970. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest. Proc. Inst. Dynamics Numbers Popul., Oosterbeek. pp. 298-312.
- Connell, J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities. pp. 460-490. In Cody, M.L. y Diamond, J.M. (eds.). Ecology and Evolution of Communities. Harvard University Press, Cambridge, Ma.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. Science 199: 1302-1310.
- Connell, J.H. y Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their roles in community stability and organization. Am. Nat. 111: 1119-1144.

- Cook, R.E. 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. pp. 207-231. In Solbrig, O.T. Jain, S. y Raven, P.H. (eds.). Topics in Plant Population Biology. Columbia Univ. Press, New York.
- Coombe, D.E. 1960. An analysis of the growth of Trema guineensis. J. Ecol. 48: 219-231.
- Coombe, D.E. y Hadfield, W. 1962. An analysis of the growth of Musanga cecropioides. J. Ecol. 50: 221-234.
- Córdova C., B. (en prensa). Demografía de árboles tropicales. In Gómez-Pompa, A. y Del Amo, S. (eds.). Regeneración de Selvas II. Editorial Alhambra, México.
- Crawley, M.J. 1983. Herbivory. Dynamics of Animal-Plant Interactions. Blackwell Scientific publications, London.
- Darwin, C. 1872. On Origin of Species by means of Natural Selection. 6a. Ed. reimpresa (1959) por Mentor Book, New American Library.
- Dawkins, H.C. 1965. The time dimension of tropical forest trees. J. Ecol. 53: 837-838.
- Denslow, J.S. 1980a. Patterns of plant diversity during succession under different disturbance regimes. Oecologia 16: 18-21.
- Denslow, J.S. 1980b. Gap partitioning among tropical rainforest trees. Biotropica 12(suppl.): 47-55.
- Dirzo, R. 1980. Experimental studies on slug-plant interactions. I. The acceptability of thirty plant species to the slug Agriolimax caruanae. J. Ecol. 68: 981-998.
- Dirzo, R. 1982. Effects of insects on the population dynamics of plants in a Mexican tropical rain forest. pp. 443. In Visser, J.H. y Minks, A.K. (eds.). Proc. 5th. int. Symp. Insect-Plant Relationships. Wageningen, Pudoc, The Netherlands.
- Dirzo, R. 1983. Sobre el significado del "co" en coevolución. Bol. Soc. Bot. Mex. 44:91-94.
- Dirzo, R. 1984a. Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences. pp. 209-224. In Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanes, C. (eds.). Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Dr. Junk Publs., The Hague, The Netherlands.
- Dirzo, R. 1984b. Herbivory: a phytocentric overview. pp. 141-165. In Dirzo, R. y Sarukhán, J. (eds.). Perspectives on Plant Population Ecology. Sinauer Ass. Inc. Publ., Sunderland, MA.

- Dirzo, R. (en prensa). The role of the grazing animal. In White, J. (ed.). Plant Populations. Academic Press, New York.
- Dirzo, R. y Sarukhán, J. (eds.). Perspectives on Plant Population. Sinauer Ass. Inc. Publ., Sunderland, Mass.
- Dobzhansky, Th. 1950. Evolution in the tropics. Am. Sci. 38: 209-221.
- Doyle, J.A. 1978. Fossil evidence on the evolutionary origin of tropical trees and forest. pp. 3-30. In Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M.H. (eds.). Tropical Trees as Living Systems.
- Downhower, J.F. 1975. The distribution of ants on Cecropia leaves. Biotropica 7(1): 59-62.
- Ehrlich, P.R. y Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18:586-608.
- Escobar R., D.M., Carderón G., H.F. Domínguez V., C.E., Orózco P., R., Velasco Ll., M. y Escobar M., E. 1982. Análisis estructural y de la regeneración natural de la reserva forestal de Yocoto-Valle. Acta Agrón. Palmira (Colombia) 32(1/4): 21-31.
- Estrada, A. 1984. Resource use by howler monkeys (Alouatta palliata) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, México. Int. Jour. Primatol. 5(2): 105-131.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R. y Vázquez-Yanes, C. 1984. Observations on fruiting and dispersers of Cecropia obtusifolia at Los Tuxtlas, México. Biotropica 16(4): 315-318.
- Ewel, J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. Biotropica 12(suppl.): 2-7.
- Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. Ecology 51(4): 565-581.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Rec. Adv. Phytochem. 8:2119-2126.
- Fetcher, N. (en prensa). Effects of light regime on the growth, leaf morphology, and water relations of seedlings of two species of tropical trees. Oecologia.
- Flores, S. 1971. Estudio de la vegetación del cerro del Vigía de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis Prof. (Biología), Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Futuyma, D.J. 1979. Evolutionary Biology. Sinauer Ass. Inc., Sunderland, Mass.

- Foster, R.B. 1977. Tachigalia versicolor is a suicidal neotropical tree. Nature 268: 624-626.
- Foster, R.B. y Brokaw, N.V.L. 1982. Structure and history of the vegetation of Barro Colorado Island. pp. 67-81. In Leigh, E.G., Rand, A.S. y Windsor, D.M. (eds.). The Ecology of a Tropical Forest. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Fox, J.F. 1977. Alternation and coexistence of tree species. Am. Nat. 111: 69-89.
- García, E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koeppen. Inst. de Geografía, UNAM.
- García-Gutiérrez, A. 1976. Algunos aspectos del ciclo de vida de especies arbóreas tropicales de diferentes estados sucesionales. pp. 594-640. In Gómez-Pompa, A., Del Amo, S., Vázquez-Yanes, C. y Butanda, A. (eds.). Regeneración de Selvas. CECSA, México.
- Garwood, N.C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panamá: a community study. Ecological Monographs 53: 159-181.
- Garwood, N.C., Janos, D.P. y Brokaw, N.V.L. 1979. Earthquake-caused landslides: a major disturbance to tropical forests. Science 205: 997-999.
- Gilbert, L.E. 1977. Evolutionary phychemistry. Science 195: 387.
- Gillet, J.B. 1962. Pest pressure, an underestimate factor in evolution. Syst. Assoc. Publ. 4: 37-46.
- Gómez-Pompa, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. Biotropica 3(2): 125-135.
- Gómez-Pompa, A. 1978. La Vegetación de Veracruz. CECSA, México.
- Gómez-Pompa, A. y Ludlow-Wiechers, B. 1976. Regeneración de los ecosistemas tropicales y subtropicales. pp. 11-30. In Gómez-Pompa, A., Del Amo, S., Vázquez-Yanes, C. y Butanda, A. (eds.). Regeneración de Selvas. CECSA, México.
- Gómez-Pompa, A. y Vázquez-Yanes, C. 1974. Studies on the secondary succession of tropical lowlands: the life cycle of secondary species. Proc. First. Int. Congr. Ecology, The Hague p. 336-342.
- Gómez-Pompa, A. y Vázquez-Yanes, C. 1976. Estudios sobre la regeneración en los trópicos calido-humedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. pp. 579-593. In Gómez-Pompa, A., Del Amo, S., Vázquez-Yanes, C. y Butanda, A. (eds.). Regeneración de Selvas. Alhambra, México.

- Gómez-Pompa, A. y Vázquez-Yanes, C. 1981. Successional studies of a rain forest in México. pp. 246-266. In Shugart, H.H. y Botkin, D.B. (eds.). Forest Succession. Springer-Verlag, New York, Berlin.
- Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yanes, C. y Guevara, S. 1972. The tropical rain forest: a nonrenewable resource. Science 177: 762-765.
- Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yanes, C., Del Amo, S. y Butanda, A. 1976. Regeneración de Selvas. CECSA, México.
- Gould, S.J. y Lewontin, R.C. 1979. The spandrels of San-Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. of The Royal Soc., London B205: 581-598.
- Guevara Sada, S. y Gómez-Pompa, A. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, México, Jour. Arnold Arbor. 53: 312-335.
- Hairston, N.G., Smith, F.E. y Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control and competition. Am. Nat. 94: 421-425.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A. y Tomlinson, P.B. 1978. Tropical Trees and Forests: An Architectural Analysis. Springer-Verlag, Berlin.
- Hammond, P.M. 1981. Speciation in the face of gene flow -sympatric parapatric speciation. pp. 37-48. In Forey, P.L. (ed.). The Evolving Biosphere. British Museum (Natural History), Cambridge University Press.
- Hardin, G. 1969. Population, Evolution and Birth Control. W.H. Freeman, San Francisco.
- Harper, J.L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. J. Ecol. 55: 247-270.
- Harper, J.L. 1969. The role of predation in vegetational diversity. Brookhaven Nat. Lab. Symp. Biol. 22: 48-62.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- Harper, J.L. 1981. The concept of population in modular organisms. pp. 53-77. In May, R.M. (ed.). Theoretical Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Harper, J.L. 1984. Foreword. pp. xv-xviii. In Dirzo, R. y Sarukhán, J. (eds.), Perspectives on Plant Population Ecology. Sinauer Ass. Inc./ Publ., Sunderland, Mass.

- Harper, J.L. y White, J. 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 419-463.
- Hartshorn, G.S. 1978. Tree falls and the tropical forest dynamics. pp. 617-638. In Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M.H. (eds.). Tropical Trees as Living Systems. Cambridge University press, London.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. Biotropica 12 (suppl.): 23-30.
- Hartnett, D.C. y Bazzaz, F.A. 1984. Leaf demography and plant-insect interactions: goldenrods and phloem-feeding aphids. Am. Nat. 124: 137-142.
- Holthuijzen, A.M.A. y Boerboom, J.H.A. 1982. The Cecropia seedbank in the Surinam lowland rain forest. Biotropica 14(1): 62-68.
- Horn, H.S. 1974. The ecology of secondary succession. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 25-37.
- Hubbell, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. Oikos 35: 214-229.
- Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest implications for conservation. pp.25-41. In Sutton, S.L., Whitmore, T.C. y Chadwick, A.C. (eds.). Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Blackwell Scientific Publications, London.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. Am. Nat. 113(1): 81-101.
- Hutchinson, G.E. 1951. Copepodology for the ornithologist. Ecology 32: 571-577.
- Hutchinson, G.E. 1978. An Introduction to Population Ecology. Yale University Press.
- Janzen, D.H. 1968. Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. Am. Nat. 102: 592-595.
- Janzen, D.H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant Azteca as allelopathic agent of Cecropia. Ecology 50: 147-153.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. Am. Nat. 104: 501-528.
- Janzen, D.H. Reduction of Mucuna andreana (Leguminosae) seedling fitness by artificial seed damage. Ecology 57(4): 826-828.
- Janzen, D.H. 1977. Promising directions of study in tropical animal-plant interactions. Ann. Miss. Bot. Gard. 64: 706-736.

- Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution? Evolution 34(3):611-612.
- Jermy, T. 1974. Insect-host plant relationship: coevolution or sequential evolution. Symp. Biol.Hung. 16:109-113.
- Jiménez, C. y Dirzo, R. 1984. Experimentos de aceptabilidad del follaje de plántulas tropicales. p. 162. In Resúmenes de 9o. Congreso Mexicano de Botánica (Soc. Bot. Mex.), México.
- Jones, D.A. 1979. Chemical defense: primary or secondary function? Am. Nat. 113: 445-451.
- Kira, T. 1978. Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rainforest of Southeast Asia with special reference to Pasoh forest, West Malaysia. pp.561-590. In Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M.H. (eds.). Tropical trees as Living Systems. Cambridge University Press.
- Kitchell, J.F., O'Neill, R.V., Webb, D., Gallepp, G.W., Bartell, S.M., Koopce, J.F. y Ausmus, B.S. 1979. Consumer Regulation of nutrient cycling. BioScience 29(1): 28-34.
- Knight, D.H. 1975. An analysis of late secondary succession in species-rich tropical forest. pp. 53-59. In Gooley, F.B. y Medina, E. (eds.). Tropical Ecological Systems: Trends in Terrestrial and Aquatic Research. Springer-Verlag, New York.
- Kramer, F. 1933. De natuurlijke verjonging in het Goenoeng-Gedeh-complex. Tectona 26: 156-185.
- Krebs, C.J. 1978. Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Harper & Row Publishers, New York.
- Kulman, H.M. 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. Ann. Rev. Entomol. 16: 389-324.
- Lawton, J.H. y McNeill, S. 1979, Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. pp. 223-244. In Anderson, R.M., Turner, B.D. y Taylor, L.R. (eds.). Population Dynamics. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Lawton, J.H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. Ann. Rev. Entomol. 28: 23-39.
- Lee, T.D. y Bazzaz, F.A. 1980. Effects of defoliation and competition on growth and reproduction in the annual plant Abutilon theophrasti. J.Ecol. 68: 813-821.
- Leigh, E.G. 1975. Structure and climate in tropical rain forest. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 67-86.

- Leigh, E.G. 1982. Why are there so many kinds of tropical trees? pp. 63-66. In Leigh, E.G., Rand, A.S. y Windsor, D.M. (eds.). The Ecology of a Tropical Forest. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Leopold, A.S. 1950. Vegetation zones of México. Ecology 31: 507-518.
- Liew, T.C. 1973. Occurrence of seeds in virgin forest top soil with particular reference to secondary species in Sabah. Maly. Forester 36: 185-193.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. pp. 31-69. In Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yanes, C., Del Amo, S. y Butanda, A. (eds.). Regeneración de Selvas. CECSA, México.
- Louda, S.M. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub Haplopappus venetus (Asteraceae), along a climatic gradient. Ecology 64 (3): 511-521.
- Lowman, M.D. 1982. Effects of different rates and methods of leaf removal on rain forest seedlings of coachwood (Ceratopetalum apetalum). Aust. J. Bot. 30: 477-483.
- Lowman, M.D. 1984. An assessment of techniques for measuring herbivory: is rainforest defoliation more intense than we thought? Biotropica 16(4): 264-268.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore preference and algal competitive abilities. Am. Nat. 112: 23-39.
- Lubchenco, J. 1983. Littorina and Fucus: effects of herbivores, substratum heterogeneity, and plant escapes during succession. Ecology 64(5): 1116-1123.
- Lubchenco, J. y Gaines, S.D. 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. populations and communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12; 405-437.
- Lugo, A. 1970. Photosynthetic studies on four species of rain forest seedlings. pp. 181-202. In Odum, H.T. y Pigeon, R.F. (eds.). A Tropical Rainforest. Oak Ridge, Tenn. Us Atomic Energy Comm.
- Maiorana, V.C. 1978. What kinds of plants do herbivores really prefer? Am. Nat. 112: 631-635.
- Martínez-Ramos, M. 1980. Aspectos Sinicológicos del Proceso de Regeneración Natural en una Selva Alta Perennifolia. Tesis Prof. (Biología), Fac. de Ciencias, UNAM, México.

- Martínez-Ramos, M. (en prensa). Claros, historia de vida de los árboles y la dinámica de la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In Gómez-Pompa, A. y Del Amo, S. (eds.). Regeneración de Selvas II. Editorial Alhambra, México.
- Mattson, W.J. y Addy, N.D. 1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. Science 190: 515-522.
- Mayr, E. 1963. Animal Species and Evolution. Harvard University Press.
- McBrien, H., Harmsen, R., y Crowder, A. 1983. A case of insect grazing affecting plant succession. Ecology 64(5): 1035-1039.
- McNaughto, S.J. 1983. Physiological and ecological implications of herbivory. pp. 657-677. In Lange, O.L. y Nobel, P.S. (eds.). Enciclopedia of Plant Physiology. vol. 12c. Springer-Verlag, Berlin.
- McNeill, S. y Prestidge, R.A. 1982. Plant nutritional strategies and insect herbivory community dynamics. pp. 225-235. In Visser, J.H. y Minks, A.K. (eds.). Proc. 5th. int. Symp. Insect-Plant Relationships. Wageningen, Pudoc, The Netherlands.
- Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanes, C. 1984 (eds.). Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Dr. Junk Publs., The Hague, The Netherlands.
- Mendoza O., A. 1981. Modificaciones del Equilibrio Foliar y sus Efectos en el Comportamiento Reproductivo y Vegetativo en *Astrocaryum mexicanum*. Tesis Prof. (Biología), Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Miranda, F. y Hernández X., E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx. 28: 29-179.
- Molina Freaner, F.E. 1980. Aspectos Demográficos de Semillas y Plántulas de jojoba (*Simmondsia chinensis* (Link) Schneider). Tesis Prof. (Ing. Agrón.), Univ. de Sonora.
- Mooney, H.A. y Gulmon, S.L. 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. BioScience 32(3): 198-206.
- Morrow, P.A. 1984. Assessing the effects of herbivory. pp. 225-231. In Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanes, C. (eds.). Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Dr. Junk Publs., The Hague, The Netherlands.
- Murca Pires, J., Dobzhansky, Th. y Black, G.A. 1953. An estimate of the number of species of trees in an Amazonian forest community. Bot. Gaz. 114: 467-477.

- Ng, F.S.P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees. pp. 129-162. In Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M.H. (eds.). Tropical Trees as Living Systems. Cambridge Univ. Press.
- Núñez-Farfán, J. y Dirzo, R. 1984. Efecto de la defoliación artificial en el crecimiento y sobrevivencia de Heliocarpus appendiculatus Turcz. (Tiliaceae) en la selva de Los Tuxtlas, Ver. p. 161. In Resúmenes del 9o. Congr. de Bot. (Soc. Bot. Mex.), México.
- Núñez-Farfán, J. y Dirzo, R. (en prensa). Herbivoría y sucesión en una Selva Alta Perennifolia. cap. XVI. In Gómez-Pompa, A. y Del Amo, S. (eds.). Regeneración de Selvas II. Editorial Alhambra, México.
- Oldeman, R.A.A. 1974. L'Architecture de la Forêt Guyanaise. Memoire ORSTOM No. 73, Paris.
- Oldeman, R.A.A. 1978. Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in tropical forest. pp. 535-560. In Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M.H. (eds.). Tropical Trees as Living Systems. Cambridge University Press.
- Opler, P.A. 1974. Oaks as evolutionary islands for leaf-mining insects. Am. Sci. 62(1): 67-73.
- Orians, G.H. 1982. The influence of tree-falls in tropical forests in tree species richness. Tropical Ecology 23(2): 255-279.
- Orózco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. 1982. Plants and fruit bat interactions in a tropical rain forest area, Southeast México. Brenesia 19/20: 137-149.
- Owen, D.F. y Wiegert, R.G. 1976. Do consumers maximize plant fitness? Oikos 27: 488-492.
- Oyama N., A.K. 1984. Biología Comparativa entre individuos Masculinos y Femeninos de Chamaedorea tepejilote (Palmae). Tesis Prof. (Biología), Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Pennington, T.D. y Sarukhán, J. 1968. Árboles Tropicales de México. Inst. Nal. Invest. Forest. /FAO, México.
- Pérez Nasser, N. 1985. Viabilidad de Semillas de once Especies de Los Tuxtlas, Ver. Tesis Prof. (Biología), Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. Am. Nat. 100: 33-46.

- Pickett, S.T.A. 1983. Differential adaptation of tropical trees species to canopy gaps and its role in community dynamics. Tropical Ecology 24(1): 68-84.
- Poole, R.W. 1974. An Introduction to Quantitative Ecology. McGraw-Hill, New York.
- Poore, M.E.D. 1968. Studies on Malaysian rain forest. I. The forest on Triassic sediments in Jengka Forest Reserve. J. Ecol. 56: 143-196.
- Price, P.W., Bouton, C.E., Gross, P., McPheron, B.A., Thompson, J.N. y Weiss, A. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plant on interactions between insect herbivores and natural enemies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 41-65.
- Prokopy, R.J. y Owens, E.D. 1983. Visual detection of plants by herbivorous insects. Ann. Rev. Entomol. 28: 337-364.
- Piñero, D., Sarukhán, J. y González, E. 1977. Estudios demográficos en plantas. Astrocaryum mexicanum Liebm. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. Méx. 37: 69-118.
- Putz, F.E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panamá. Ecology 64(5):1969-1074.
- Ravinovich, J.E. 1980. Introducción a la Ecología de Poblaciones Animales. CECSA, México.
- Ramos Prado, J.M., Delgado Rueda, M., Del Amo, S. y Fernández, E. 1982. Análisis estructural de un área de vegetación secundaria en Uxpanapa, Veracruz. Biotica 7(1): 7-29.
- Reader, P.M. y Southwood, T.R.E. 1981. The relationship between palatability to invertebrates and successional status of a plant. Oecologia 51: 271-275.
- Rhoades, D.F. 1977. Origins of an ecological theory. Science 196: 1358.
- Rhoades, D.F. y Cates, R.G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. Rec. Adv. Phytochem. 10:168-213.
- Richards, P.W. 1952. The Tropical Rain Forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rico-Bernal, M. 1972. Estudio de la sucesión secundaria en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles". Tesis Prof. (Biología) Fac. de Ciencias, UNAM, México.

- Rico-Bernal, M. y Gómez-Pompa, A. 1976. Estudios de las primeras etapas sucesionales de una Selva Alta Perennifolia en Veracruz, México. pp. 112-202. In Gómez-Pompa, A. Vázquez-Yanes, C., Del Amo, S. y Butanda, A. (eds.). Regeneración de Selvas. CECSA, México.
- Ricklefs, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. Am. Nat. 111: 376-381.
- Rockwood, L.L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. Ecology 54: 1363-1369.
- Root, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (Brassica oleracea). Ecological Monographs 43(1): 95-124.
- Rosenthal, G.A. y Janzen, D.H. 1979 (eds.). Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, New York.
- Ross, R. 1954. Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. III. Secondary succession in the Shasha Forest Reserve. J. Ecol. 42: 259-282.
- Rzedowski, J. 1963. El extremo boreal del Bosque Tropical siempreverde en Norteamérica Continental. Vegetatio 11: 173-198.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, México.
- Sarukhán, J. 1964. Estudio de la sucesión en una zona talada en Tuxtepec, Oax. Tesis Prof. (Biología) Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Sarukhán, J. 1968. Análisis Sinicológico de las Selvas de Terminalia amazonia en la Planicie Costera del Golfo de México. Tesis de Maestría, Coleg. de Posgraduados de Chapingo, México.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. pp. 163-184. In Tomlinson, P.B. y Zimmermann (eds.). Tropical Trees as Living Systems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sarukhán, J. 1980. Demographic problems in tropical systems. pp. 161-188. In Solbrig, O.T. (ed.). Demography and Evolution in Plant Populations. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Schowalter, T.D. 1981. Insect herbivore relationship to the state of the host plant: biotic regulation of ecosystem nutrient cycling through ecological succession. Oikos 37: 126-130.
- Schulz, J.P. 1960. Ecological Studies on Rain Forest in Northern Suriname. Verhandlingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde, Tweed Reeks, Deel 53(1), Amsterdam.
- Siegler, D.S. y Price, P.W. 1976. Secondary compounds in plants: primary functions. Am. Nat. 110: 101-105.
- Shukla, R.P. y Ramakrishnan, P.S. 1984. Leaf dynamics of tropical trees related to successional status. New Phytol. 97: 697-706.

- Silvertown, J.W. 1982. Introduction to Plant Population Ecology. Longman, London.
- Sjörs, H. 1980. An arrangement of changes along gradients, with examples from successions. Vegetatio 43: 1-4.
- Smith, C.C. 1970. The coevolution of pine squirrels (Tamiasciurus) and conifers. Ecological Monographs 40(3): 349-371.
- Solbrig, O.T. 1980a. Demography and Evolution in Plant Population. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Solbrig, O.T. 1980b. Demography and natural selection. pp. 1-20. In Solbrig, O.T. (ed.). Demography and Evolution in Plant Population. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Soto, M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la Región de Los Tuxtlas. pp. 70-110. In Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yanes, C., Del Amo, S. y Butanda, A. (eds.). Regeneración de Selvas. CECSA, México.
- Southwood, T.R.E. 1973. The insect/plant relationship- an evolutionary perspective. pp. 3-33. In Emden, H.F. van (ed.). Insect/Plant Relationships. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Southwood, T.R.E., Brown, V.K. y Reader, P.M. 1979. The relationships of plant and insect diversities in succession. Biol. J. Linn. Soc. 12: 327-348.
- Stanton, N. 1975. Herbivore pressure on two types of tropical forests. Biotropica 7: 8-11.
- Stebbins, G.L. 1981. Coevolution of grasses and herbivores. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 75-86.
- Steenis, C.G.G.J. van. 1958. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: The biological nomad theory. Proc. Kandy Symp. UNESCO, Humid Tropics: 212-215.
- Steenis, C.G.G.J. van. 1969. Plant speciation in Malesia with special reference to the theory of non-adaptive saltatory evolution in speciation in tropical environments. Biol. J. Linn. Soc. 1: 97-133.
- Strong, D.R. Jr. 1977. Epiphyte loads, treefalls, and perennial forest disruption: a mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animal. Jour. of Biogeography 4: 215-218.
- Tahvanainen, J.D. y Root, R.B. 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore Phyllotreta cruciferae (Coleoptera: Chrysomelidae). Oecologia 10: 321-346.
- Tansley, A.G. y Adamson, R.S. 1925. Studies of the vegetation of the English chalk. J. Ecol. 13: 177-223.

- Taylor, T.N. y Scott, A.C. 1983. Interactions of plants and animals during the Carboniferous. BioScience 33: 488-493.
- Terradas, J. 1971. Ecología, Hoy. Editorial Teide, Barcelona.
- Thompson, J.N. 1982. Interaction and Coevolution. John Wiley & Sons. Inc. N.Y.
- Torquebiau, E. 1981. Analyse Architecturale de la Foret du Los Tuxtlas (Veracruz) Mexique. Ph. D. Thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Academie de Montpellier.
- Trejo, P.L. 1976. Diseminación de semillas por aves en Los Tuxtlas, Ver. pp. 4447-470. In Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yanes, C., Del Amo, S. y Butanda, A. (eds.). Regeneración de Selvas. CECSA, México.
- Van Valen, L. 1975. Life, death, and energy of a tree. Biotropica 7(4): 260-269.
- Vázquez-Yanes, C. 1976. Estudios sobre la ecofisiología de la germinación en una zona cálido húmeda. pp. 279-388. In Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yanes, C., Del Amo, S. y Butanda, A. (eds.). Regeneración de Selvas. CECSA, México.
- Vázquez-Yanes, C. 1977. Germination of a pioneer tree (Trema guineensis Ficalho) from Equatorial Africa. Turrialba 27: 301-302.
- Vázquez-Yanes, C. 1980a. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. Trop. Ecol. 21(1): 103-112.
- Vázquez-Yanes, C. 1980b. Light quality and seed germination in Cecropia obtusifolia and Piper auritum from a tropical rain forest in México. Myton 38(1): 33-35.
- Vázquez-Yanes, C. 1981. Germinación de dos especies de Tiliaceas arbóreas de la vegetación secundaria tropical: Belotia campbellii y Heliocarpus donnell-smithii. Turrialba 31: 81-83.
- Vázquez-Yanes, C. y Orózco-Segovia, A. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (Heliocarpus donnell-smithii) in response to diurnal fluctuation of temperature. Physiol. Plant. 56: 295-298.
- Vázquez-Yanes, C. y Orózco-Segovia, A. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid tropics of the world: a review. pp. 37-50. In Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanes, C. (eds.). Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Dr. Junk Publs., The Hague, The Netherlands.
- Vázquez-Yanes, C., Orózco-Segovia, A., Francois, G. y Trejo, L. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, México. Biotropica 7(2): 73-76.
- Vázquez-Yanes, C. y Pérez-García, B. 1976. Notas sobre la morfología y la anatomía de la testa de las semillas de Ochroma lagopus Sw. Turrialba 26: 310-311.

- Waloff, N. y Richards, O.W. 1977. The effect of insect fauna on growth, mortality and natality of broom, Sarothamus scoparius. J. Ecol. 14: 787-798.
- Wallace, L.L. y Dunn, E.L. 1980. Comparative photosynthesis of three gap phase successional tree species. Oecologia 45: 331-340.
- Waser, N.M. y Price, M. 1981. Effects of grazing on diversity of annual plants in the Sonoran desert. Oecologia 50: 407-411.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. J. Ecol. 35: 1-22.
- Webb, L.J. 1958. Cyclones as an ecological factor in tropical lowland rain forest, north Queensland. Aust. J. Bot. 6: 220-228.
- White, J. 1979. The plant as a metapopulation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 109-45.
- Whittaker, R.H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. Ecological Monographs 23: 42-78.
- Whittaker, R.H. y Feeny, P. 1971. Allelochemicals: chemical interactions between species. Science 171: 757-770.
- Whitmore, T.C. 1969. First thoughts on species evolution in Malayan Macaranga (Studies in Macaranga III). Biol. J. Linn. Soc. 1: 223-231.
- Whitmore, T.C. 1974. Change with time and the role of cyclones in tropical rainforest on Kolombangara, Solomon Islands. Comm. Forestry Institute Univ. Oxford No. 46.
- Whitmore, T.C. 1975. Tropical Rain Forest of The Far East. Clarendon Press, Oxford.
- Whitmore, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. pp. 639-655. In Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M.H. (eds.). Tropical Trees as Living Systems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Whitmore, T.C. 1982. On pattern and process in forests. pp. 45-59. In Newman, E.I. (ed.). The Plant Community as a Working Mechanism. Special Publications series of the British Ecological Soc. NO. 1, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Whitmore, T.C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forests. Forestry Abstracts 44(12): 767-779.
- Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, N.J.

Apéndice I. Valores de importancia relativa (V.I.) de las especies colonizadoras en las dos zonas del claro, durante tres tiempos distintos.

Septiembre de 1982. Sitio I, Cuadro 1.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cecropia</u> <u>obtusifolia</u>	24.10	25.49	29.82	79.41
<u>Cissus</u> aff. <u>gosypiifolia</u>	16.57	17.64	15.78	49.99
<u>Heliocarpus</u> <u>appendiculatus</u>	13.09	1.94	1.75	16.78
<u>Robinsonella</u> <u>mirandae</u>	9.07	3.92	3.50	16.49
<u>Trichospermum</u> <u>mexicanum</u>	7.79	3.92	3.50	15.21
<u>Urera</u> <u>caracasana</u>	3.42	5.88	5.26	14.56
<u>Acalypha</u> <u>skuchii</u>	3.19	5.88	5.26	14.33
Araceae sp. (1)	3.23	3.92	3.50	10.65
<u>Dieffenbachia</u> <u>seguina</u>	3.04	3.92	3.50	10.44
<u>Aphelandra</u> <u>aurantiaca</u>	2.54	3.92	3.50	9.96
<u>Ipomoea</u> aff. <u>phylomega</u>	0.81	3.92	3.50	8.23
<u>Carica</u> <u>papaya</u>	2.38	1.94	1.75	6.04
<u>Sapium</u> sp.	2.27	1.94	1.75	5.94
<u>Stemmadenia</u> <u>donell-smithii</u>	2.11	1.94	1.75	5.80
<u>Lycianthes</u> aff. <u>heteroclita</u>	1.29	1.94	1.75	4.98

<u>Syngonium</u> sp.	1.24	1.94	1.75	4.93
<u>Heliconia</u> <u>bihai</u>	1.19	1.94	1.75	4.88
<u>Piper</u> <u>auritum</u>	1.02	1.94	1.75	4.71
Desconocida 4	0.10	1.94	1.75	3.79
<u>Fornsteronia</u> <u>viridescens</u>	0.054	1.94	1.75	3.74
Begoniaceae I				

$$H' = -\sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 1.0939$$

APENDICE I (Cont.)

Septiembre de 1982. Sitio I, Cuadro 2.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cecropia</u> <u>obtusifolia</u>	61,82	33,33	55,12	150,27
<u>Cissus</u> aff. <u>gosypiiifolia</u>	12,33	27,45	17,94	57,72
<u>Acalypha</u> <u>skuchii</u>	3,54	7,84	5,12	16,50
<u>Piper</u> <u>auritum</u>	3,25	7,84	5,12	16,21
<u>Spigelia</u> sp.	8,58	3,92	2,56	15,06
<u>Piper</u> sp.	2,06	7,84	5,12	15,02
<u>Cupania</u> <u>dentata</u>	2,72	1,96	1,28	5,96
<u>Heliocarpus</u> <u>appendiculatus</u>	2,30	1,96	1,28	5,54
<u>Syngonium</u> <u>podophyllum</u>	1,34	1,96	1,28	4,58
<u>Neurolaena</u> <u>lobata</u>	1,00	1,96	1,28	4,24
Desconocida 7	0,48	1,96	1,28	3,72
<u>Lycianthes</u> <u>heteroclita</u>	0,38	1,96	1,28	3,62
<u>Chamaedorea</u> <u>tepejilote</u>	0,14	1,96	1,28	3,39

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 0,6838$$

APENDICE I (Cont.)

Septiembre de 1982, Sitio I, Cuadro 3.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cissus</u> aff. <u>gossypifolia</u>	38.52	20	38.37	96.89
<u>Pseudolmedia</u> <u>oxyphyllaria</u>	12.78	5	5.81	23.59
<u>Urera</u> <u>caracasana</u>	3.11	10	8.13	21.24
<u>Psychotria</u> <u>chiapensis</u>	8.49	6.66	5.81	20.30
<u>Syngonium</u> <u>podophyllum</u>	9.45	6.66	4.65	20.10
Araceae sp. (1)	2.37	10	6.97	19.34
<u>Heliocarpus</u> <u>appendiculatus</u>	9.55	5	4.65	19.20
<u>Aphelandra</u> <u>aurantiaca</u>	1.68	5	3.48	10.18
Araceae (3)	1.69	3.33	2.32	7.01
<u>Trophis</u> <u>mexicana</u>	1.56	3.33	2.32	6.88
<u>Spigelia</u> sp.	0.78	3.33	2.32	6.10
<u>Urera</u> sp.	3.10	1.16	1.16	5.86
<u>Syngonium</u> sp.	0.52	3.33	2.32	5.48
Desc IX (Solanum?)	1.14	1.6	1.16	3.90
<u>Cupania</u> <u>dentata</u>	0.96	1.6	1.16	3.72
<u>Acalypha</u> <u>skuchii</u>	0.69	1.6	1.16	3.45
<u>Robinsonella</u> <u>mirandae</u>	0.56	1.6	1.16	3.32
<u>Cecropia</u> <u>obtusifolia</u>	0.45	1.6	1.16	3.21

<u>Chamaedorea</u> <u>tepejilote</u>	0,20	1.6	1.16	2.96
<u>Dieffenbachia</u> <u>seguina</u>	0.16	1.6	1.16	2.92

$$H' = -\sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 0.8430$$

APENDICE I (Cont.)

Septiembre de 1982. Sitio I, Cuadro 4.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cissus</u> aff. <u>gossypifolia</u>	7.95	11.94	16.86	36.75
Araceae (4)	6.08	13.43	10.84	30.35
<u>Heliocarpus</u> <u>appendiculatus</u>	9.07	8.95	7.22	25.24
<u>Syngonium</u> <u>podophyllum</u>	6.88	7.46	8.43	22.77
<u>Anemopaegna</u> <u>chrysantha</u>	8.12	5.97	4.18	18.90
<u>Cecropia</u> <u>obtusifolia</u>	5.05	4.47	6.02	15.54
<u>Ipomoea</u> sp.	5.62	4.47	4.81	14.90
<u>Ipomoea phyllomega</u>	2.40	5.97	4.81	13.18
<u>Sapium</u> sp.	4.77	4.47	3.61	12.85
<u>Psychotria</u> sp.	3.61	4.47	4.81	12.82
<u>Acalypha skuchii</u>	1.66	4.47	6.02	12.15
<u>Iresine</u> sp.	5.68	2.98	2.40	11.06
Desconocida 12	6.72	1.49	2.40	10.61
<u>Urera caracasana</u>	3.37	4.47	2.40	10.24
<u>Lycianthes</u> <u>heteroclita</u>	4.73	1.49	1.20	7.42
<u>Aphelandra</u> <u>aurantiaca</u>	4.73	1.49	1.20	7.42
Desconocida 14	3.2	1.49	1.20	5.91
<u>Trichospermum</u> <u>mexicanum</u>	2.44	1.49	1.20	5.30

<u>Serjania</u> sp.	2.27	1.49	1.20	4.96
Desconocida 10	1.81	1.49	1.20	4.50
Desconocida 13	1.66	1.49	1.20	4.35
<u>Astrocaryum</u> <u>mexicanum</u>	0.41	1.49	1.20	3.10
Helecho desconocido	0.79	1.49	1.20	3.60

$$H' = -\sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 1.228$$

APENDICE I (Cont.)

Septiembre de 1982, Sitio N, Cuadro 1.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cecropia obtusifolia</u>	71.34	43.33	62.22	176.89
<u>Acalypha skuchii</u>	7.84	13.33	11.11	32.28
<u>Hiraea obovata</u>	6.08	10.00	6.66	22.74
<u>Trichilia sp.</u>	3.43	6.66	4.44	14.53
<u>Heliocarpus appendiculatus</u>	2.53	6.66	4.44	13.63
<u>Cissus aff. gosypifolia</u>	0.23	6.66	2.22	9.11
Rubiaceae	3.50	3.33	2.22	9.05
<u>Sapium sp. (Euph. I)</u>	2.33	3.33	2.22	7.88
Desconocida 4	1.50	3.33	2.33	7.05
<u>Urera caracasana</u>	1.16	3.33	2.22	6.71

$$H' = -\sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 0.616$$

APENDICE I (Cont.)

Septiembre de 1982. Sitio II, Cuadro 2.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cecropia</u> <u>obtusifolia</u>	67.04	52.38	65.62	185.04
<u>Hiraea obovata</u>	12.40	10.08	9.37	31.85
<u>Acalypha skuchii</u>	8.10	10.0	12.50	30.85
Araceae sp. (1)	5.68	4.87	3.12	13.67
<u>Spigelia</u>	3.68	4.87	3.12	11.67
<u>Trichilia</u>	2.52	4.87	3.12	11.67
<u>Piper</u> sp.	0.56	4.87	3.12	8.55

$$H' = -\sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 0.5167$$

APENDICE I (Cont.)

Septiembre de 1982. Sitio II, Cuadro 3.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cecropia</u> <u>obtusifolia</u>	73.99	37.50	48.71	160.20
<u>Hiraea</u> <u>obovata</u>	6.76	15.62	12.82	35.20
<u>Cissus</u> aff. <u>gosypiifolia</u>	5.02	12.50	10.25	27.77
<u>Heliocarpus</u> <u>appendiculatus</u>	8.52	9.37	7.69	25.58
Araceae sp.	1.59	9.37	7.69	18.65
Araceae	0.78	6.25	5.12	12.15
<u>Fornsteronia</u> <u>viridescens</u>	1.93	3.12	2.56	9.54
<u>Trichilia</u>	0.92	3.12	2.56	6.60
<u>Spigelia</u> sp.	0.44	3.12	2.56	6.12

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 0.7249$$

APENDICE I (Cont.)

Febrero de 1983. Sitio I, Cuadro 2.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cecropia</u> <u>obtusifolia</u>	66.49	33.33	50.81	150.63
<u>Piper auritum</u>	29.75	6.66	4.91	41.32
<u>Acalypha sküchii</u>	1.92	13.33	9.83	25.08
<u>Cissus aff.</u> <u>gosypifolia</u>	0.49	13.33	9.83	23.65
<u>Pseudolmedia</u> <u>oxyphyllaria</u>	0.09	8.88	6.55	15.52
<u>Piper hispidum</u>	0.03	6.66	4.91	11.60
<u>Spigelia sp.</u>	1.63	4.44	3.27	9.34
<u>Heliocarpus</u> <u>appendiculatus</u>	1.00	2.22	1.63	4.85
<u>Neurolaena lobata</u>	0.42	2.22	1.63	4.27
<u>Syngonium podophyllum</u>	0.23	2.22	1.63	4.08
<u>Phytolacca</u> <u>rivinodes</u>	0.05	2.22	1.63	3.90
<u>Chamaedorea</u> <u>tepejilote</u>	0.01	2.22	1.63	3.88
<u>Ochroma pyramidale</u>	0.01	2.22	1.63	3.86

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 0.7176$$

APENDICE I (Cont.)

Febrero de 1983. Sitio I, Cuadro 3.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Heliocarpus</u> <u>appendiculatus</u>	80.82	10.71	11.47	103.00
Araceae sp. (1)	2.22	16.07	14.75	33.04
<u>Cissus</u> aff. <u>gosypiiifolia</u>	0.62	8.92	9.38	19.37
<u>Urera</u> <u>caracasana</u>	4.01	5.35	4.91	14.27
<u>Syngonium</u>	0.52	7.14	6.55	14.21
<u>Pseudolmedia</u> <u>oxyphyllaria</u>	2.29	5.35	6.55	14.19
<u>Psychotria</u> sp.	1.27	5.35	6.55	13.17
<u>Syngonium</u> <u>podophyllum</u>	1.25	5.35	4.95	11.51
Araceae 4	0.18	5.35	4.91	10.44
<u>Aphelandra</u> <u>aurantiaca</u>	1.13	3.57	3.27	6.91
<u>Spigelia</u> sp.	0.07	3.57	3.27	6.91
<u>Trophis</u> <u>mexicana</u>	1.91	1.78	1.63	5.32
Solanaceae 1	1.85	1.78	1.63	5.26
Desconocida 5 (S II)	0.59	1.78	1.63	4.00
<u>Pleuranthodendron</u> <u>tindenii</u>	0.23	1.78	1.63	3.64
<u>Chamaedorea</u> <u>tepejilote</u>	0.23	1.78	1.63	3.64
<u>Cupania</u> <u>dentata</u>	0.20	1.78	1.63	3.61

<u>Robinsonella</u> <u>mirandae</u>	0.16	1.78	1.63	3.57
Desconocida Nva. 3	0.11	1.78	1.63	3.52
<u>Ipomoea</u> sp.	0.10	1.78	1.63	3.51
<u>Phytolacca</u> <u>rivinoides</u>	0.06	1.78	1.63	3.47
<u>Piper hispidum</u>	0.04	1.78	1.63	3.45
Compositae 1	0.03	1.78	1.63	3.44
<u>Acalypha skuchii</u>	0.01	1.78	1.63	3.42

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 1.2429$$

APENDICE I (Cont.)

Febrero de 1983. Sitio I, Cuadro 4.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Heliocarpus appendiculatus</u>	23.44	12.50	11.11	47.05
Solanaceae I	19.69	1.78	1.58	23.02
<u>Syngonium</u>	2.86	8.92	7.93	19.71
<u>Ipomoea phyllomega</u>	0.53	8.92	9.52	18.97
<u>Acalypha skuchii</u>	1.18	7.14	9.52	17.84
<u>Anemopaegna chrysantha</u>	2.76	7.14	7.93	17.83
<u>Cecropia obtusifolia</u>	2.17	5.35	7.93	15.45
Desconocida II	11.33	1.78	1.58	14.69
<u>Iresine</u> sp.	5.24	3.57	3.49	12.30
<u>Sapium</u> sp. (Euphor. I)	3.25	3.57	3.25	11.58
Enredadera	1.21	5.35	4.76	11.32
Araceae (4)	0.23	5.35	4.76	10.34
<u>Urera caracasana</u>	1.35	3.57	4.39	8.41
<u>Piper</u> sp.	4.29	1.78	1.58	7.65
<u>Neurolaena lobata</u>	3.73	1.78	1.58	7.09
<u>Serjania</u> sp.	3.07	1.78	1.58	6.43
Desconocida I	2.72	1.78	1.58	6.08
Helecho desconocido	2.70	1.78	1.58	5.26
Desconocida	1.90	1.78	1.58	5.26

<u>Astrocaryum</u> <u>mexicanum</u>	1.35	1.78	1.58	4.71
<u>Piper hispidum</u>	1.34	1.78	1.58	4.70
Rubiaceae 2	1.10	1.78	1.58	4.46
Solanaceae II	1.02	1.78	1.58	4.38
<u>Aphelandra</u> <u>aurantiaca</u>	0.56	1.78	1.58	3.90
<u>Psychotria</u> sp.	0.48	1.78	1.58	3.84
Compositae 3	0.37	1.78	1.58	3.73
<u>Trichospermum</u> <u>mexicanum</u>	0.01	1.78	1.58	3.37

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 1.2595$$

APENDICE I (Cont.)

Febrero de 1983. Sitio II, Cuadro 1.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cecropia</u> <u>obtusifolia</u>	76.06	21.05	26.92	124.03
<u>Acalypha skuchii</u>	12.43	26.31	34.61	73.35
<u>Trichilia</u> sp.	3.78	10.52	7.69	21.99
<u>Cissus</u> aff. <u>gosypifolia</u>	3.06	5.26	3.84	12.10
Rubiaceae I	2.16	5.26	3.84	11.26
<u>Hiraea obovata</u>	12.5	5.26	3.84	10.35
Desconocida 7	0.38	5.26	3.84	9.48
<u>Dussia mexicana</u>	0.28	5.26	3.84	9.38
<u>Trophis mexicana</u>	0.21	5.26	3.84	9.31
Araceae sp. (1)	0.17	5.26	3.84	9.27
Desconocida 6	0.16	5.26	3.84	9.26

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 0.8328$$

APENDICE I (Cont.)

Febrero de 1983. Sitio II, Cuadro 2.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cecropia</u> <u>obtusifolia</u>	43.54	46.15	58.82	148.51
<u>Acalypha skuchii</u>	17.49	23.07	17.64	58.20
Araceae sp. (1)	33.37	7.69	5.88	46.94
<u>Fornsteronia</u> <u>virioecens</u>	3.64	7.69	5.88	17.21
Desconocida 5	1.18	7.69	5.88	14.75
<u>Cissus</u> aff. <u>gosypifolia</u>	0.75	7.69	5.88	14.32

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 0.5576$$

APENDICE I (Cont.)

Febrero de 1983. Sitio II, Cuadro 3.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cecropia</u> <u>obtusifolia</u>	76.63	21.05	25	122.68
<u>Cissus</u> aff. <u>gosypifolia</u>	0.77	21.05	20	41.24
<u>Hiraea</u> <u>obovata</u>	0.19	21.05	20	41.24
Araceae sp. (1)	13.43	5.26	5	23.69
<u>Heliocarpus</u> <u>appendiculatus</u>	0.09	10.52	10	20.61
<u>Fornsteronia</u> <u>viridescens</u>	1.23	5.26	5	11.49
Desconocida 5	0.46	5.26	5	10.72
<u>Acalypha</u> <u>skuchii</u>	0.14	5.26	5	10.40
Araceae (4)	0.01	5.26	5	10.27

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 0.8549$$

APENDICE I (Cont.)

Julio de 1983. Sitio I, Cuadro 1.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Acalypha skuchii</u>	5.87	16.66	19.44	41.97
<u>Robinsonella mirandae</u>	17.44	8.33	8.33	34.10
<u>Urera caracasana</u>	9.67	11.11	11.11	31.89
Desconocida I	0.58	13.88	13.88	28.34
<u>Carica papaya</u>	21.85	2.77	2.77	27.39
<u>Piper auritum</u>	17.94	2.77	2.77	24.09
<u>Heliconia bihai</u>	13.09	2.77	2.77	18.63
Araceae sp. (1)	0.89	8.33	8.33	17.55
<u>Dieffenbachia seguina</u>	4.25	5.55	5.55	15.66
<u>Cecropia obtusifolia</u>	0.84	5.55	5.55	11.94
<u>Saphium sp.</u>	4.37	2.77	2.77	9.91
<u>Stemmadenia donnell-smithii</u>	0.88	2.77	2.77	6.62
<u>Odontonema callistachyum</u>	0.61	2.77	2.77	6.15
<u>Syngonium</u>	0.42	2.77	2.77	5.96
<u>Solanum sp. 1</u>	0.40	2.77	2.77	5.94
<u>Piper umbellatum</u>	0.27	2.77	2.77	5.81
<u>Philodendron</u>	0.21	2.77	2.77	5.75
Solanaceae 2	0.01	2.77	2.77	5.55

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 1.1564$$

APENDICE I (Cont.)

Julio de 1983. Sitio I, Cuadro 2.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cecropia</u> <u>obtusifolia</u>	70.35	32.14	41.66	144.15
<u>Acalypha skuchii</u>	12.76	17.85	16.63	42.44
<u>Piper auritum</u>	9.05	7.14	8.33	24.52
Solanaceae I	1.12	10.71	8.33	20.16
<u>Pseudolmedia</u> <u>oxyphyllaria</u>	0.92	10.71	8.33	19.96
<u>Heliocarpus</u> <u>appendiculatus</u>	5.09	7.14	5.55	17.78
<u>Piper sp.</u>	0.44	3.57	2.77	6.74
<u>Cissus aff.</u> <u>gosypifolia</u>	0.34	3.57	2.77	6.68
<u>Neurolaena lobata</u>	0.18	3.57	2.77	6.52
Araceae (2)	0.09	3.57	2.77	6.43
<u>Anthurium</u> <u>penthaphyllum</u>				

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 0.4546$$

APENDICE I (Cont.)

Julio de 1983. Sitio I, Cuadro 3.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Heliocarpus</u> <u>appendiculatus</u>	51.81	6.45	6.45	64.81
Araceae sp. (1)	3.42	11.29	11.47	26.18
<u>Urera caracasana</u>	12.81	4.83	4.91	22.55
<u>Syngonium</u>	4.18	8.06	8.19	20.43
<u>Odontonema</u> <u>callistachyum</u>	5.17	4.83	4.91	14.91
<u>Aphelandra</u> <u>aurantiaca</u>	2.43	4.83	6.55	13.81
<u>Spigelia</u> sp.	0.77	4.83	4.91	10.51
Araceae (3)	0.58	4.83	4.91	10.32
Solanaceae I	1.73	3.22	3.27	8.22
<u>Poulsenia armata</u>	1.47	3.22	3.27	7.96
<u>Syngonium podophyllum</u>	1.31	3.22	3.27	7.80
Sapotaceae I	1.06	3.22	3.27	7.55
<u>Cupania dentata</u>	0.65	1.61	4.91	7.17
<u>Cissus</u> aff. <u>gosypifolia</u>	0.57	3.22	3.27	7.06
<u>Chamaedorea</u> <u>tepejilote</u>	3.38	1.61	1.63	6.62
<u>Pseudolmedia</u> <u>oxyphylaria</u>	2.41	1.61	1.63	5.65
<u>Trophis mexicana</u>	1.65	1.61	1.63	4.98
<u>Robinsonella</u> <u>mirandae</u>	0.73	1.61	1.63	3.97

<u>Pleuranthodendron</u> <u>lindeniana</u>	0.63	1.61	1.63	3.87
<u>Piper hispidum</u>	0.46	1.61	1.63	3.70
<u>Philodendron</u>	0.25	1.61	1.63	3.49
<u>Trichillia pallida</u>	0.23	1.61	1.63	3.47
<u>Eupatorium sp.</u>	0.22	1.61	1.63	3.46
<u>Zanthoxylum</u> <u>kellermanii</u>	0.13	1.61	1.63	3.37
<u>Orthion</u> <u>oblanceolatum</u>	0.04	1.61	1.63	3.28
<u>Trichilia martiana</u>	0.03	1.61	1.63	3.27
<u>Passiflora sp.</u>				

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 1.3717$$

APENDICE I (Cont.)

Julio de 1983. Sitio I, Cuadro 4.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Heliocarpus</u> <u>appendiculatus</u>	28,21	7.84	7.81	43.86
<u>Urera caracasana</u>	20,17	5,88	5,88	31,93
<u>Piper umbellatum</u>	9,17	7,84	7,81	24,85
<u>Anemopaegna</u> <u>chrysantha</u>	1,71	9,80	9,80	24,13
<u>Syngonium</u> <u>podophyllum</u>	4,44	9,80	9,80	24,04
<u>Acalypha skuchii</u>	4,05	9,80	9,80	23,65
<u>Pseudolmedia</u> <u>oxyphyllaria</u>	1,49	9,80	9,80	21,09
<u>Piper sp.</u>	5,81	5,88	5,88	17,57
<u>Neurolaena lobata</u>	7,02	1,96	1,96	10,94
<u>Piper hispidum</u>	5,18	1,96	1,96	9,10
<u>Aphelandra</u> <u>aurantiaca</u>	0,59	3,92	3,92	8,43
<u>Solanum</u> <u>schlechtendalii</u>	2,45	1,96	1,96	6,37
<u>Astrocaryum</u> <u>mexicanum</u>	2,19	1,96	1,96	6,11
<u>Cissus aff.</u> <u>gosypifolia</u>	0,87	1,96	1,96	4,79
<u>Odontonema</u> <u>callistachyum</u>	0,70	1,96	1,96	4,62
<u>Ipomoea aff.</u> <u>phyllomega</u>	0,63	1,96	1,96	4,55

<u>Cissus</u> sp.	0.48	1.96	1.96	4.4
<u>Ipomoea</u> sp.	0.51	1.96	1.96	4.43
<u>Salacia</u> <u>megistophylla</u>	0.46	1.96	1.96	4.38
<u>Phytolaca</u> <u>rivinoides</u> 1	0.35	1.96	1.96	4.27
Compositae	0.23	1.96	1.96	4.15
<u>Sapium</u> sp.	0.23	1.96	1.96	4.15
Solanaceae I	0.07	1.96	1.96	3.99
Araceae (3)	0.04	1.96	1.96	3.96

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 1.26882$$

APENDICE I (Cont.)

Julio de 1983. Sitio II, Cuadro 1.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cecropia</u> <u>obtusifolia</u>	75.55	11.11	19.35	103.01
<u>Acalypha skuchii</u>	15.85	22.22	19.35	57.43
Desconocida I	3.03	14.81	16.12	33.96
<u>Dussia mexicana</u>	2.73	7.40	6.45	16.58
Malphigiaceae	0.99	11.11	9.67	21.77
<u>Paullinia</u>	1.54	3.70	3.22	8.46
Desconocida 3	1.01	3.70	3.22	7.93
<u>Fornsteronia</u> <u>viridescens</u>	0.63	3.70	3.22	7.55
<u>Heliocarpus</u> <u>appendiculatus</u>	0.50	3.70	3.22	7.42
<u>Hiraea obovata</u>	0.22	3.70	3.22	7.14
<u>Orthion</u> <u>oblanceolatum</u>	0.05	3.70	3.22	6.98
<u>Cordia</u> <u>megalantha</u>	0.06	3.70	3.22	6.97
<u>Piper auritum</u>	0.05	3.70	3.22	6.97

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 0.9625$$

APENDICE I (Cont.)

Julio de 1983. Sitio II, Cuadro 2.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cecropia</u> <u>obtusifolia</u>	63.69	43.75	41.17	148.61
<u>Acalypha</u> <u>skuchii</u>	28.03	17.64	17.64	58.17
Araceae sp. (1)	6.03	2.50	23.52	54.55
<u>Cissus</u> sp.	3.97	6.25	5.88	16.10
<u>Croton</u> <u>schiedeana</u>	0.06	6.25	5.88	12.19
<u>Paullinia</u> sp.	0.04	6.25	5.88	12.17
<u>Orthion</u> <u>oblanceolatum</u>				

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 0.65563$$

APENDICE I (Cont.)

Julio de 1983. Sitio II, Cuadro 3.

ESPECIE	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DENSIDAD RELATIVA	V. I.
<u>Cecropia</u> <u>obtusifolia</u>	90.05	7.14	16.66	113.85
<u>Hiraea</u> <u>obovata</u>	5.10	35.71	27.77	68.58
<u>Cissus</u> aff. <u>gossypifolia</u>	3.32	14.28	22.22	39.82
<u>Orthion</u> <u>oblanceolatum</u>	0.82	21.42	16.66	38.90
<u>Syngonium</u> <u>podophyllum</u>	0.57	7.14	5.55	13.26
<u>Cymbopetalum</u> <u>baillonii</u>	0.05	7.14	5.55	12.74
<u>Trophis</u> <u>mexicana</u>	0.04	7.14	5.55	12.73

$$H' = - \sum_{i=1}^n (P_i) (\log P_i) = 0.7676$$

Apéndice II. Descripción* del estadio de plántula y adulto de las dos especies estudiadas Cecropia obtusifolia y Helio-
carpus appendiculatus.

Cecropia obtusifolia Bertl., Fl. Guatimal. 39. 1840.

Moraceae

"Chancarro"

Estadio joven de 20-40 cm. Tallo pardo, liso, entrenudos hirsutos. Hojas simples alternas. Pecíolo de (1-)2-4 de largo x 0.1-0.2 cm de ancho, rollizo, 5-6 ligeramente sulcado, pardo glabrescentes. Estípulas de 5-10 mm de largo, foliares, caedizas, pardas al secar, glabras. Lámina 6.5-13 cm de largo x 3.3-7.5 cm de ancho, de elíptico a ovoide elíptico, membranosas, márgenes dentados, base redondeada, aguda o ligeramente, ápice de mucronado a cuspidado, venación pinnatinervia, de 6-8 venas secundarias, blanco pubescente en el envés y puberulento en el haz.

Forma. Arbol de (10-)20-30 m de alto y de 20-40 cm de D.A.P. con raíces fulcrantes de 0.5-1 m de altura. Tronco cilíndrico, recto, hueco en el centro. Corteza lisa, grisácea parda, las lenticelas abundantes, pardo obscuras, dispuestas longitudinalmente y formando una línea de hasta 8 cm, aunque de cerca poseen distribución irregular con cicatrices delgadas y evidentes a lo largo del fuste. Exudado transparente, cambiando a pardo claro hasta adquirir un color negruzco. Copa abierta, redondeada y las ramas con apariencia verticilada.

Hojas. Simples, en espiral, peltadas, palmado partidas y de 20-50 cm de diámetro. Pecíolo de 25-45 x 0.5-1 cm, pubescente, 15-20 cm sulcado, con exudado transparente al desprenderlo del tallo, negruzco al oxidarse por el lado del envés y en su envés, es posible localizar un cuerpo glanduloso pardo, pubescente, (cuerpos de Müller). Lámina con 8-11 lóbulos, oblongos a oblanceolados, margen entero,

*Las descripciones fueron hechas por el Biol. Guillermo Ibarra; la bibliografía usada y los ejemplares revisados son citados en su trabajo (Ibarra Manriquez, en preparación).

haz verde oscuro, brillante, escabroso al tacto y con el envés más pálido, canescente, venación actinodroma, 8-11 venas prominentes por el envés, pardo rojizas o grisáceas. Estípula terminal de 9-17 x 2-4 cm, cónica, verde grisácea o rojiza.

Flor. Plantas dioicas. Espigas estaminadas de 15-20 x 0.8-1 mm incluyendo el pedúnculo, amarillentas y en conjuntos de (11-)12 (-14) espigas por inflorescencia. Pedúnculo de 6-11 x 1.1-1.5 cm guinda, sulcado. Flores de 1.5-1.8 mm, cáliz tubular truncado y con 1(-2) estambres exertos. Espigas pistiladas de 12-21 x 0.4-0.6 cm incluyendo el pedúnculo, verde grisáceas y en conjuntos de 4(-5) espigas por inflorescencia, pedúnculo de 5-11 x 1-1.5 cm, glabro, sulcado, flores separadas por una masa de pelos blancos, el cáliz de 1.2-1.8 x 0.6-0.8 mm. Tubular, sin estambres y con el pistilo de 1-2 mm, ovario unilocular, estigma simple.

Fruto. Infructescencia de similares dimensiones a la de la inflorescencia, verde amarillenta a parda oscura, los aquenios embebidos y con aproximadamente 3000 semillas por infructescencia. Semillas de 1-2 x 0.8-1.3 mm, cilíndricas, pardo brillantes.

Fenología. Especie que produce hojas jóvenes verde rojizas a lo largo del año; florece de Enero a Octubre (-Noviembre) y fructifica de Marzo a Noviembre, si bien, es posible distinguir dos "picos" en la fructificación, uno que se verificó hacia el mes de Abril y otro más durante el mes de Septiembre.

Usos. Las fibras del tallo se utilizan en la manufactura de cuerdas y la pubescencia de las hojas es fumada por los habitantes de la provincia de Alta Verapaz, en Guatemala; los troncos se usan para construir balsas o canales de agua (Williams, 1981). Se ha intentado la industrialización de la madera, pero presenta problemas por su alto contenido de resinas y gomas (Pennington y Sarukhán, 1968; Angeles, 1981). Martínez (1969) le adjudica, propiedades similares a las de *C. Peltata* como tónico para el corazón, notable diurético así como solución contra afecciones nerviosas y asma. La infructescencia es comestible, con un sabor similar al del higo.

Distribución. Se le encuentra por el Golfo de México desde Tamaulipas y San Luis Potosí hasta Quintana Roo y por el Pacífico, de Sinaloa a Chiapas. Se distribuye además, de Belice a Panamá.

Heliocarpus appendiculatus Turcz, Bjuill. Moskovsk. Obsc. Isp. Prir. Otd. Biol. 31(1):226.1858.

Tiliaceae

"Jonote"

Estadio joven de 50 cm de altura. Tallo rollizo, liso a ligeramente sulcado, con lenticelas amarillas, escasas. Hojas simples, alternas; estípulas triangulares, deciduas, estrigulosas. Pecíolo de 2.5-5 cm de largo, acanalado, glabro. Lámina de 5.5-13.0 cm de largo x 3-6.5 cm de ancho, ovoide elíptico, membranosa, base auriculada, ápice cuspidado, márgenes doblemente aserrados, venación palmatinervia, de 5(-7) venas laterales, estriguloso glabrescente en ambas superficies.

Forma. Arbol de 15-25 m de altura y de 15-50 cm de D.A.P. sin contrafuertes. Fuste cilíndrico, recto. Corteza lisa, parda, con lenticelas ligeramente más oscuras, pequeñas en líneas longitudinales de dimensión variable. Exudado escaso, pegajoso, anaranjado. Copa redondeada, abierta.

Hojas. Simples, en espiral. Pecíolo de 2.5-12 x 0.5-1 cm, supra-canalado, pardo denso pubescente. Entrenudos pardo pubescentes, pelos estrellados. Lámina de (5-)9-18 (-25) cm de largo x 3.5-10 x (-15) cm de ancho ovada o elíptica, base aguda o truncada, con 2 apéndices que se dilatan a manera de alas, de 3-7 x 7-8(-10) mm de largo, con glándulas en su margen, el ápice cuspidado, margen biserrado, haz obscuro, opaco, con pelos estrellados, dispersos, pardos, el envés glauco, y densamente pardo pubescente, venación actinodroma, con 5-7 venas basales.

Flor. Plantas dioicas. Panículas de 10-20 cm incluyendo el pedúnculo de 0-2 cm, pardo pubescente. Flores estaminadas con (4-)5 Sépalos unidos en la base, de 4-6,0 mm de largo x 0.8-1.1 mm de lóbulos lanceolados, pubescentes por el exterior; Corola (4-)5 pétalos libres, de 2.0-4.5 x 0.5-0.7 mm de ancho. Amarillos, oblanceolados, glabros y alternos con los sépalos; estambres de 14-18 de 3.5-5 mm, amarillentos; pistilodio de 2-3.0 mm de largo, ovario verde pubescente, no engrosado, unilocular, estigma bifido. Flores pistiladas similares en sus características a las de las estaminadas, pero careciendo de estambres; pistilo 2.5-3.5 mm de largo, ovario pubescente, unilocular, estilo corto y estigma bifurcado.

Fruto. Infructescencia de 9-20 cm. Nueces de 1.4-2 x 1.1-1.5 mm, aplanadas, elipsoides o redondeadas, con los márgenes ciliolados, rosas y de (1-)2 semillas por fruto. Semillas de 1.2-1.6 x 0.8-1 mm, piriformes, pardo negruzcas. Endospermo presente.

Fenología. Arbol que de Enero a Marzo produce hojas jóvenes pardo rojizas. Florece de Febrero a Marzo y fructifica de Marzo a Abril.

Usos. Las fibras de la corteza se utilizan para hacer cuerdas (Williams, 1981). Algunas personas de la zona comentan que el exudado de la corteza acelera la cicatrización de heridas.

Distribución. Por el Golfo se le encuentra en Puebla, San Luis Potosí y Veracruz. Por el Pacífico se localiza en Oaxaca y Chiapas. Se distribuye además, de Bécice a Panamá.