

00361

RECEBIDO EN  
BIBLIOTECA  
10  
20j

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Facultad de Ciencias

"LONGEVIDAD DE LAS HOJAS DE TRES ESPECIES  
DE ARBOLES PERENNIFOLIOS DE SELVA  
TROPICAL HUMEDA"

T E S I S

Que para obtener el título de :  
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P r e s e n t a :

JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

México, D.F.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

1987



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## RESUMEN

La longevidad de las hojas puede interpretarse como una adaptación funcional de las plantas a su ambiente, y su estudio permite entender la respuesta de una especie a diferentes condiciones del medio.

Durante dos años y medio se siguió el destino de las hojas en ramas seleccionadas de tres especies perennifolias de selva húmeda en Los Tuxtlas, Ver.: Pseudolmedia oxyphyllaria, Sapranthus microcarpus y Myriocarpa longipes. La información obtenida se analizó usando técnicas demográficas, considerando a los conjuntos de hojas como poblaciones. Existen diferencias en la dinámica foliar de todas las especies y la longevidad individual de las hojas alcanza niveles muy altos de variación. El comportamiento foliar de Pseudolmedia y Sapranthus se asemeja porque en estas especies existe un ritmo anual de nacimiento (= producción) de hojas muy delimitado, aunque los patrones de mortalidad no sólo difieren entre las especies, sino también entre los individuos que crecen en diferentes ambientes y, en el caso de Pseudolmedia, entre distintas partes de la copa. En Myriocarpa se producen hojas durante todo el año, aunque la producción es más intensa en algunas épocas. La esperanza de vida de las hojas en el momento del nacimiento se calculó por medio de tablas de vida, encontrándose que fluctúa entre 3.5 meses en Myriocarpa hasta más de 17 meses en Sapranthus. El ambiente donde vive la hoja determina fuertemente su longevidad: en condiciones de umbría, las hojas viven más largamente que en condiciones de buena iluminación.

En general, los resultados coinciden con las predicciones de los modelos de balance de carbono en las plantas, si bien existen fuentes de variación que dificultan algunas interpretaciones. De este estudio se desprende que la dinámica foliar, como una reacción de las plantas ante diferentes ambientes, es más flexible en Myriocarpa longipes, intermedia en Pseudolmedia oxyphyllaria y más rígida en Sapranthus microcarpus.

## INDICE

PRESENTACION	1
INTRODUCCION	3
1. La selva tropical húmeda como ambiente de vida para las plantas	3
a) Variación vertical del microclima de la selva	4
b) Heterogeneidad horizontal en la selva: dinámica de claros	7
2. Estrategias de vida de los árboles tropicales en relación con la dinámica de la selva.	9
3. Factores que influyen en la longevidad de las hojas	14
4. Las plantas como poblaciones de unidades de construcción	23
a) Módulos o metámeras?	23
b) Consecuencias de la estructura metamérica de las plantas	24
c) Unidades de estudio para la demografía de metapoblaciones	27
d) Estudios de demografía de módulos en plantas	28
e) Estudios de demografía de módulos en plantas tropicales	33
OBJETIVOS E HIPOTESIS	36
MATERIALES Y METODO	38
A. El sitio de estudio: la selva de Los Tuxtlas	38
B. Especies consideradas en este estudio	44
C. Metodología	53
1. Selección de los individuos	53
2. Selección de las ramas	54
3. Marcaje de las hojas	55
4. Periodicidad de las observaciones	57
5. Análisis del crecimiento de las hojas	61

6. Análisis demográficos	61
a) Cálculo de la longevidad individual de cada hoja	61
b) Cálculo de la estructura de edades.	62
c) Análisis estadísticos	62
RESULTADOS	64
PRIMERA PARTE: DEMOGRAFIA DE LAS HOJAS	64
A. <u>Sapranthus microcarpus</u>	64
1. Resumen de la dinámica foliar	64
2. Número de hojas por brote	66
3. Variación temporal del número de hojas por rama	68
4. Estructura de edades a través del tiempo	73
5. Tablas de vida y esperanza de vida	78
6. Curvas de sobrevivencia	81
7. Longevidad foliar promedio	84
B. <u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	89
1. Resumen de la dinámica foliar	89
2. Número de hojas por brote	89
3. Variación temporal del número de hojas	92
4. Estructura de edades a través del tiempo	96
5. Tablas de vida y esperanza de vida	100
6. Curvas de sobrevivencia	108
7. Longevidad foliar promedio	112
C. <u>Myriocarpa longipes</u>	112
1. Resumen de la dinámica foliar	112
2. Variación temporal del número de hojas	114
3. Estructura de edades a través del tiempo	112
4. Tablas de vida y esperanza de vida	128
5. Curvas de sobrevivencia	134
6. Longevidad foliar promedio	139

SEGUNDA PARTE: CRECIMIENTO DE LAS HOJAS.	143
A. <u>Sapranthus microcarpus</u>	144
B. <u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	150
TERCERA PARTE: VARIACION EN LA LONGEVIDAD FOLIAR	156
DISCUSION	166
RESUMEN	
REFERENCIAS	

## PRESENTACION

### Ubicación del proyecto.

Este estudio forma parte del programa de investigación titulado "Regeneración de Ecosistemas Tropicales" que se lleva a cabo en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias de la UNAM. A través de este programa se pretende encontrar patrones generales de procesos ecológicos tanto de vegetación primaria de selva alta perennifolia, como en vegetación secundaria producida por la perturbación de aquella, que permitan entender con cierto detalle su organización y dinámica. Se espera que estas investigaciones contribuyan a formar un marco de referencia para poder aprovechar y manejar estos sistemas de manera más adecuada en el futuro.

En las fases iniciales del desarrollo de esta línea de investigación se realizaron estudios encaminados a conocer la disponibilidad de especies en el proceso de regeneración, haciendo énfasis en el banco de semillas, tanto en su composición (Guevara y Gómez-Pompa 1972) como en su respuesta germinativa (Salmerón Estrada 1985). Otro aspecto en el que se ha puesto mucho interés es la fenología tanto de procesos reproductivos como vegetativos (Carabias y Guevara 1985). Finalmente, otro grupo de trabajos han tenido un enfoque de productividad, cuantificando la producción de hojarasca en la selva (Alvarez y Guevara 1985) y el ciclaje de nutrientes a través del proceso de descomposición (Becerra 1986).

El problema de estudio de esta tesis es la longevidad de las hojas en la selva. El estudio de la dinámica foliar en las plantas de la selva es una forma de acercarse a la respuesta de algunas interrogantes planteadas por las investigaciones fenológicas y de caída de hojarasca, por ejemplo: ¿Cuánto viven las hojas de las especies de la selva? ¿Cuál es la variación de la longevidad foliar entre las

hojas de una especie? ¿La longevidad de las hojas responde a las variaciones microclimáticas que existen en el interior de un bosque tropical? ¿De qué edad son las hojas que caen en la selva? La determinación de la longevidad de las hojas representa un problema ecológico por sí mismo, ya que puede interpretarse como una adaptación funcional de las plantas a su ambiente (Chabot y Hicks 1982).

Las plantas verdes, debido a su capacidad fotosintética llevan a cabo, por decirlo de alguna manera, la tarea básica de producir los alimentos que sustentan todas las restantes formas de vida sobre la Tierra. La fotosíntesis puede realizarse en distintos órganos vegetales, como puede apreciarse en el gran número de plantas con tallos verdes, e incluso flores y anexos reproductivos con pigmento s fotosintéticos y capaces de esta actividad (Bazzaz et al. 1979). No obstante, es innegable el hecho de que las hojas constituyen los centros fotosintéticos fundamentales de las plantas (Mooney et al. 1984). Esto es cierto sobre todo en el caso de las plantas leñosas porque en ellas los tallos lignificados han perdido totalmente esta capacidad, de modo que son dependientes del alimento proveniente de las hojas. Por estas razones se puede esperar una estrecha relación entre la hoja y el ambiente, tanto en aspectos morfológicos como funcionales. La variación morfológica de algunas especies de la selva de Los Tuxtlas ha sido estudiada por Veneklaas (1985), abarcando aspectos como tamaño, forma y consistencia. A través del análisis de la longevidad de las hojas, este estudio pretende analizar aspectos funcionales y su variación. A continuación se presentan los antecedentes que forman el marco de referencia de esta investigación.

## INTRODUCCION

### 1. La selva tropical húmeda como ambiente de vida para las plantas

La selva tropical húmeda es la formación vegetal característica de las regiones de la Tierra donde no existen restricciones para el crecimiento de las plantas (Beard 1944, Richards 1952). Estas son las regiones bajas limitadas geográficamente por los Trópicos, donde a lo largo del año existen temperaturas elevadas, alta incidencia de energía solar y buena disponibilidad de agua. Esta definición amplia ha dado lugar al planteamiento de que las plantas de las selvas húmedas no sufren stress climático a lo largo de su vida (Hallé et al. 1978).

No obstante, la concepción de la selva como un hábitat homogéneo tanto espacial como temporalmente no sólo es errónea, sino además puede ser limitante para entender las distintas maneras en que las plantas se acoplan a su ambiente físico y biótico. Janzen (1975) llamó la atención sobre nuestro casi absoluto desconocimiento del significado adaptativo del comportamiento y de la morfología de las plantas tropicales silvestres, sobre todo las implicaciones ecológicas de su fisiología.

Gran parte de los esfuerzos realizados se han enfocado hacia la descripción del microambiente dentro de la selva. Esto tiene importancia si se toma en cuenta que las plantas, por su inmovilidad, se enfrentan directamente a su ambiente inmediato, que es donde interactúan también con otros organismos y además, donde obtienen sus recursos (Harper 1986).

En las selvas tropicales existe un alto nivel de variación microambiental. Las condiciones de iluminación, temperatura, concentración de nutrientes en el suelo o de gases en el aire y la cantidad

de agua disponible fluctúan enormemente casi entre cualquier punto de la selva. Esta situación plantea varias preguntas: ¿Cómo han logrado las plantas acoplarse a esta variedad de ambientes? ¿Pueden todas las plantas resolver el problema de los bajos niveles lumínicos? ¿Algunas toleran más que otras la desecación del aire? ¿Qué mecanismos existen para la captación de los distintos recursos? Aunque ya se han dado los primeros pasos, todavía hay mucho trabajo por hacer para responder todas estas preguntas con precisión.

Vale la pena distinguir dos componentes en la variación microambiental de la selva, que aunque se complementan no deben ser confundidos: 1) la variación vertical, que se da desde el piso de la selva hasta la parte más alta del dosel y 2) la variación horizontal, determinada por las diferencias en la estructura de la selva en diferentes sitios. Cabe notar que estos dos componentes no son los únicos, ya que también debe tomarse en cuenta que los dos anteriores fluctúan a lo largo del tiempo, es decir, que también existe una variación temporal. A continuación se resumen algunos aspectos sobre la variación vertical y horizontal dentro de la selva.

#### a) Variación vertical del microclima<sup>c</sup> de la selva

La estructura vertical de la selva es muy compleja (Richards 1952, Whitmore 1975, Popma et al. inédito). Esto se debe al crecimiento diferencial de los individuos tanto de la misma especie como de diferentes especies, de manera que siempre hay plantas creciendo en el microclima creado por otras cuyas copas están más arriba. Durante mucho tiempo existió una tendencia a describir esta variación a través del reconocimiento de estratos cuya delimitación dependía

fuertemente de criterios particulares del autor (Richards 1952). La utilidad, pero sobre todo la realidad del concepto de estrato ha sido paulatinamente revisada. Actualmente se considera más relevante la descripción precisa de los gradientes verticales tanto físicos como de la vegetación (Sarukhán 1968, Popma et al. inédito).

Se han hecho revisiones generales sobre la variación vertical del microclima en la selva (p.ej. Sarukhán 1968, Chiarello 1984).

Se pueden observar claramente varios patrones. A nivel del suelo, el movimiento del aire es prácticamente nulo, mientras que las copas de los árboles altos están expuestas ocasionalmente a vientos muy fuertes. La temperatura es una variable que puede fluctuar grandemente -hasta 12°C en un día- por encima del dosel, pero a nivel del suelo permanece notablemente constante (fluctuaciones de entre 1 y 7°C). Un patrón similar se observa en el caso de la humedad relativa: a nivel del suelo es muy constante, casi siempre con valores por encima del 90%, mientras que la oscilación sobre el dosel llega a ser hasta del 50-60%. Las diferencias de temperatura y humedad más grandes entre el interior y el exterior de la selva se presentan por lo regular un poco después del mediodía.

Probablemente la luz es el más variable y el más complejo de los factores, ya que involucra dos aspectos distintos: 1) la intensidad y 2) la calidad. Además, hay que añadir que es un factor muy difícil de cuantificar adecuadamente (Chazdon y Fetcher 1984a). A medida que la luz penetra el follaje, la intensidad disminuye hasta reducirse a niveles cercanos al 1% de la que incide en el exterior, especialmente en la banda de luz fotosintéticamente activa (400 - 700 nm, Ashton 1958, Björkman y Ludlow 1972, en Mooney et al. 1984, Chazdon y Fetcher 1984a, Leigh 1975, Longman y Jenik

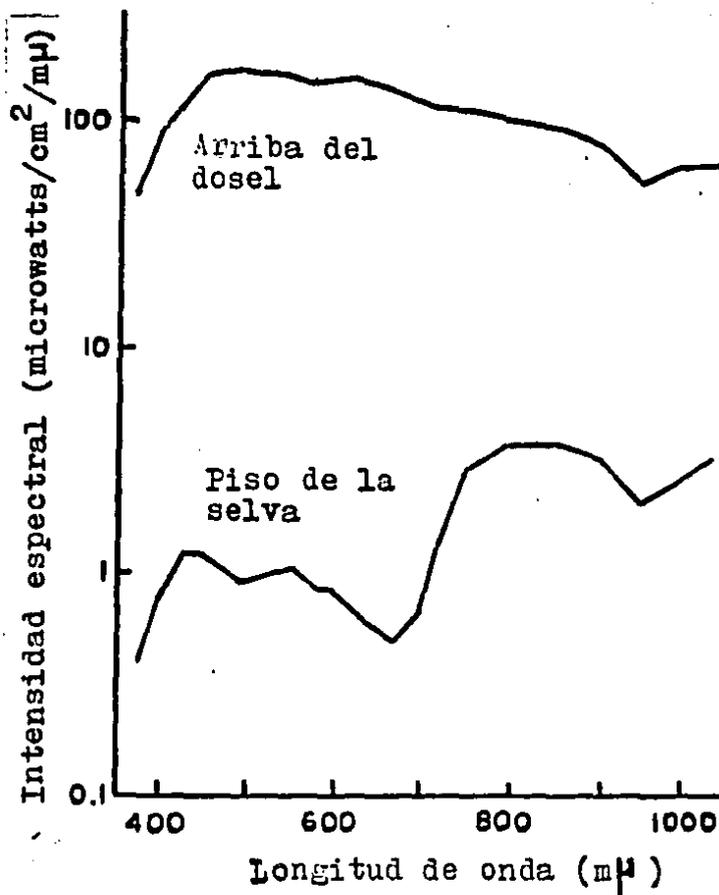


Fig. 1. Intensidad de radiación contra longitud de onda, medidas sobre el dosel al mediodía el 16 de noviembre de 1967, y sobre el piso de la selva unos minutos más tarde (tomado de Jordan 1969).

1974).

También se conoce el cambio espectral de la luz conforme ésta penetra a través del follaje. Según Jordan (1969), el cambio más importante parece ser el aumento de la intensidad relativa de la emisión en infrarrojo en el piso de la selva, en comparación con su intensidad relativa en la luz que incide sobre el dosel (Figura 1). La Figura 2 es un ejemplo de las variaciones microclimáticas en el interior de la selva a partir de datos de distintas localidades.

**b) Heterogeneidad horizontal en la selva dinámica de claros**

Entre los numerosos factores que ocasionan cambios microclimáticos en sentido horizontal en la selva se puede mencionar el relieve, la presencia de corrientes de agua o cualquier otro factor cuyo efecto sea que algunos lugares estén más protegidos que otros del macroclima. Sin embargo, es indudable que los claros del dosel representan la mayor fuente de variación microambiental <sup>horizontal</sup> en la selva (Bazzaz 1984, Martínez-Ramos 1985).

Hace medio siglo, Aubréville (1938) sugirió que las comunidades vegetales tropicales podían considerarse como mosaicos gigantescos conformados por unidades con homogeneidad florística interna, pero diferenciables del resto. A partir de entonces se ha desarrollado una sólida teoría englobadora de los procesos de regeneración natural de la selva. Richards (1952) estableció claramente que los claros <sup>s</sup> constituyen un ambiente particular de la selva, donde transcurren muchos de los eventos ecológicos importantes de estas comunidades. Whitmore (1975, 1976) considera que los claros son una de las tres etapas en un modelo cíclico de regeneración de la selva; las otras dos son la etapa de reconstrucción (building phase) y la fase madura (mature phase). Hallé et al. (1978) elaboraron un

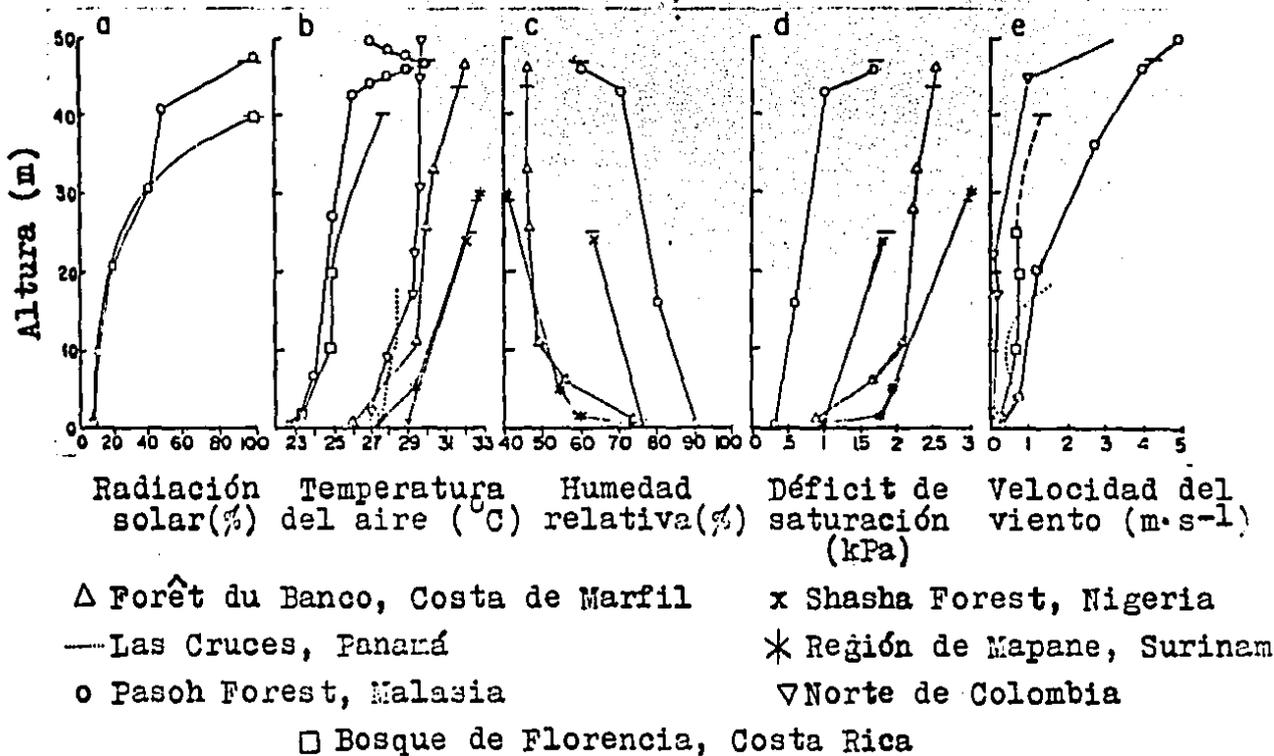


Fig. 2. Perfiles verticales del microambiente cerca del mediodía en los bosques de los trópicos húmedos. a) radiación (% de la intensidad arriba del dosel, b) temperatura del aire, c) humedad relativa, d) déficit de saturación del aire, e) velocidad del viento. Las barras horizontales en las gráficas indican la altura del dosel para los estudios que proporcionan el dato (tomado de Chiariello 1984; véase ese artículo para las fuentes originales).

modelo semejante pero más complejo, ya que distinguen un mayor número de etapas entre la fase de destrucción y la fase homeostática que se alcanza una vez que se reestablece la estructura original.

En realidad, existe cierta dificultad para delimitar un claro tanto desde el punto de vista práctico como teórico, debido a que el ambiente del claro se desvanece gradualmente hacia la selva (Bazzaz y Pickett 1980, Chiarriello 1984). Brokaw (1982) sugirió una definición de trabajo útil: un claro es un hueco en el dosel que se extiende hacia abajo a través de todos sus niveles hasta una altura promedio de 2 m sobre el suelo. A pesar de ser una definición bastante general, queda establecido que en un claro las condiciones macroambientales pueden incidir prácticamente hasta el suelo.

El microclima de los claros es intermedio entre el de la selva madura y el de un sitio deforestado (Bazzaz y Pickett 1980) y depende de muchos factores, pero principalmente del tamaño (Grubb 1977, Whitmore 1978, Denslow 1980). Además, en su interior los claros no son homogéneos, sino que existen gradientes entre el centro y los bordes, así como diferencias entre las zonas que se originan, dependiendo del lugar en el que cayeron las distintas partes del árbol (Orians 1982). La Figura 3 muestra un registro a lo largo de un día de la intensidad lumínica (densidad de flujo fotosintético) en claros de distintos tamaños y en el sotobosque oscuro.

## 2. Estrategias de vida de los árboles tropicales en relación con la dinámica de la selva.

Paralelamente al avance de las investigaciones sobre la importancia de los claros en la regeneración natural de las selvas tropicales

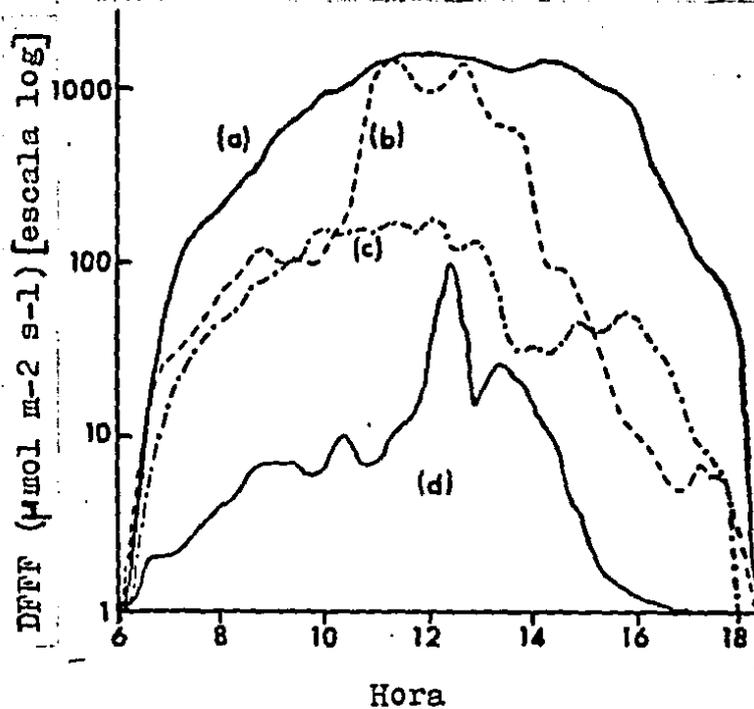


Fig. 3. Gráfica logarítmica del patrón diario de la densidad del flujo de fotones fotosintéticos (DFFF;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en una selva tropical húmeda en Costa Rica para un día claro y soleado en (a) una zona abierta de 5000 m<sup>2</sup>, (b) un claro de 400 m<sup>2</sup>, (c) un claro de 200 m<sup>2</sup>, y (d) el sotobosque. Tomado de Chazdon y Fetcher (1984b).

húmedas se ha venido estudiando la manera en que las distintas especies de árboles responden a esta dinámica y a las diferentes condiciones microambientales que existen en las selva.

La primera distinción que se hizo fue entre árboles heliófitos o demandantes de luz y árboles tolerantes de la sombra (Richards 1952). Van Steenis (1958) llamó "nómadas" a las heliófitas. Esta clasificación sencilla se ha utilizado incluso en trabajos más recientes (Hartshorn 1980).

Otras clasificaciones han hecho más énfasis en el papel sucesional de las especies. Por ejemplo, se han distinguido las especies primarias de las secundarias (Vázquez-Yanes 1980) o las pioneras de las persistentes serales y de los árboles de larga vida (Dawkins 1965). Otros autores han intentado incluir formas de vida diferentes a los árboles, como las lianas (Vázquez-Yanes y Guevara 1985), aunque es evidente que falta mucha información para lograr esto de manera satisfactoria.

Un criterio más ha sido la dependencia de las plantas hacia los claros. Whitmore (1975) distinguió cuatro categorías: 1) especies que se establecen y crecen bajo el dosel cerrado, 2) especies que se establecen y crecen bajo el dosel cerrado, pero que se benefician con los claros, 3) especies que se establecen y crecen bajo dosel cerrado, pero que requieren de los claros para madurar y reproducirse y 4) especies que se reproducen, establecen y crecen solamente en los claros. Denslow (1980) propuso una clasificación muy parecida, pero tomando como criterio el tamaño del claro: 1) especialistas de claros grandes, 2) especialistas de claros pequeños y 3) especialistas del sotobosque.

El sistema de Martínez-Ramos (1985) es semejante a los anteriores y comprende tres categorías: 1) pioneros, que son aquellos árboles

cuyo ciclo de vida se completa en los claros y son de vida corta, 2) nómadas, que pasan<sup>d</sup> el estado de plántula o juvenil al estado maduro cuando llegan a encontrarse en un claro; son árboles de larga vida y crecen muy alto, formando el dosel de la selva y 3) tolerantes, que no son dependientes de los claros sino que completan su ciclo de vida bajo el dosel cerrado; también son árboles muy longevos pero nunca llegan al dosel superior (en este sistema el término nómada no equivale totalmente al sentido que le dio van Steenis (1958), porque este último <sup>autor</sup> se refiere más bien a las pioneras).

La Figura 4 muestra la definición gráfica de las tres estrategias en términos de la longevidad y la dependencia a los claros de diferentes tamaños que se presentan en las especies asignables a cada categoría. Puede observarse que el modelo contempla la existencia de especies con características intermedias (intersecciones de los ejes) entre los grupos de pioneras y nómadas y entre las nómadas y tolerantes.

En el presente estudio se utilizó esta clasificación no por considerarla la mejor ni la única válida; de hecho todas son muy semejantes y enfatizan los mismos aspectos. Además, aparentemente todas reconocen que las categorías no tienen límites perfectamente definidos y por lo tanto hay especies difíciles de ubicar. Sin embargo, la clasificación de Martínez-Ramos está basada en el conocimiento ecológico de las plantas que habitan en la misma zona donde se llevó a cabo este trabajo (Capítulo II), además de que ha sido usada por otros trabajos realizados allí mismo (Ibarra 1965, Nuñez Farfán 1985, Veneklaas 1985).

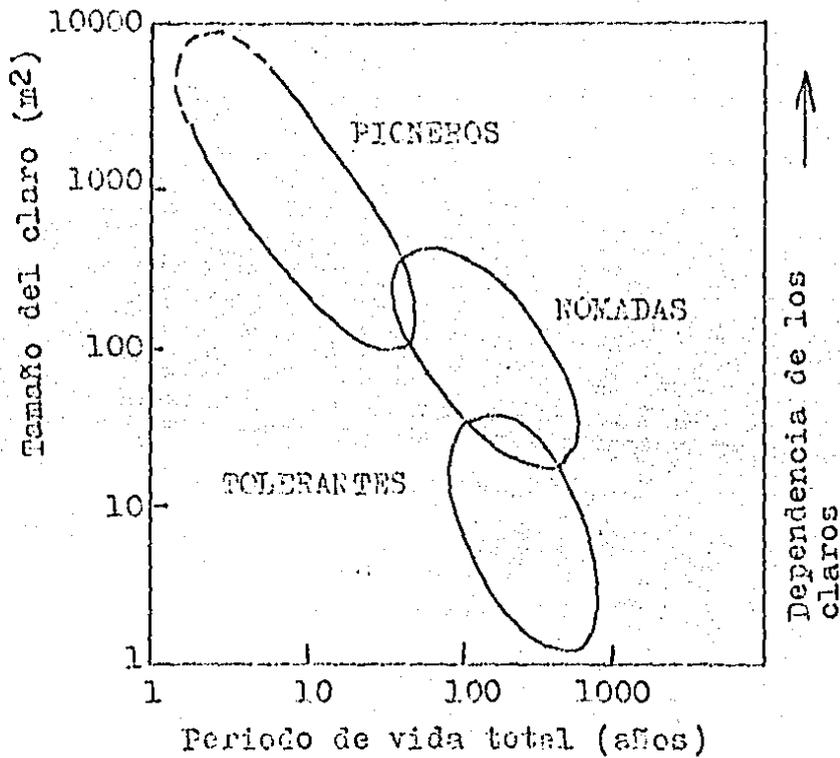


Fig. 4. Relación hipotética entre la longitud total de vida de árboles pioneros, nómadas y tolerantes y su dependencia a los claros de diferente tamaño para regenerarse. Nótese la posibilidad de la existencia de especies que pueden compartir atributos de más de un grupo (tomado de Martínez-Ramos 1985).

### 3. Factores que influyen en la longevidad de las hojas

Conocer la longevidad de las hojas es esencial para entender mejor las relaciones entre las plantas y su ambiente. Esto es cierto para varios niveles de estudio, ya sea para interpretar aspectos de la morfología interna y de la química de la hoja (Janzen 1975) o para estudios de dinámica de comunidades y funcionamiento de ecosistemas (Bentley 1979). La longevidad foliar puede relacionarse con la información de caída de hojarasca (Ebel et al. 1980) si se quiere enfatizar el reciclaje de ciertos nutrientes, o con la aparición de nuevo follaje, cuando el énfasis se pone en la producción de biomasa. Mooney et al. (1980) han afirmado que para entender la organización de las interacciones de especies en las comunidades tropicales es importante conocer la estacionalidad de producción de partes vegetales. Por ejemplo, se sabe que la producción, permanencia y desaparición de hojas juveniles puede determinar los momentos de muerte de mamíferos folívoros (Leigh y Windsor 1985). A pesar de esto, resulta notable la escasez de datos de longevidad foliar, sobre todo de plantas tropicales (Chabot y Hicks 1982, Ebel et al. 1980, Carabias y Guevara 1985, Wint 1983).

De la poca información existente se desprende que hay una gran variación en el tiempo que pueden vivir las hojas. Son raros los casos en los que la hoja vive lo mismo que la planta completa, como sucede en el género Welwitschia (Chabot y Hicks 1982). En algunas coníferas la longevidad foliar es muy larga: 14 años en Araucaria bidwillii, 7 años en A. angustifolia y de 5 a 8 años en Agathis australis (Ebel et al. 1980), aunque los datos sobre Abies concolor, Picea pungens y varias especies de Pinus indican que las hojas de estas especies no viven más de cuatro años (Freeland

1952). Longevidades foliares largas no son exclusivas de especies arbóreas. Janzen (1975) da el ejemplo de las hojas de arbustos ericáceos del sotobosque en bosques deciduos de Norteamérica, que pueden vivir de 3 a 7 años.

En las especies deciduas y en las de corta vida (p. ej en plantas anuales) las hojas pueden durar desde unas cuantas semanas hasta unos ocho meses cuando mucho. Por ejemplo, en el árbol tropical deciduo Erythrina poeppigiana la longevidad va de 6.2 a 7.2 meses, pero puede acortarse por déficit de agua (Borchert 1980).

Para el grupo de plantas de las que menos información sobre longevidad foliar parece haber es el de los árboles tropicales perennifolios. Ebel et al. (1980) analizaron la duración de las hojas en especies "laurefilas" provenientes de regiones subtropicales, creciendo en condiciones de invernadero. La longevidad fluctuó entre 1-2(4) años. Medina (1984) intentó hacer una generalización sobre árboles tropicales, afirmando que sus hojas viven entre 12 y 13 meses. Reconoce para los trópicos dos comportamientos fenológicos básicos: especies deciduas y especies perennifolias anuales (es decir, que cambian de follaje cada año, pero sin llegar a quedarse sin hojas). Esta generalización parece estar basada en resultados obtenidos en zonas tropicales secas (p.ej. Marín y Medina 1981) y no forzosamente es válida para todas las regiones tropicales.

Chabot y Hicks (1982) hicieron una extensa revisión sobre los factores ecológicos y evolutivos que determinan los patrones de longevidad foliar en diferentes ambientes. Estos autores desarrollaron un modelo que permite explicar las diferencias en los patrones foliares entre comunidades, entre poblaciones de la misma especie y entre individuos de la misma población (aunque ellos casi

no analizaron los diferentes hábitos de foliación de una especie en una localidad). Su modelo parte de la base de que la hoja es un órgano para ganar carbono. El balance de este elemento en la planta completa depende del equilibrio entre las pérdidas y ganancias, y se expresa de la siguiente manera:

$$\text{ganancia neta de carbono} = \sum P_f F - \sum P_{uf} U - C - W - H - S,$$

donde  $P_f F$  = tasa diaria de intercambio de carbono por hoja de edad  $i$  expresada en  $F$  = longevidad o longitud de la estación favorable para la fotosíntesis positiva en días;  $P_{uf}$  = tasa neta de intercambio de carbono durante la estación desfavorable en unidades de gramo de carbono por hoja de edad  $i$  por día;  $U$  = longitud de la estación desfavorable (en días);  $C$  = costo inicial de producir una hoja en gramos de fotosintato equivalente;  $W$  = pérdidas de tejido foliar y productividad debido al stress durante la estación desfavorable, en términos de fotosintato, sumado sobre el periodo que dure viva la hoja;  $H$  = pérdida por herbivoría, sumada sobre el periodo que vive la hoja y expresado en gramos de fotosintato equivalente;  $S$  = fotosintato almacenado y no transportado.

A pesar de que no es posible evaluar todos los términos de esta ecuación, es posible formular algunas explicaciones de por qué en algunos ambientes se favorecen las especies perennifolias y en otras las deciduas.

Orians y Solbrig (1977) plantearon que las hojas deben pagar al menos su propio costo. Las hojas caducas disponen de poco tiempo para hacerlo y por lo tanto es razonable esperar tasas fotosintéticas altas en estas plantas. El costo inicial de las hojas duraderas generalmente es más alto (p. ej. como van a ser aparentes

durante más tiempo suelen estar mejor protegidas), pero disponen de mucho tiempo para pagar su costo y además llegar a exportar fotosintatos a otras partes de la planta. En un ambiente limitante, p. ej. con bajos niveles lumínicos, una vez que una planta ha producido una hoja tenderá a conservarla por mucho tiempo. Si el ambiente no es limitante, la hoja puede ser desechada cuando su eficiencia disminuye por debajo del máximo (el esqueleto de celulosa es barato), siempre y cuando los otros elementos puedan ser llevados a otras partes de la planta.

Ya se han encontrado resultados que coinciden con estas predicciones. En un bosque húmedo de montaña, Howard (1969) encontró que las hojas del sotobosque duran más tiempo que las del dosel superior. En una selva húmeda, Bentley (1979) encontró tasas bajas de producción de hojas para las especies del sotobosque. El modelo de balance de carbono no es el único que se ha propuesto para explicar la longevidad de las hojas. Givnish (1984) afirmó que las diferencias en la fenología foliar pueden ser respuesta de la habilidad de absorción mineral de las plantas.

Aun con estas bases teóricas, en ocasiones es difícil interpretar el comportamiento foliar de algunas especies. Tal es el caso de las plantas que pierden las hojas en la época que uno supone es favorable para el crecimiento, y las producen y mantienen en la época desfavorable. Entre los ejemplos más notables están Cordia alliodora (Janzen 1975) y Jacquinia pungens (Janzen 1970) en los trópicos americanos, la leguminosa africana Acacia albida (Lely <sup>citado</sup> 1925, / en Njoku 1963) y la orquídea terrestre de bosques templados Aplectrum hymenales (Anderson 1974). Se ha sugerido que en las condiciones en las que crecen estas plantas, este comportamiento es la mejor manera (quizá la única) de alcanzar un balance positivo de

carbono.

Para poder interpretar la longevidad de las hojas es necesario tener idea de la contribución que hacen hojas de diferentes edades a la planta; sin embargo, esto no siempre es fácil de saber. McKey (1979, <sup>citado</sup> en Dirzo 1984a) propone tres alternativas para estudiar el valor fisiológico de una parte de una planta: 1) estudios que midan directamente la tasa fotosintética, la exportación de carbono o cualquier otra medida de la producción de la estructura, 2) estudios que comparen la herbivoría simulada sobre hojas de diferentes edades y 3) estudios que comparen efectos de herbívoros que tienen preferencias sobre hojas de diferentes edades.

Mendoza Ochoa (1981) hizo una revisión en la literatura sobre la actividad fisiológica de las hojas de diferentes edades en plantas cultivadas. Ella encontró las siguientes tendencias, que parecen ser las mismas que las de las plantas silvestres: al producirse una hoja, cuando ocurre el desdoblamiento de la lámina foliar, el flujo de carbono es hacia la hoja, de modo que esta funciona como un depósito o resumidero de este elemento. La hoja necesita una infraestructura inicial antes de poder iniciar su actividad fotosintética (Mooney y Gulmon 1982). Conforme se desarrolla la hoja y alcanza su tamaño máximo, se convierte en exportadora de fotosintatos hacia el resto de la planta.

Con la edad también ocurren otro tipo de cambios en la planta. Sobrado y Medina (1980) detectaron cambios en la concentración de minerales en plantas de hojas esclerófilas. Uno de sus resultados más importantes es que la concentración de N es mayor en hojas jóvenes. La concentración de N en la hoja es importante porque puede determinar la velocidad de la fotosíntesis (hay enzimas que no se pueden sintetizarse si su concentración es baja, Chabot y

Hicks 1982) o el grado de atracción de las hojas hacia los herbívoros (Mooney et al. 1984, Bazzaz 1984b, Coley 1985, Morrow 1984). Desde el punto de vista de la eficiencia fotosintética, aparentemente las hojas jóvenes (no forzosamente las recién nacidas) son más importantes que las hojas viejas. El trabajo de Freeland (1952) ofreció una de las primeras evidencias experimentales sobre esto, al demostrar que la tasa fotosintética es inversamente proporcional a la edad de las hojas en cinco especies de coníferas. La disminución se hizo aparente desde el segundo año de edad.

Dickman y Kozlowski (1968, <sup>/citado</sup> en Dirzo 1984a) usaron  $C^{14}$  para seguir el destino de los fotosintatos, y así se dieron cuenta de que las agujas de un año de edad contribuyen más a los brotes en expansión que las agujas de 2 ó 3 años de edad. Mendoza Ochoa (1981) encontró por medio de un experimento de defoliación artificial que las hojas jóvenes y de edad intermedia de la palma tropical Astrocaryum mexicanum contribuyen más a la reproducción que las hojas viejas.

Las diferencias fotosintéticas no son las únicas entre hojas de diferente edad. Kozlowski (1973) sugirió que las hojas jóvenes son más activas en la producción de hormonas. Camerik y Werger (1981) encontraron que en Gaultheria ferruginea las hojas jóvenes se producen al final de la época de secas, y esto hace que las hojas viejas alcancen niveles mayores de hidratación.

Cuando las hojas no mueren por daño físico, existe un importante proceso que marca la proximidad del final de su vida: la senescencia. Este es un proceso complejo sobre el que todavía quedan muchas incógnitas, especialmente en las plantas tropicales (Mooney et al. 1980). Sin embargo se han detectado algunos patrones generales. Durante la senescencia y antes de la abscisión de la hoja hay un retiro substancial de nutrientes de la hoja, lo que a su vez

causa una declinación de la capacidad fotosintética (Chabot y Hicks 1982). Addicott y Lyon (1973) consideran que la abscisión resulta primeramente de la falta de recursos en el interior de la planta, lo que determina que exista competencia entre sus órganos. Cuando ocurre abscisión de hojas dañadas o seniles se mantiene una cierta homeostasis dentro de la planta (Addicott 1978) y un cambio general de las correlaciones internas del árbol que pueden inducir, en última instancia, el reinicio del crecimiento de la planta. Esto significa que en una planta con comportamiento foliar periódico, la senescencia de las hojas puede llegar a constituir un reloj biológico de la periodicidad (Borchert 1980).

El momento preciso de la producción<sup>de hojas</sup>/es en algunas especies un determinante importante de la longevidad foliar. Esto ha sido observado en Trifolium repens (Turkington 1983), Ambrosia trifida (Bazzaz 1984a) y algunos árboles tropicales (Boojh y Ramakrishnan 1983). Esto puede deberse a la cantidad de recursos asignados a las hojas en cada época.

Addicott y Lyon (1973) enlistaron una serie de factores ambientales que influyen en la muerte de las hojas: nivel lumínico, temperatura, agua, viento y características del suelo como la concentración de minerales y grado de alcalinidad. Para las plantas tropicales, Janzen (1975) mencionó tres causas: 1) incremento en el sombreado de la hoja, 2) daño por herbívoros, viento u objetos que caen y 3) sequía. Chabot y Hicks (1982) agrupan las causas en cuatro grupos: 1) mortalidad causada por consumo de herbívoros o ataque de patógenos 2) remoción mecánica (p. ej. de una rama que cae), 3) stress físico (baja temperatura, déficit de agua) y 4) senescencia mediada por hormonas, disparada por claves internas o ambientales (externas). Bentley (1979) sugirió que la vida de una hoja también puede

estar correlacionada con la proporción de colonización por epifilas, que en realidad es un caso especial de competencia por luz entre copas de distintas especies. Odum et al. (1970) coinciden con esta opinión porque la carga de epifilas, que generalmente es mayor en hojas viejas, interfiere con el intercambio de CO<sub>2</sub>. Sin embargo, Bazzaz (1984b) menciona el hecho de que muchas de las epifilas son fijadoras de nitrógeno, y por lo tanto podrían favorecer el balance de este elemento en la planta y así alargar su longevidad. A pesar de que en varios trabajos se han propuesto ventajas y desventajas de los hábitos caducifolio y perennifolio en distintos ambientes (Chabot y Hicks 1984, Monk 1966, Givnish 1984), no se ha especulado mucho con lo que sucede con el comportamiento foliar de una planta cuyo ambiente cambia repentinamente. Se sabe que las especies pioneras tienen tasas altas de producción de hojas y tasas fotosintéticas elevadas, mientras que las del sotobosque realizan la fotosíntesis a tasas bajas y tienen poco recambio foliar (Martínez-Ramos 1985, Grime 1979, Bazzaz y Pickett 1980). Bazzaz (1984b) formuló la pregunta de qué sucede cuando hay un cambio en el ambiente, de modo que una planta que crecía en condiciones de sombra empieza a recibir más luz. La situación y las posibles respuestas se ilustran en la Figura 5. No se sabe si ocurre una aclimatación y las hojas se conservan o si las hojas de sombra se desechan y reemplazan por hojas de sol. El autor plantea que quizá la respuesta depende de la parte de la curva en la que se encuentre al hoja, es decir, su esperanza futura de adquisición de carbono, así como de la cantidad de daño que ya ha sufrido o de la cantidad de epifilas que la cubren.

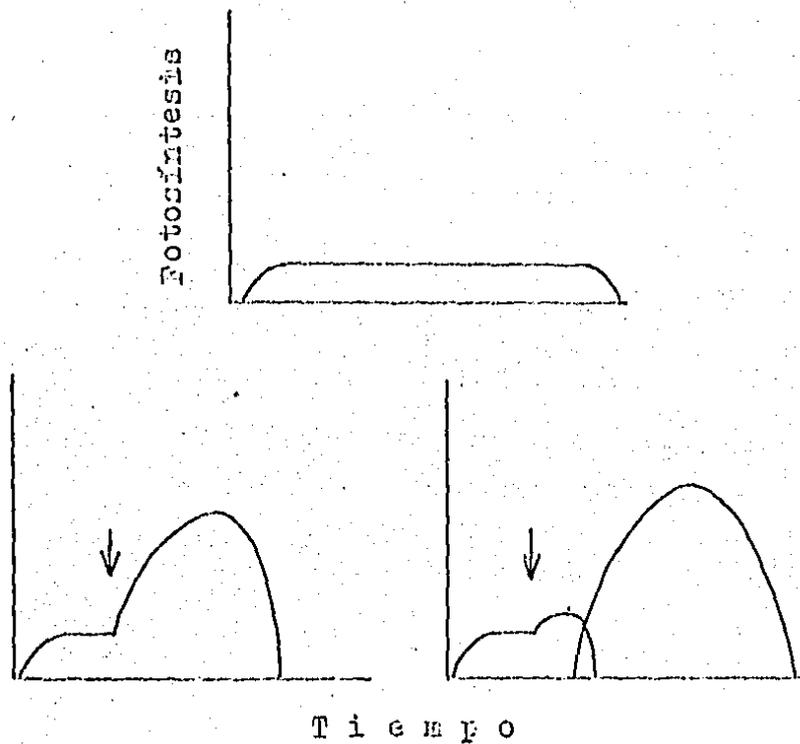


Fig. 5. Relación entre la tasa fotosintética, la edad de la hoja y el ambiente lumínico cerca del piso de la selva (a) una hoja de sombra de una plántula en el sotobosque (b) una hoja expuesta a un claro del dosel tempranamente en su vida incrementa su tasa fotosintética hasta niveles semejantes a los de una hoja de sol y reduce su esperanza de vida (c) la hoja de sombra es desechada luego de la creación del claro y se produce una nueva hoja de sol. El momento de la creación del claro se indica por las flechas (tomado de Bazzaz 1984).

#### 4. Las plantas como poblaciones de unidades de construcción

##### a) ¿Módulos o metámeras?

La concepción de las plantas como un conjunto de partes que se repiten y se acumulan dando lugar a un individuo completo fue elaborada inicialmente por los morfólogos vegetales, quienes se encargaron de definir los conceptos importantes alrededor de este enfoque (White 1980).

Este punto de vista, quizá por haberse desprendido del trabajo morfológico, fue ignorado en un principio por los ecólogos de plantas. Apenas en la segunda mitad de este siglo, John Harper (1968) incorporó esta idea a la teoría de la ecología de poblaciones de plantas. Este autor propuso que la unidad de construcción más sencilla -que él denominó módulo- está constituido por un entrenudo, una hoja y el meristemo axilar asociado.

Esta definición de módulo no es aceptada universalmente porque los morfólogos ya habían usado el término poco tiempo antes, pero con otro sentido. Originalmente Prévost (1967, v. también 1978) definió el módulo de la siguiente manera (ella usó el vocablo francés "article"): "unidad morfogenética del vástago, de crecimiento determinado, constante en su expresión, derivado de otro módulo por un mecanismo simpodial, siendo el simpodio resultante linear, ramificado en un plano o ramificado en tres dimensiones". Una consecuencia de esta definición es que algunas plantas están formadas por un solo módulo, como las palmas que no se ramifican. Un módulo así definido está conformado por una serie de unidades de construcción más sencilla, las cuales corresponden exactamente con los módulos definidos por Harper. Este autor propuso en 1981 una definición todavía más amplia: "el módulo es una unidad repetida, de

estructura multicelular, normalmente organizada en un sistema ramificado" (Harper 1981).

Los ecólogos de plantas han usado el término con este significado. Sin embargo, White (1984) considera que este uso lleva a una confusión porque no respeta la definición morfológica, que es mucho más precisa. Este autor propone el uso del término "metámera" (término que también ya había usado anteriormente) para designar a los constituyentes de un módulo. Una metámera está formada por los siguientes elementos (entre paréntesis los que no siempre están presentes): nudo - hoja(s) - meristemo(s) axilar(es) - (raíces) - entrenudo. Más adelante, en una posición conciliadora, Watkinson y White (1985) sugieren el uso de los términos módulo (= metámera o módulo sensu Harper 1981) y módulo de vástago -shoot module- (= módulo o "article" sensu Prévost 1967, 1978). En el presente trabajo se ha usado el término metámera con el sentido estricto que le da White (1984) y módulo con un sentido más amplio, inclusive para hablar de partes de las metámeras, como son las hojas.

b) Consecuencias de la estructura metamérica de las plantas.

Las plantas no son los únicos organismos de construcción metamérica, ya que algunos animales coloniales también la presentan. Sin embargo, sí son los más comunes y a partir de su estudio se han hecho muchas de las generalizaciones sobre esta característica.

La implicación más importante es que en el estudio poblacional de las plantas surge un nuevo nivel de análisis: el de las poblaciones de metámeras o de módulos, además del nivel poblacional de los individuos genéticos -o genets- (Harper y White 1974). Para diferenciarlos, White (1979) aplicó el nombre de metapoblaciones a los conjuntos de partes o subunidades. Los patrones demográficos

pueden ser distintos a ambos niveles, p. ej. en condiciones de alta densidad la mortalidad puede ocurrir a nivel poblacional o a nivel metapoblacional (Harper y White 1974).

Para describir el crecimiento de poblaciones de módulos se puede usar la ecuación general de crecimiento poblacional, usando el símbolo  $\eta$  para denotar el tamaño de la metapoblación, y excluyendo los términos E (emigración) e I (inmigración) (Harper 1977):

$$\eta_{t+1} = \eta_t + B - D$$

y el cambio neto puede expresarse como:

$$\Delta\eta = B - D$$

Dependiendo del signo que tenga el valor de  $\Delta\eta$ , la población estará creciendo o decreciendo.

Las metapoblaciones tienen prácticamente las mismas propiedades que las poblaciones de genets. Muestran una estructura de edades que puede ser muy compleja si hay mucha sobreposición de generaciones; se pueden calcular esperanzas de vida y tasas de mortalidad específicas de la edad. La importancia de examinar la distribución espacial y temporal del follaje, p. ej., se debe a la variación que produce la edad en las tasas fotosintéticas de las hojas (Kinerson et al. 1974, v. también apartado anterior) o del valor fisiológico de los módulos en general (Harper 1981).

Acompañando al crecimiento metamérico, y siendo además consecuencia de éste, existen varias características que distinguen a los organismos modulares de los unitarios: la rareza de la senescencia a nivel individual, tasas reproductivas curiosas, habilidad de un genet para funcionar en fragmentos separados y los efectos que tiene la estructura de ramificación en la captura de los recursos (Harper 1986).

Se ha reconocido ampliamente que las plantas son entidades muy plásticas en su forma de crecimiento y desarrollo (White 1980). Esto se debe a que la manera de reacción de las plantas a una condición ambiental limitante es a través de la variación del número de sus partes y no a través del movimiento (Harper 1977). Es comprensible que se haya considerado a la estructura metamérica como la causa de la inmensa diversidad de formas y tamaños en el reino vegetal. Ya ha sido demostrado para varias especies de plantas que la forma de los individuos se deriva de la demografía de sus partes (Arriaga Cabrera 1982, Maillette 1982a, Porter 1983b, Jones 1985). En las plantas, aspectos de la forma pueden definir la adecuación de un genotipo tal como sucede con el comportamiento en el caso de los animales (Harper 1981, Jones 1985, ), esto es,

el patrón de crecimiento en los organismos que están fijos al sustrato es el medio para obtener sus recursos.

Harper (1986) ha sugerido que las plantas capturan sus recursos en una zona pequeña alrededor de sus órganos fotosintéticos o radiculares que él denominó "zonas de agotamiento de recursos". En cierto momento se puede evitar la ocupación repetida de una zona de agotamiento de recursos por medio de la suspensión del crecimiento o de la muerte de algunas partes de la planta. La muerte, que puede ser a nivel de algunas partes de la metámera (por ejemplo la hoja) y no forzosamente de la metámera completa, generalmente ocurre después de un proceso de senescencia. Vale la pena volver a mencionar que la senescencia se presenta a nivel de las metámeras o módulos más que a nivel del individuo genético (Harper 1984, Watkinson y White 1985).

La estructura metamérica también tiene consecuencias durante la acción de la herbivoría. Generalmente los herbívoros consumen sólo

una porción del genet y dejan un residuo que en la mayoría de los casos puede continuar su crecimiento. Por este motivo, la depredación sobre organismos metámericos puede evaluarse mejor si se observa el efecto en la sobrevivencia de las partes más que del individuo completo (Harper 1981, Dirzo 1984a,b, White 1984). La unidad de construcción representa la imagen de búsqueda y la unidad alimenticia importante para los consumidores de plantas.

Una de las aplicaciones más importantes de la demografía de módulos ha sido <sup>en</sup> el estudio del crecimiento de las plantas. Este enfoque se inició con el trabajo de Bazzaz y Harper (1977), del que se hablará con detalle más adelante. Aparentemente había dos ventajas asociadas a este enfoque. En primer lugar, se abre la posibilidad de describir cuantitativamente el crecimiento sin tener que recurrir a cosechas destructivas (Bazzaz y Harper 1977, Harper 1977, Garbutt y Bazzaz 1979, Ford 1982). En segundo lugar, el análisis demográfico podía interpretarse más fácilmente que el análisis clásico del crecimiento. Hunt (1978) criticó severamente esta última afirmación, alegando que ambos enfoques no son comparables porque representan diferentes niveles de estudio. Por lo tanto, lejos de ser excluyentes, deben complementarse. Por medio de trabajos como el de Hunt y Bazzaz (1980), donde se usaron ambos enfoques, podrían explorarse las ventajas de esta complementación teórica y metodológica.

### c) Unidades de estudio para la demografía de metapoblaciones.

Para hacer un estudio demográfico es necesario decidir qué cosas se van a contar. Un ecólogo de poblaciones de plantas debe decidir si contará genets o alguna unidad más pequeña. En este último caso la elección tampoco es fácil. Podemos considerar a una planta como un

conjunto de meristemas, de hojas, de metámeras, de ramas o de estructuras reproductivas. No siempre es posible o útil hacer un seguimiento de todas estas partes a través del tiempo.

White (1980) sugiere que la unidad elegida debe ser prácticamente contable, además de que uno debe esperar razonablemente que algunos factores ambientales sencillos, como los niveles energéticos y de nutrientes, haga<sup>n</sup> variar su comportamiento. La elección estará también en función de la especie estudiada, porque la relevancia del cambio numérico de distintas partes puede variar entre ellas (Harper 1981). Por supuesto, la naturaleza y objetivo del estudio pueden ser los criterios más importantes. Para estudiar raíces hay que cavar u observar la dinámica de los módulos subterráneos. Si el interés radica en los aspectos reproductivos de la planta, las unidades modulares pueden ser las flores, las inflorescencias o los frutos. Para conocer la dinámica de acumulación de la biomasa puede ser necesario contar las ramas de cierto orden. Si se trata de acercarse al problema de la captación de luz en árboles, aunque sea de manera indirecta, indudablemente la hoja es la unidad más adecuada para el análisis demográfico.

#### d) Estudios de demografía de módulos en plantas.

A pesar de que ha pasado mucho tiempo desde que se observó que el desprendimiento de algunas partes de las plantas es un fenómeno cotidiano, hace apenas diez años apareció el primer análisis demográfico extenso para describir el crecimiento de las plantas. El estudio fue realizado por Bazzaz y Harper (1977), quienes seleccionaron como especie de estudio a Linum usitatissimum. Para ellos era muy importante conocer la estructura de edades de las hojas<sup>en</sup> la planta, pues como ya se demostró antes, la edad de una hoja determina grandemente su contribución relativa al crecimiento de la planta.

Su estudio se enfocó a la determinación de la respuesta demográfica al stress ocasionado por la alta densidad, la falta de luz y la disponibilidad de nutrientes. En su trabajo, la tasa de nacimientos de hojas fue menor conforme decreció la intensidad de luz, conforme aumentó la densidad, o al suceder ambas cosas al mismo tiempo. El periodo de producción de hojas fue más largo en las plantas sometidas a condiciones de umbría. Las densidades altas tuvieron, como consecuencia, además, que la muerte ocurriera más tempranamente. La disminución de la intensidad de luz, por el contrario, ocasionó que las hojas vivieran durante más tiempo.

En realidad, ya antes del trabajo de Bazzaz y Harper (1977) se había publicado una tabla de vida de las hojas de Tilia japonica, (Miyaji y Tagawa 1973). Este es una especie caducifolia que presenta hojas en la copa desde abril hasta octubre. Los autores encontraron que la vida media de las hojas dependía del momento del nacimiento. Además, determinaron que la defoliación es un proceso esencialmente fisiológico, más que un efecto de los insectos herbívoros o de la acción del viento. Posiblemente por estar escrito en japonés este trabajo no se difundió más ampliamente, ya que desconociendo el idioma es imposible seguir los detalles de la metodología y del análisis.

Huiskes y Harper (1979) cuantificaron la densidad de Ammophila arenaria, especie colonizadora de dunas en Europa, en varios seres sucesionales. Por tratarse de una planta clonal, usaron como unidades de descripción la hoja y el macollos. El análisis demográfico de la población de hojas incluyó el cálculo de tasas de natalidad y mortalidad, así como las esperanzas de vida de las hojas. Ellos encontraron una cercana sincronía en la producción y caída de hojas <sup>(ex)</sup>

dentro y entre años. En sus resultados hubo una gran variación de la tasa de reemplazo de hojas en diferentes épocas del año y de igual forma difirió la esperanza de vida de las hojas producidas durante las diferentes estaciones, ya que las hojas de verano tuvieron, al nacer, un valor de  $E_x$  mucho menor que las hojas de primavera, otoño e invierno. Interpretaron este hecho como que la planta puede sostener un número limitado de hojas, y que bajo condiciones ambientales favorables se fuerza la mortalidad foliar. Turkington (1983) analizó la demografía de hojas y flores de Trifolium repens como una medida del crecimiento vegetal en condiciones de interferencia con la misma especie y con varias gramíneas: Agrostis tenuis, Dactylis glomerata, Lolium perenne y Phleum pratense. En sus experimentos, las tasas de cambio foliar variaron entre los diferentes tratamientos. La longevidad foliar fue mayor en ausencia de competencia (tratamiento control). Al igual que en el estudio de Huiskes y Harper (1979), la longevidad de las hojas dependió fuertemente del momento de su producción. Sin embargo, también se detectó un efecto de la densidad, porque donde el número de hojas era menor, éstas vivían más tiempo. Por otra parte, encontró que a través del año se producen diferentes estructuras poblacionales de las hojas, ya que durante las primeras semanas del experimento hubo una predominancia de hojas nuevas, indicando una alta producción. Al empezar el invierno, muchas semanas después, la falta de hojas nuevas se hizo evidente.

El cambio en el número de partes como una reducción densodependiente del crecimiento ha sido analizado por Hartnett y Bazzaz (1985). Ellos plantean que la reducción del crecimiento de una planta puede resultar de la alteración de las tasas de natalidad y mortalidad de hojas, de cambio en sus actividades de asimilación o de una combi-

nación de ambos procesos. Compararon la respuesta densodependiente a varios niveles: hoja, ramet (vástago) y genet (producto de una semilla) en Solidago canadensis. La tasa intrínseca de crecimiento de la población de hojas decreció de manera inversamente proporcional a la densidad. Las altas densidades provocaron reducciones significativas en el número de hojas producidas por ramet, así como una muerte foliar más temprana. En un estudio semejante, Bazzaz (1984) menciona que cuando Ambrosia trifida crece a bajas densidades, casi no hay muerte de individuos pero sí altas tasas de nacimiento y muerte foliar. Lo contrario sucede si la densidad es alta.

Lovett Doust (1981) estudió el desempeño de las plantas en el campo en un experimento de trasplante-replante para averiguar si existían diferencias entre poblaciones de Ranunculus repens en un pastizal abierto y en un sitio arbolado. El análisis demográfico de las hojas demostró que las poblaciones están especializadas a su sitio de origen, aunque esto fue más claro en el caso de las plantas provenientes del bosque.

Garbutt y Bazzaz (1983) analizaron el efecto de la poliploidía, resultante de la duplicación cromosómica inducida, en la respuesta de Phlox drummondii a un gradiente de humedad ambiental. Para ello se analizó, entre otros aspectos, la dinámica de crecimiento por medio de la demografía foliar. La tasa intrínseca de crecimiento de la población de hojas ( $r_m$ ) fue mayor en los citotipos diploides que en los tetraploides, es decir un aumento en la poliploidía se tradujo en un aumento en la longevidad foliar. Su argumento es que la poliploidía reduce la velocidad de la mitosis, además de que en plantas poliploides existe un aumento en el tamaño

de las estructuras (las hojas son más grandes y los internodos son más largos). Este estudio demuestra que la supervivencia de las hojas tienen dos componentes: el genético y el ambiental.

La dinámica estructural de Betula pendula fue estudiada por Maillette (1982a), para lo cual siguió el destino de un gran número de yemas (casi 13 000) repartidas en tres árboles. En esta especie, las posibilidades de desarrollo de una yema siguen un curso muy complicado, ya que los muchos destinos posibles van desde la muerte hasta la producción de estructuras reproductivas. Es posible distinguir dos tipos de vástagos: cortos y largos. Los vástagos cortos produjeron hojas tempranamente y en números bajos (2 o 3); los vástagos largos produjeron siempre más de 4 hojas (en casos raros hasta 60), tanto temprana como tardíamente. La muerte de hojas ocurrió a lo largo de todo el año, pero fue posible encontrar diferencias en los patrones de mortalidad. Por ejemplo, las hojas tempranas de vástagos largos cayeron más rápido que las hojas tardías. Además, las hojas de la parte alta fueron las que más tardaron en caer, y las del vástago líder, las últimas. Los resultados de este estudio fueron introducidos a un modelo matricial de transiciones en la forma de una matriz de Leslie (Maillette 1982b). Estos modelos que toman en cuenta la contribución de cada categoría de follaje al crecimiento futuro de la biomasa foliar, puede tener aplicaciones útiles en estudios de producción forestal (Franco 1985).

Las consecuencias de la demografía de módulos (yemas) en la forma de las plantas también fue investigada por Jones (1985). Ella diseñó un sencillo experimento utilizando plántulas de Betula pendula, de modo que parte de la copa sufriera fuertemente la interferencia de plantas vecinas, y parte creciera hacia una zona

abierta, sin plantas y por lo tanto sin interferencia. A partir del primer año de estudio encontró un crecimiento asimétrico entre ambas porciones de la copa. La asimetría no sólo se presentó de lado a lado sino también en sentido vertical, ya que el efecto de la interferencia se manifestaba claramente en las ramas más sombreadas (mayores de dos años). Al cabo de un tiempo, usando sus propias palabras "el dosel de un grupo de árboles, el cual al principio del experimento se veía como tres árboles distintos en cuanto a su distribución de yemas, empezó a tener cada vez más la apariencia de un solo árbol, con las yemas concentradas en la periferia". La importancia de este trabajo radica en que demostró que las yemas responden a su ambiente local, lo que se traduce en cambios en la dinámica y forma también en una escala local.

Todos los trabajos mencionados en esta sección fueron hechos con plantas de zonas templadas. Sin embargo, también existen algunos sobre plantas de zonas tropicales y que se mencionan a continuación.

e) Estudios de demografía de módulos en plantas tropicales.

Peñalosa (1983) describió la dinámica de vástagos de una especie de liana, Ipomoea phillomega por medio de un análisis demográfico acompañado de un análisis puramente morfológico. La liana presenta un patrón complejo de crecimiento donde es posible diferenciar dos tipos de vástagos: estolones reptantes y enroscadores. Los estolones crecen en condiciones de sombra profunda y allí sólo se producen hojas rudimentarias que tienen una vida media muy corta (6.1 días). Cuando los estolones penetran en sitios con mayor iluminación, ya sea en selva secundaria o en claros del dosel, la vida media foliar se eleva hasta 23.8 días. Los vástagos enrosca-

dores que están creciendo hacia arriba son los que tienen las hojas más longevas (vida media de 32 días). Estas respuestas están determinadas por la intensidad de la luz en el ambiente donde crecen los vástagos. Parece que esta especie retiene una hoja sólo cuando ésta compensa su costo y además exporta fotosintatos. La dinámica de crecimiento de Marsdenia laxiflora\* presenta algunas semejanzas (Peñalosa 1985). En esta especie también hay vástagos que sólo tienen hojas rudimentarias (vida media 3.5 días), mientras que los vástagos frondosos tienen hojas que en promedio viven 21 días. Sin embargo, en esta especie no fue posible demostrar que la iniciación del crecimiento vertical de los vástagos está determinada por el nivel lumínico.

Tinoco Ojanguren y Vázquez-Yanes (1983) estudiaron la dinámica foliar de dos poblaciones de Piper hispidum (una creciendo en sombra bajo dosel cerrado y otra creciendo en condiciones de alta iluminación), como una variable fisiológica para medir la diferenciación entre ambas poblaciones. Estos autores encontraron diferencias significativas en las tasas de cambio neto en el número de hojas. En la zona abierta las tasas de cambio (expresadas como cambio neto de hojas  $\times$  mes<sup>-1</sup>  $\times$  hoja<sup>-1</sup>) fueron mayores. Además, dentro de cada población, las tasas de cambio foliar fueron mejores en las ramas nuevas. En realidad, en las ramas más viejas, la tasa de abscisión superó a la de producción, de modo que el cambio neto fue negativo.

Shukla y Ramakrishnan (1984) compararon la dinámica foliar de dos especies sucesionales tempranas (Duabanga sonneratoides y Anthocephalus cadamba), con la de dos sucesionales tardías

\* Aparentemente este nombre es erróneo. M. laxiflora no está presente en Los Tuxtlas. Probablemente la especie en cuestión sea Fornsteronia viridescens (G. Ibarra Manríquez. com. pers.).

(Dillenia pentagyna y Artocarpus chaplasi) en el NE de la India. Los individuos que estudiaron se encontraban en sitios abiertos, aunque también se incluyeron individuos de Anthocephalus y de Artocarpus bajo el dosel. Las especies sucesionales tempranas nunca perdieron la totalidad de sus hojas, mientras que las sucesionales tardías quedaban defoliadas de marzo a abril en sitios abiertos (bajo el dosel de la selva, algunos árboles de Artocarpus retuvieron algunas hojas viejas). Respecto a la producción foliar, Duabanga y Anthocephalus tuvieron una mayor constancia a lo largo del año, mientras que las tardías tuvieron un pico de producción en abril y junio. Las hojas de las especies sucesionales tempranas tuvieron una vida más corta. Un resultado interesante para las cuatro especies fueron las diferencias en la longevidad de hojas producidas en diferentes momentos durante el año. Finalmente, el pico encontrado para la caída de hojas parecía estar correlacionado con la estación seca.

Núñez Farfán (1985) estudió la dinámica foliar de plántulas de Cecropia obtusifolia y de Heliocarpus appendiculatus y su respuesta a la herbivoría, como parte de una investigación sobre el papel de estas especies en los procesos de regeneración natural en claros de selva húmeda. Sus resultados indican que la herbivoría fluctúa a través del tiempo, pero que también depende de la edad de las hojas. H. appendiculatus resultó ser más susceptible que C. obtusifolia al ataque por los herbívoros, y en la época donde los folívoros actuaron más intensamente provocaron una disminución de la longevidad de las hojas en esta especie. Oyama (1984) buscó diferencias entre individuos masculinos y femeninos de la palma del sotobosque Chamaedorea tepezilote. Se puede suponer que como las plantas femeninas dedican muchos recursos para la reproducción, no

pueden invertir tanto en defensas contra folívoros. A pesar de que no se encontraron diferencias significativas entre las tasas de renovación foliar de ambos sexos, ni en la producción de hojas en un año, la ganancia neta de hojas fue ligeramente mayor en los machos, sugiriendo que el daño por herbívoros es mayor sobre plantas de sexo femenino.

Esta revisión muestra que el enfoque demográfico para analizar la dinámica interna de las plantas ha permitido resolver preguntas de distinta naturaleza sobre las relaciones entre las plantas y el ambiente.

#### OBJETIVOS E HIPOTESIS

Los objetivos de este estudio son los siguientes:

- 1) Determinar la longevidad de las hojas de tres especies perennifolias de la selva de los Tuxtlas (Ver.) México, que son diferentes en su estrategia ecológica.
- 2) Describir la dinámica foliar por medio de técnicas demográficas.
- 3) Describir el crecimiento de las hojas en distintos ambientes.
- 4) Explorar algunos factores que afectan la longevidad foliar.

Las especies seleccionadas tienen estrategias ecológicas distintas, según la clasificación de Martínez-Ramos (1985) y son las siguientes: Sapranthus microcarpus (Donn.Sm.) R.E.Fr. (tolerante a la sombra), Pseudolmedia oxyphyllaria Donn.Sm., (demandante de luz), y Myriocarpa longipes Liebm. (pionera).

Janzen (1975) sugirió investigar las siguientes hipótesis sobre la longevidad de las hojas en árboles tropicales:

- 1) las hojas de la parte inferior de las copas perennifolias viven más largamente que las hojas bajas de la misma copa.

2) las hojas de árboles adultos de selvas perennifolias son reemplazadas más rápidamente que las hojas de juveniles de las mismas especies.

3) las hojas dañadas por herbívoros son reemplazadas más rápidamente que las hojas no dañadas.

4) la longevidad de las hojas es proporcional al grado de protección química y física.

5) la longevidad de las hojas depende de la edad del árbol, su estado reproductivo, nutricional, etc.

En este trabajo se ha retomado la hipótesis<sup>te</sup> No. 1 propuesta por Janzen, y además se han formulado las siguientes:

1) Dentro de una especie, las hojas duran más tiempo en los individuos que crecen en sitios más limitantes (en este caso se consideró como principal factor limitante la luz, suponiendo que los niveles lumínicos aumentan gradualmente de la siguiente manera: selva madura < claro < sitio abierto).

2) Dentro de un mismo ambiente, la longevidad de las hojas es mayor en la especie tolerante a la sombra, intermedia en la demandante de luz y más corta en la especie pionera.

**A. El sitio de estudio: la selva de Los Tuxtlas.**

La investigación que aquí se reporta se llevó a cabo en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, que es una zona destinada a proteger y conocer más profundamente una de las selvas tropicales del sureste del país (Lot-Helgueras 1976, Estrada et al. 1985). La Estación Los Tuxtlas pertenece a la Universidad Nacional Autónoma de México y tiene una extensión de 700 ha, la mayoría de las cuales está cubierta por vegetación primaria. Sin embargo, en algunas porciones existe vegetación secundaria con distintos grados de desarrollo, que se ha originado por actividades humanas en diferentes épocas, incluso recientes. La Estación se localiza en el SE del estado de Veracruz (municipio San Andrés Tuxtla), aproximadamente 30 km al N de Catemaco y a escasos 2 km del litoral del Golfo de México. Las coordenadas que marcan sus límites son los meridianos 95°04' y 95°09' W, y los paralelos 18°34' y 18°36' N (Figura 6).

En la Sierra de Los Tuxtlas prevalece el clima tipo A, es decir, cálido húmedo, según el sistema de Koeppen (Goto-Esparza 1976). Las descripciones climáticas de la Estación Los Tuxtlas se han basado en los registros de la estación meteorológica de Coyame (aproximadamente a 30 km del sitio de estudio), ya que hasta hace pocos años no se realizaban registros climáticos en la Estación. La información obtenida en este último sitio ha confirmado más que rectificado la proveniente de Coyame.

La temperatura media es de 24.3°C. La temperatura promedio mensual alcanza su valor más alto en mayo y el menor en enero y la oscila-

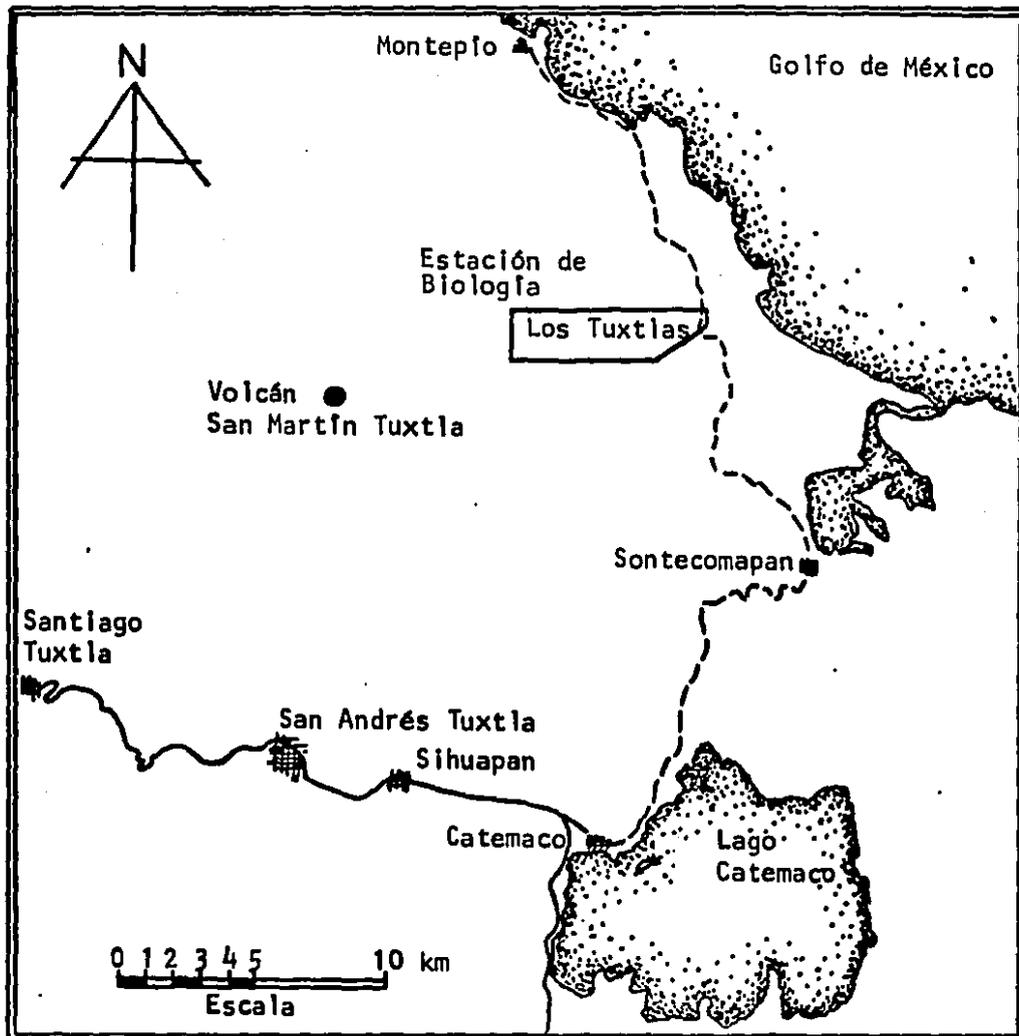


Figura 6. Mapa de la región de Los Tuxtlas y localización de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" de la UNAM (tomado de Lot-Helgueras 1976).

ción térmica es relativamente pequeña (5-7°C). La precipitación pluvial anual es una de las más elevadas del país. El promedio de Coyame es de 4638.5 mm, mientras que en la propia Estación se calculó un promedio anual de 4725.2 mm para un periodo de 10 años (Ibarra Manriquez 1985), siendo el valor más alto un total anual de 6435 mm (Estrada et al. 1985). La precipitación se distribuye irregularmente durante el año, de modo que se distingue una época lluviosa en verano y otoño, y una época relativamente seca en primavera. Durante los meses invernales la zona es afectada por los "nortes", vientos fríos, veloces y cargados de humedad que se originan en latitudes más norteñas. Ellos son los responsables de que la precipitación invernal casi represente el 18% del total anual. La fórmula climática que resume este comportamiento, según el sistema de Koeppen modificado por García (1973) es Af(m)w"(i')g (Figura 7).

La región de Los Tuxtlas es un área montañosa rodeada por las tierras bajas de la planicie costera del Golfo de México. Se trata de un macizo volcánico, por lo que el material parental está constituido principalmente por rocas andesíticas y basálticas, aunque ocasionalmente afloran sedimentos marinos del Terciario. El material volcánico más antiguo es del Oligoceno, aunque existen también rocas del Plio-Pleistoceno (Rios Macbeth 1952, citado en Ibarra Manriquez 1985). El derrame de lava más reciente ocurrió hace apenas 200 años (Alvarez del Castillo 1977).

La topografía es accidentada y en algunas porciones las pendientes son muy inclinadas. La altura máxima de la región, en la cima del volcán San Martín Tuxtla, es de 1738 m.s.n.m., pero la altitud de la estación fluctúa entre 150 y 530 m. El presente estudio se realizó en la parte más baja, aprox. entre 150 y 200 m. La zona es

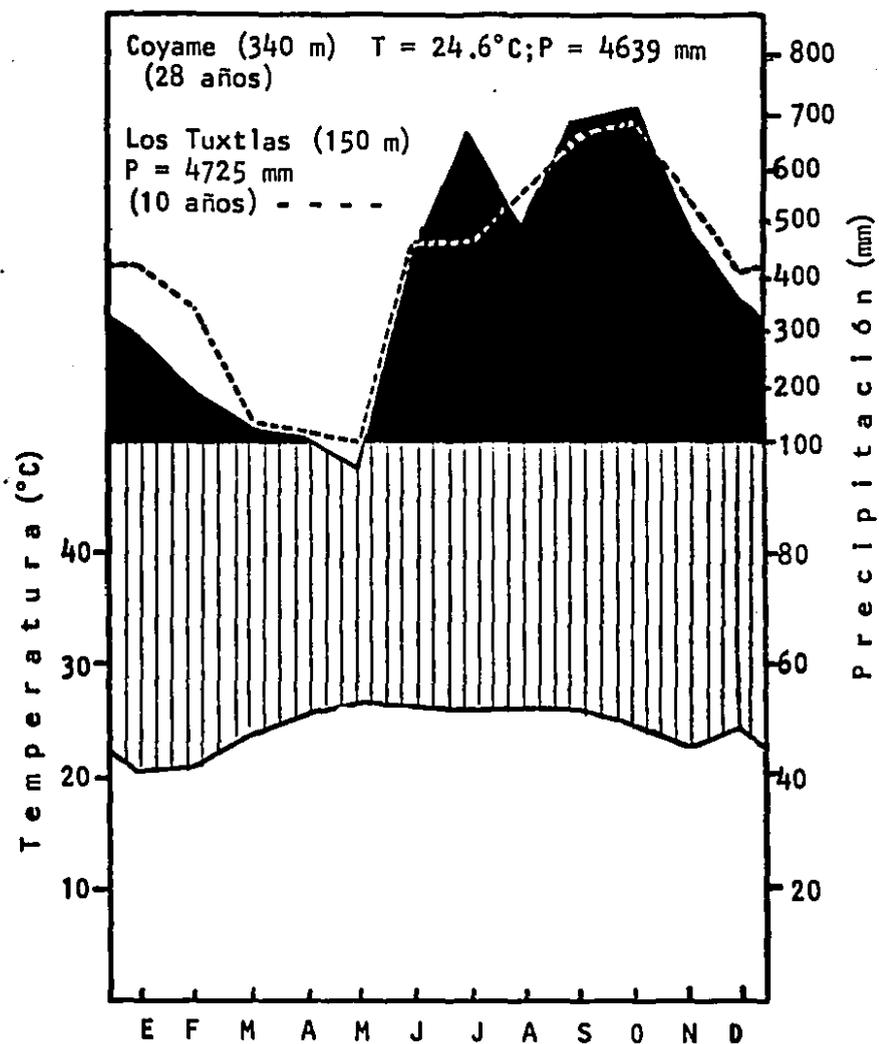


Figura 7. Diagrama climático de la estación meteorológica de Coyame (Veracruz). La línea punteada representa la precipitación registrada en Los Tuxtlas. (tomado de Bongers et al., inédito).

cruzada por numerosos arroyos, algunos que no son permanentes, pero no existen corrientes de agua de considerable importancia.

La región se caracteriza de manera general por presentar suelos jóvenes poco desarrollados. La profundidad es muy variable debido a la topografía tan irregular. En las capas superiores hay grandes cantidades de materia orgánica, además de otros elementos: fósforo, nitrógeno, calcio y potasio (Martínez-Ramos 1980). Chizón (1984) menciona que en estos suelos no se han diferenciado claramente los horizontes debido a su juventud, y los ubica en los tipos feozem hémico, regosol eútrico y feozem lávico, en la clasificación FAO-UNESCO. Otros autores reconocen la presencia de litosoles, latosoles, regosoles y andosoles tropicales (Flores 1971, Álvarez del Castillo 1977, Sousa 1968).

La selva húmeda que cubre la mayor parte de la Estación Los Tuxtles representa la formación vegetal más exuberante y compleja que se conoce. A nivel mundial se le denomina tropical rain forest (Richards 1952, Whitmore 1984), y en México ha sido clasificada como selva alta perennifolia (Miranda y Hernández X. 1963) o como bosque tropical perennifolio (Rzedowski 1978). Existen descripciones generales de la vegetación de la región (Pennington y Sarukhán 1968, Gómez-Pompa 1977), así como estudios más particulares de la vegetación de la Estación o sus cercanías inmediatas (Flores 1971, Álvarez del Castillo 1977, Piñero et al. 1977, Carabias Lillo 1979 y Bongers et al. inédito). Algunos autores han analizado aspectos dinámicos de la vegetación, como los procesos de sucesión secundaria (Rico Bernal 1972) o la regeneración natural (Martínez-Ramos 1980, 1985).

En Los Tuxtles la selva alcanza alturas de 30-35 m (de ahí su nombre de "alta") y presenta hojas durante todo el año. Sin embar-

go, el adjetivo perennifolia oculta la existencia de una dinámica foliar muy intensa donde diferentes comportamientos foliares tienen cabida. La caducifoleidad es un problema de grado, y en Los Tuxtlas existen desde especies que cambian sus hojas cada año pero sin quedar nunca defoliadas, hasta otras que no presentan hojas durante varias semanas (Carabias Lillo y Guevara 1985, Bongers et al. inédito). Es probable que algo semejante suceda entre las especies perennifolias.

A partir de estudios de la formación de claros en el dosel se ha podido determinar la tasa de recambio de la vegetación. Diferentes valores calculados fluctúan entre 50 y 120 años; aparentemente la distancia a los sitios deforestados (borde de la selva) y la topografía son los factores responsables de esta variación (Martínez-Ramos 1985, Bongers et al. inédito).

No es fácil caracterizar florísticamente a esta comunidad debido a su gran riqueza. A continuación se mencionan algunas especies comunes que alcanzan diferentes alturas. Las especies más altas cuyas copas constituyen el dosel superior de la selva son Nectandra ambigua, Ficus insipida, Poulsenia armata, Lonchocarpus guatemalensis, Cordia megalantha, Pterocarpus rohrii, Omphalea oleifera, entre otras. Especies comunes de tallas medianas son: Pseudolmedia oxyphyllaria, Stemmadenia donnell-smithii, Guarea glabra, Pouteria durlandii y Dendropanax arboreus. Bajo el dosel cerrado crecen árboles y palmas de tallas pequeñas, de los cuales Astrocaryum mexicanum indudablemente tiene el papel dominante, aunque también son abundantes otras especies como Sapranthus microcarpus, Faramea occidentalis, Psychotria chiapensis, P. simiarum, P. faxluensis, Chamaedorea tepejilote, etc. Los claros presentan un contingente florístico algo distinto, siendo las espe-

cies más comunes Cecropia obtusifolia, Heliocarpus donell-smithii, Myriocarpa longipes, Piper auritum, Carica papaya y otras (Martínez-Ramos 1985, Núñez-Farfán 1985, Álvarez-Buylla 1986). El listado florístico más reciente de todas las especies de la Estación, incluyendo todas las formas de vida, comprende 436 especies (de las cuales más de 200 son árboles), distribuidas en 97 familias (Ibarra Manríquez 1985).

#### B. Especies consideradas en este estudio.

Las tres especies seleccionadas para la realización de este estudio son muy abundantes en la selva de Los Tuxtlas. La nomenclatura utilizada para designarlas se basa en el trabajo de Ibarra Manríquez (1985). Sin embargo, existen dudas sobre la correcta determinación de Sapranthus microcarpus. El Dr. George Schatz ha expresado que pudiera tratarse de otra especie, e inclusive de otro género. Ejemplares de referencia fueron depositados en FCME (Herbario de la Facultad de Ciencias) con los siguientes números: Pseudolmedia oxyphyllaria, J. Meave # --, --; Sapranthus microcarpus, J. Meave # --, --, --; Myriocarpa longipes, J. Meave # --, --, --. A continuación se reproducen, con ligeras modificaciones, las descripciones hechas por Ibarra Manríquez (1985) basadas en colectas realizadas en terrenos de la estación. Con objeto de abreviar, a lo largo del trabajo se hará referencia a estas especies usando solamente el nombre del género (Tabla 1).

Sapranthus microcarpus (Donn.Sm.) R.E.Fr., Svenska Vetensk. Acad. Handl. 34(5):12. 1900.

NOMBRE LOCAL: "Colorado".

FORMA: Árbol de 3-7(-10)m de alto y 8-18 cm de d.a.p. Sin contrafuertes. Tronco cilíndrico, recto. Corteza lisa, parda o

Tabla 1. Resumen de informacibn sobre las especies incluidas en este estudio.

ESPECIE	<u>Sapranthus</u> <u>microcarpus</u> (Donn.Sm.)R.E.Fr.	<u>Pseudolmedia</u> <u>oxyphyllaria</u> (Donn.)Sm.	<u>Myriocarpa</u> <u>longipes</u> Liebm.
FAMILIA	Annonaceae	Moraceae	Urticaceae
DISTRIBUCION GEOGRAFICA (1)	México-Honduras (si es otra especie, podría ser endémica de Los Tuxtlas).	Centroamérica (México a Costa Rica)	Centroamérica (México a Panamá)
FLORACION (2)	continua a lo largo del año	febrero - marzo	continua a lo largo del año pero con períodos ma's intensos
FRUCTIFICACION (2)	continua a lo largo del año	abril - mayo	igual que arriba
PRODUCCION DE HOJAS (1,2,3)	marzo - abril	marzo - abril	igual que arriba
ALTURA MAXIMA (m) (1,3)	10	25	8
CARACTERIZACION ECOLOGICA (4)	tolerante a la sombra	demandante de luz	pionero
MODELO DE CRECIMIENTO (5)	Roux ?	Roux	Champagnat

- (1) Ibarra (1985)  
 (2) Carabias y Guevara (1985)  
 (3) Observaciones personales  
 (4) Martínez-Ramos (1985)  
 (5) Torquebiau (1981)

cuando húmeda de color negruzco, lenticelas pardo anaranjadas o grisáceas, solitarias o en hileras longitudinales de hasta 15 cm de largo. Copa redondeada, densa y con las ramas en espiral, muy cercanas entre sí y con apariencia verticilada.

**HOJAS:** Simples, alternas. Pecíolo de 3-7 mm de largo y 1-2 mm de ancho, aplanado por el la parte superior y verde grisáceo, pubescente. Lámina de 5-13(-17) cm de largo y 2-5(-7) cm de ancho, ovada u obovada, glabra a excepción de la costa que es pardo glabrescente, base redondeada a ligeramente cuneada, ápice de redondeado a acuminado, margen entero, haz oscuro, glabro, envés más pálido, venación pinada de 6-8(-10) venas secundarias, más prominentes por el envés. Yema terminal de 2-4 mm de largo, pardo pubescente, raramente dividida.

**FLOR:** Plantas monoclinas. Flores solitarias. Pedúnculo de 2-4 mm de largo y 0.8-1.1 mm de ancho, pardo pubescente. Sépalos 3, de 1.5-2 mm de largo y 1.2-1.7 mm de ancho, verdosos, escasamente pubescente; pétalos 6, dispuestos en dos hileras con tres elementos cada una de ellas, de 10-12 mm de largo y 6-7 mm de ancho, amarillos, ovados; estambres y pistilos juntos, formando un cuerpo globoso; los estambres numerosos, de 40-60 por flor, de 1.1-1.4 mm de largo; pistilos numerosos, agregados en la parte central del cuerpo mencionado y 1.3-1.6 mm de largo.

**FRUTO:** Infrutescencia con 5-7 frutos insertos sobre el disco floral. Frutos individuales de 2-3.5 mm de largo y 1.5-2 mm de ancho, cilíndricos, con el pericarpio duro, pardo verdoso a negruzco, menudo pubescente y 4-8 semillas por fruto. Semillas de 7-9 mm de largo, 7-9 mm de ancho y 1.5-2.5 mm de grueso, discoides, pardas, con la superficie marcada con numerosas venas y una cicatriz lateral. Endospermo ruminado.

Pseudolmedia oxyphyllaria Donn.Sm., Bot. Gaz. (Crawforsville)  
20:294. 1895.

**NOMBRE LOCAL:** "Tomatillo".

**FORMA:** Arbol de 20-25(-30) m de altura y 30-60 cm de d.a.p. Contrafuertes insinuados, de 30-50 cm de altura y 30-60 cm de alto, 4-6 por tronco. Tronco cilíndrico, excepcionalmente con depresiones o acanalado. Corteza lisa, parda o pardo grisácea, con lenticelas de forma variable, de 2-5 mm de largo, pardo oscuras, dispuestas en bandas horizontales de hasta 5 cm de ancho, engrosamientos semicirculares, a manera de anillos a todo su largo. Exudado pardo claro, escaso, en gotas y cambiando a pardo oscuro. Copa relativamente abierta, redondeada, con las ramas cercanas entre sí y más o menos horizontales.

**HOJAS:** Simples, alternas. Pecíolo de 5-10 mm de largo y 0.8-1.2 mm de ancho, supracanalado o rollizo, glabrescente y con exudado pardo pálido al desprenderlo del tallo. Lámina de 5.5-10(-15) cm de largo y (1.5-)3-6 cm de ancho, elíptica ovada o elíptico lanceolada, base obtusa o cuneada, ápice cuspidado, margen entero, haz oscuro, envés más pálido y con ambas superficies glabras excepto en la

costa por el lado del envés, venación pinada, de 12-18 venas secundarias, más prominentes por el envés, raramente con agallas cónicas en la lámina de 2-3 mm de largo. Yema terminal de 6-15 mm de largo, con el ápice agudo, verde grisáceas y cubiertas por pelos simples, sedosos.

**FLOR:** Especie dioica. Cabezuela con flores estaminadas de 5-10 mm de largo, aplanadas, sésiles, solitarias, raramente agregadas, caedizas, rodeadas por numerosas brácteas. Brácteas de 1.8-2 mm de largo, 14-22 por cabezuela, verdosas, ovadas a orbiculares, pubescentes; flores sin perianto aparente; estambre solitario, de 2.4-4 mm de largo, teca amarillas; pistilo ausente. Flores pistiladas solitarias, raramente en pares, sésiles, persistentes y rodeadas de numerosas brácteas; brácteas ovadas, verdosas o gris pubescentes, sépalos de 3-5 mm de largo, tubulares, gris pubescente por el exterior y con el interior glabrescente, ligeramente 4 lobular; sin estambres; pistilo de 2.8-3.5 mm de largo, ovario unilocular, estilo corto y estigma bifido.

**FRUTO:** Drupas de 12-18 mm de largo y 10-15 mm de ancho, elipsoides, anaranjadas a rojas, menudo pubescentes, brácteas persistentes y con una semilla por fruto. Semilla de 11-13 mm de largo y 10-12 mm de ancho, esféricas, blanco amarillentas y con la cicatriz del hilo recorriendo de 1/2-3/4 de su perimetro.

Myriocarpa longipes Liebm., Kongel. Danske Vidensk.-Selsk. Skr. 2:306. 1851.

**NOMBRE LOCAL:** "Palo de fideo", "Chiflaculo".

**FORMA:** Arbol o arbusto de 2-5(-8) m de alto y 5-10 cm de d.a.p. Sin contrafuertes. tronco cilíndrico, recto. Corteza lisa, parda, lenticelas de 0.5-1 mm de largo, más largas que anchas, pardo obscuras y con ligero olor a mentol. Copa abierta e irregular.

**HOJAS:** Simples, en espiral. Pecíolo de 9-15 mm de largo y 1-2 mm de ancho, rollizo, ligeramente acanalado por el haz, escasamente pubescente y con exudado transparente al desprenderlo del tallo, con fuerte olor a mentol. Entrenudos sulcados. Lámina de (7-)12-25(-35) cm de largo y 4.5-11(-20) cm de ancho, elíptica u ovado elíptica, base aguda y con el ápice agudo a cortamente acuminado, margen dentado, haz obscuro, opaco, glabro, envés más pálido, escasamente pubescente, con cistolitos que se observan como puntos translúcidos, venación pinnada, con 7-9 venas secundarias, prominentes por el envés. Yema terminal de (15-)18-35 mm de largo, cónica, verde amarillenta y menudo pubescente.

**FLOR:** Plantas monoicas. Espigas estaminadas y pistiladas localizadas sobre diferentes ramas. Inflorescencias estaminadas de 15-30 cm de largo. Pedúnculo de 1-2 cm de largo, rollizo, pardo; flores estaminadas con 4 sépalos de 0.7-1 mm de largo y 0.5-0.9 mm de ancho, blancos, ovados, unidos en su base; estambres 4, de 1.2-1.5 mm de largo, opuestos a los sépalos; pistilo reducido. Espigas pistiladas secundas, perianto verdoso, unido al pistilo, verdoso;

careciendo de estambres; pistilo de 1.3-1.5 mm de largo, ovario blanquecino, escasamente pubescente y con el estigma del mismo color, plumoso.

**FRUTO:** Infrutescencia de 15-20 cm de largo. Aquenios de 0.9-1.2 mm de largo y 0.5-0.7 mm de ancho, elipsoides, pardo oscuros y con una semilla por fruto. Semillas de similares características a las que poseen los frutos, planas, pardas a negruzcas. Endospermo presente.

A partir de un estudio realizado en una hectárea de selva se tiene la siguiente información sobre la participación de estas especies en la estructura de la vegetación (Bongers et al. inédito).

Sapranthus es una de las especies arbóreas más abundantes del sotobosque. En la hectárea se encontraron 195 individuos de más de 0.5 cm de altura (63 con d.a.p.  $\geq 1$  cm). Su cobertura total no alcanzó un valor muy alto y por eso su importancia está dada por su valor alto de distribución (densidad x frecuencia). En esta hectárea la estructura <sup>poblacional</sup> de Sapranthus se caracteriza por tener una alta frecuencia de las clases diamétricas más chicas y un decremento hacia las mayores, aunque la disminución no es paulatina porque algunas clases diamétricas intermedias también tienen altas frecuencias.

Pseudolmedia es la especie de talla mediana más importante en la selva. En la hectárea se encontraron 443 individuos de más de 0.5 m de altura (134 con d.a.p.  $\geq 1$  cm). Esta especie es importante tanto por su cobertura como por su distribución. En los sitios donde la selva ha sido talada suelen permanecer algunos árboles de esta especie, que quizá son respetados por sus frutos comestibles que son muy apreciados. Cuando crecen en estas condiciones, los individuos generalmente adquieren un aspecto enfermizo o al menos, no tan frondoso como los de la selva. La estructura poblacional de Pseudolmedia en la hectárea tiene forma de J invertida, con buena

representación de clases diamétricas menores y una disminución gradual hacia las mayores.

Myriocarpa es un arbusto o árbol pequeño, extremadamente abundante en sitios perturbados como los acahuales (Purata 1986) o las orillas de los caminos. En la selva no es tan abundante. En la misma hectárea sólo se encontraron 49 individuos de más de 0.5 m de altura (32 con d.a.p.  $\geq 1$  cm). Su estructura poblacional es igual a la de Pseudolmedia, es decir, con una mayor proporción de individuos pequeños que de tamaños mayores.

La distribución espacial de las tres especies se investigó usando una técnica con área y una prueba de  $\chi^2$  para comparar con la distribución predicha por la fórmula de Poisson. Las tres especies mostraron un patrón espacial agregado (Bongers et al. inédito). Carabias Lillo y Guevara (1985) informaron algunos aspectos de la fenología foliar y reproductiva de numerosas especies de Los Tuxtlas, entre ellas las incluidas en este trabajo. Pseudolmedia presenta hojas jóvenes en un periodo largo (secas + inicio de las lluvias) y seniles durante todo el año. Los individuos de esta especie florecen durante la época de secas y producen frutos poco tiempo después. Sapranthus presenta hojas juveniles en un periodo corto (secas) y hojas seniles durante todo el año. Su floración es irregular y aparentemente también lo es la fructificación, aunque sólo se observaron frutos en septiembre y octubre. En Myriocarpa se registraron hojas juveniles y seniles durante todo el año. Aunque florece y fructifica en periodos muy largos, la floración más intensa ocurre durante las secas y la primera mitad de las lluvias y el pico de fructificación se presenta al final de las lluvias y principio de los nortes. Alvarez y Guevara (1985) cuantificaron la caída de hojarasca en Los Tuxtlas y encontraron un pico en la caída

de Pseudolmedia durante la época de secas.

Torquebiau (1981) determinó el modelo arquitectónico de algunas especies arbóreas de Los Tuxtlas, según el sistema de Hallé et al. (1978). Pseudolmedia se conforma al modelo de Roux ya que su tronco es monopódico, ortotrópico (vertical), de crecimiento continuo y sus ramas son plagiotrópicas (horizontales) (Fig. 8). El modelo arquitectónico al que se ajusta Myriocarpa es muy distinto. En esta especie todos los ejes son mixtos y ortotrópicos, que llegan a acostarse en su parte distal por efecto del peso; pertenece por lo tanto al modelo de Champagnat (Fig. 9). Este autor notó la gran capacidad que tiene esta especie para reiterarse desde la base; por este motivo, algunos individuos presentan varios ejes equivalentes desde el suelo y adquieren aspecto de arbustos, más que de árboles. Aunque Sapranthus no fue incluida en el estudio mencionado, es posible que el crecimiento de esta especie también se ajuste al modelo de Roux. Esta suposición se basa en que tiene las mismas características de crecimiento que Pseudolmedia, además que el modelo de Roux es el más común entre todas las Annonaceae y entre los pequeños árboles del sotobosque de selvas húmedas (Torquebiau 1981).

Los meristemas situados en las ramas ortotrópicas de Pseudolmedia y Sapranthus inician su crecimiento cada año, dando lugar a un número determinado de hojas, que generalmente no pasa de cuatro. El año siguiente el crecimiento de la rama puede continuar por el mismo meristemo, o por el desarrollo de yemas axilares. Las elongaciones anuales de los meristemas son unidades de crecimiento modular y en este trabajo se usó el término "brote" para denominarlas. No existen brotes semejantes en Myriocarpa, ya que cada meristemo que se activa puede dar lugar a una rama ortotrópica con un número inde-

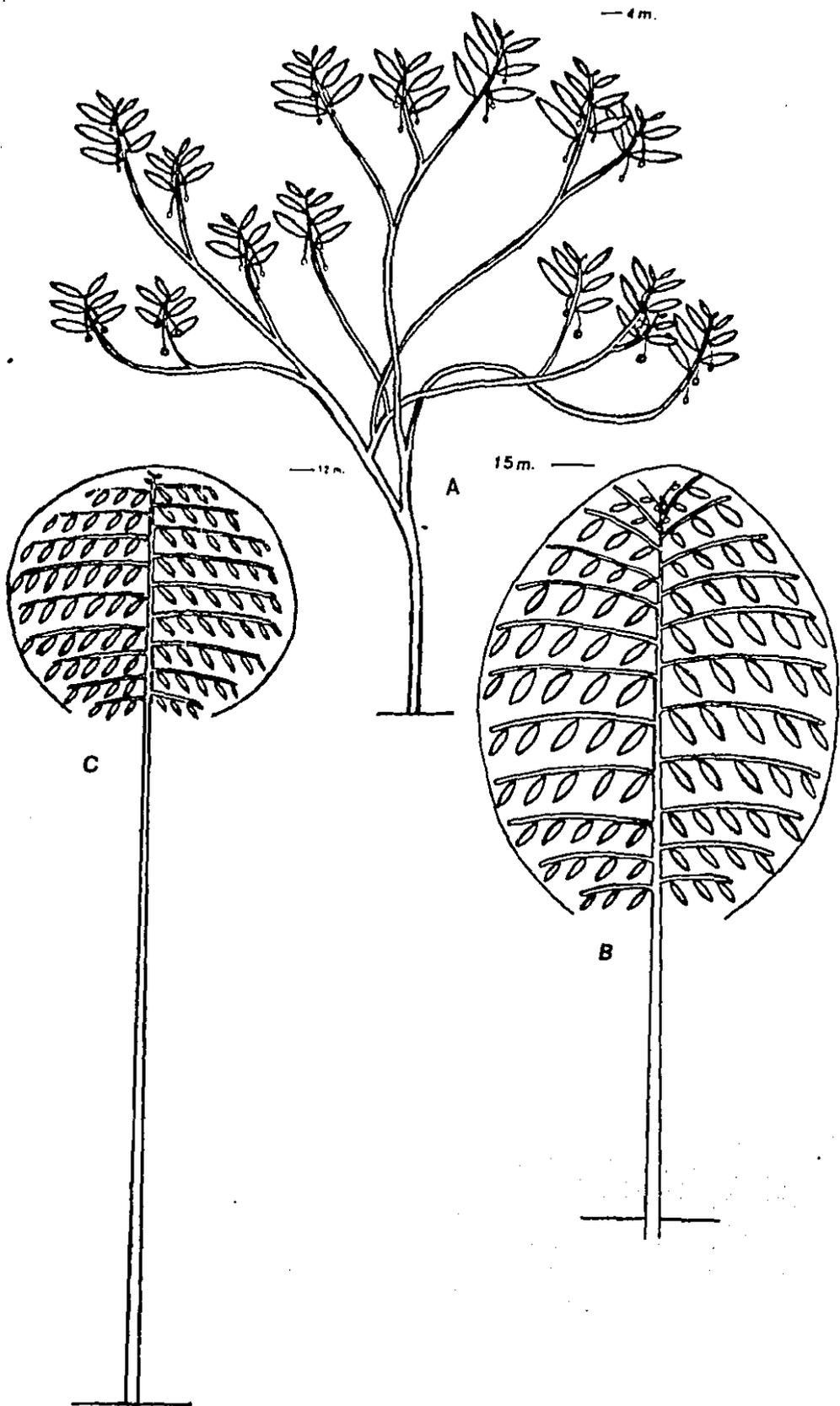


Figura 8. Modelos arquitectónicos de las especies estudiadas. A) Modelo de Champagnat en Myriocarpa longipes. B) Modelo de Roux en Cymbopetalum baillonii (Annonaceae), especie de crecimiento semejante al de Sapranthus microcarpus. C) Modelo de Roux en Pseudolmedia oxyphyllaria (tomado de Torquebiau 1981).

Tabla 2. Características de los individuos estudiados.

Clave (1)	Número (2)	Altura (m)	Diámetro (cm)	Condición ambiental
<u>Sapranthus microcarpus</u>				
S1	42.11	5.5	6.3	selva madura
S2	54.39	8.5	11.0	selva madura
S3	99.31	3.4	5.7	borde de claro
S4	88.17	8.0	11.1	borde de claro
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>				
P1	52.10	13.5	13.8	selva madura
P2	61.20	14.5	16.5	selva madura
P3	no (3)			sitio abierto
<u>Myriocarpa longipes</u>				
M1	no	3.0	- -	selva madura
M2	no	4.5	- -	selva madura
M3	no	5.5	- -	claro
M4	no	(4.0) 2.5 (4)	- -	claro
M5	no	(3.0) 5.5	- -	sitio abierto

Notas:

- (1) Con esta clave son designados los individuos a lo largo del trabajo (ver texto).
- (2) Número de individuos en la hectárea censada por Bongers et al. (inédito).
- (3) Las plantas sin número estaban localizadas fuera de la hectárea.
- (4) Cuando se dan dos datos de altura, la primera indica la altura al iniciar el estudio, y la segunda, la altura al terminarlo.

terminado de hojas, producidas continuamente a lo largo de año.

### C. Metodología

#### 1. Selección de los individuos.

La prueba de las hipótesis planteadas requería de la observación del destino de las hojas en condiciones contrastantes para cada una de las especies estudiadas. Para ello se buscaron individuos creciendo en ambientes diferentes de la selva (sitios maduros con dosel muy cerrado, claros y sitios abiertos, en el caso de Sapranthus y Myriocarpa), o cuyas copas se extendieran a distintos niveles en el dosel de la selva (en el caso de Pseudolmedia), además del criterio anterior. En todos los casos, el criterio determinante en la selección fue la posibilidad de acceso a las ramas, así como la ausencia de signos de enfermedad o crecimiento débil.

Se seleccionaron tres individuos de Pseudolmedia, dos de ellos en sitios maduros (denominados de ahora en adelante P1 y P2) y uno fuera de la selva, en un sitio deforestado, situado entre los edificios de la Estación de Biología (P3). De Sapranthus se escogieron 4 individuos, dos de ellos bajo dosel cerrado (S1 y S2) y dos en el borde de un claro que tenía un año de haberse producido (S2 y S3). No se encontró ningún individuo de Sapranthus creciendo en el centro de un claro o en sitios abiertos. Posiblemente la exposición directa a la luz resulte perjudicial (¿quizá letal?) para esta especie. Para Myriocarpa se seleccionaron 5 individuos, dos bajo dosel cerrado (M1 y M2), dos en un claro viejo (M3 y M4) [a juzgar por las especies presentes y sus dimensiones, se pudo estimar que al inicio del estudio tenía aproximadamente 25 años de edad, aunque había algunas evidencias de que en alguna época más

reciente se había abierto otro claro dentro del claro, E. Alvarez-Buylla, com. pers.]. El último individuo (M5) se encontraba en un sitio abierto, a la orilla del camino que cruza la Estación y llega hasta Montepío. La Tabla 2 contiene las características de los árboles incluidos en este estudio.

## 2. Selección de las ramas.

Una dificultad que suele presentarse en el estudio demográfico de poblaciones de hojas de una planta es la decisión de cuántas y cuáles hojas deben marcarse y seguirse a través del tiempo. Debido al elevado número de hojas que normalmente hay en la copa de un árbol, aunque ésta sea pequeña, el investigador debe conformarse en la mayoría de los casos, con describir lo que sucede en una porción de la copa. En estudios de la dinámica foliar en plántulas o individuos muy jóvenes se ha podido hacer un seguimiento individual de cada una de las hojas (p.ej. Núñez Farfán 1985, Shukla y Ramakrishnan 1984), si bien hay ejemplos de que lo mismo se ha hecho en árboles completos (Llewelyn 1969, <sup>citado</sup> en Maillette 1982a).

La alternativa más frecuente consiste en la selección de ciertas ramas donde se sigue la dinámica foliar. Se han propuesto métodos para la selección aleatoria de las ramas de cualquier orden (p.ej. Valentine y Hilton 1977). Aunque existen algunos estudios que han utilizado este criterio (Maconochie y Lange, citado en Maillette 1982a, Arriaga 1982), la selección aleatoria puede dificultar el seguimiento a través del tiempo (Maillette 1982a), especialmente cuando las ramas resultantes "ganadoras" durante el muestro son inaccesibles. En este estudio fue necesario hacer una selección subjetiva de las ramas por estudiar, por la dificultad de manipulación (sobre todo durante el marcaje) de las ramas, especialmente en

Tabla 3. Características de las ramas estudiadas.

Individuo	No. de rama	Altura (m)	Largo (m)	Ancho (m)
S1	1	4.30	1.00	0.90
	2	4.05	0.52	0.50
S2	1	6.40	1.25	0.70
S3	1	2.30	0.90	0.95
	2	2.30	1.10	0.60
S4	1	7.10	1.45	0.70
	2	6.60	1.15	0.45
P1	alta	11.1	1.20	0.60
	baja	4.9-6.3	1.10	0.80
P2	alta	10.4	1.10	0.80
	baja	3.3-3.6	1.10	0.70
P3	baja	4.7-5.0	0.60	0.30
M1	ramas 1	1.7	0.40	- -
	ramas 2	2.3	0.80	- -
	ramas 3	1.9	0.70	- -
M2	ramas 1	3.0-3.8	0.80	- -
	ramas 2	3.0-3.8	0.80	- -
M3	ramas 1	4.2	0.90	- -
	ramas 2	3.4	0.40	- -
M4	ramas 1	(2.5)-0.9	0.90	- -
	ramas 2	(2.5)-0.9	0.90	- -
M5	ramas 1	(2.5)-1.6	1.20	- -
	ramas 2	(2.5)-1.7	1.40	- -

Notas: Si se presentan dos datos de altura, significa que la rama no estaba completamente horizontal y los números corresponden con la altura más baja y con la mayor; si uno de los datos está entre paréntesis, entonces la rama cambió de altura, el primero indica la altura inicial y el segundo, la altura final.

las más altas. En Pseudolmedia el marcaje de ramas se hizo de la siguiente manera: tanto en P1 y P2 se escogieron dos ramas de segundo orden (en sentido acropétalo, es decir, considerando al tronco como orden = 0, las ramas que salen de él como orden = 1, etc.), en sitios contrastantes dentro de la copa, es decir, una en la parte baja y otra en la parte alta. En P3 se seleccionaron dos ramas pero en la parte baja del árbol, ya que no fue posible alcanzar partes más elevadas de la copa. Sin embargo, una de las ramas murió después de casi un año y la mayor parte del análisis se basa en la información de la rama que permaneció viva. Como toda la copa estaba asoleada al menos durante una parte del día, se puede esperar que el efecto del autosombreado no sea tan intenso.

En el caso de Sapranthus se seleccionaron dos ramas de primer orden en S1, una de segundo orden en S2, dos de segundo orden en S3 y dos de segundo orden en S4. En esta especie sólo se marcaron ramas en las partes centrales de las copas, ya que éstas no son tan altas como las de Pseudolmedia, y por lo tanto las hojas de una copa no están sometidas a niveles lumínicos tan contrastantes.

El marcaje de las ramas en Myriocarpa representó un problema mayor que en las dos especies anteriores debido a su distinta arquitectura. Como ya se mencionó, en esta especie no se distingue un tronco principal de las ramas, sino que todos los ejes son equivalentes. El criterio adoptado fue el marcaje de una o varias zonas externas de la copa, como unidad de referencia para describir las dinámicas foliar.

### 3. Marcaje de las hojas.

Generalmente para seguir la dinámica foliar de manera precisa es necesario reconocer individualmente a las hojas durante el periodo

de estudio. De otro modo se corre el riesgo de limitar la observación a la variación estacional del número de hojas (censos repetidos) sin percatarse del flujo en la población de hojas, determinado por su producción y caída.

Para esto, generalmente se marca el peciolo de la hoja con una gota de pintura de esmalte (Bentley 1979, Núñez Farfán 1985). Sin embargo, esto no fue posible por la dificultad de maniobrar con un bote de pintura en la parte alta de las copas o sobre las escaleras. Se intentó marcar los peciolos con anillos de plástico, como se marcan las patas de las aves, pero esto no tuvo éxito en Pseudolmedia y Sapranthus. Pruebas preliminares produjeron alta mortalidad en las hojas recién marcadas de estas dos especies. Fue necesario elaborar diagramas de las ramas que permitieran ubicar a las hojas sin confusión. Los anillos de plástico sí se usaron para distinguir las ramillas de órdenes superiores dentro de las ramas de referencia. Además, se usó un código de colores en los dibujos para diferenciar las hojas de distinta edad (Figura 9). En cada fecha de registro se hacía un diagrama de la rama para poder efectuar el registro siguiente. El mismo procedimiento fue usado por Jones (1985) para describir la dinámica foliar de individuos juveniles de Betula pendula.

#### 4. Periodicidad de las observaciones.

Como en otros estudios (p. ej. Boojh y Ramakrishnan 1983), se intentó que la periodicidad de las observaciones fuera mensual, pero esto no fue siempre posible. En otros trabajos las observaciones se hicieron a intervalos más largos (p. ej. Maillette 1982a, hizo observaciones cada dos meses) pero también más cortos, (semanales, Shukla y Ramakrishnan 1984) o incluso a intervalos irregulares (Miyaji y Tagawa 1973). Estas divergencias se deben a dis-

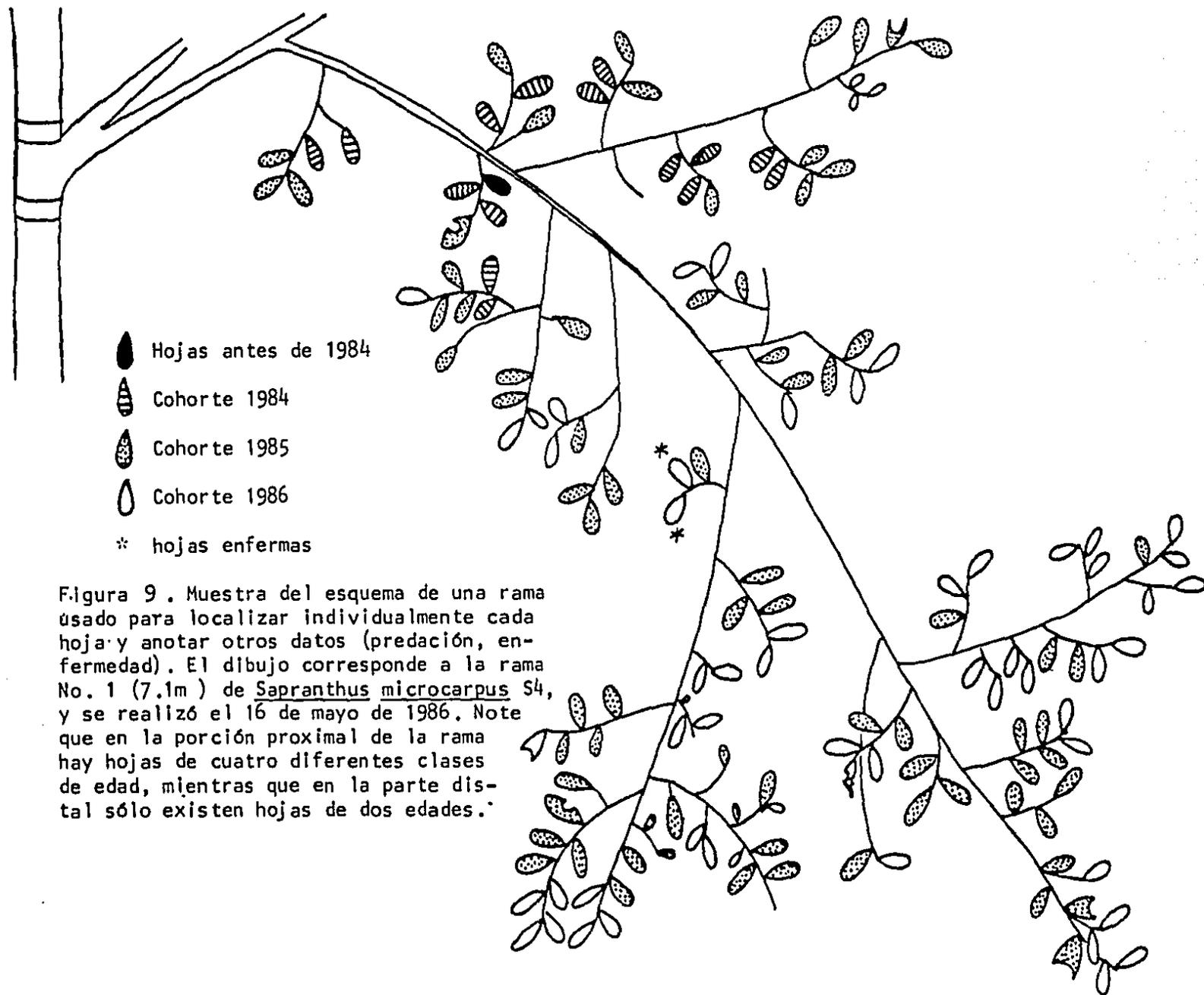


Figura 9. Muestra del esquema de una rama usado para localizar individualmente cada hoja y anotar otros datos (predación, enfermedad). El dibujo corresponde a la rama No. 1 (7.1m) de *Sapranthus microcarpus* S4, y se realizó el 16 de mayo de 1986. Note que en la porción proximal de la rama hay hojas de cuatro diferentes clases de edad, mientras que en la parte distal sólo existen hojas de dos edades.

tintas causas, que van desde el tiempo que se emplea para hacer el registro, pasando por la cercanía del sitio donde se ubican los árboles respecto al lugar de residencia del investigador, hasta la velocidad del flujo foliar de las especies estudiadas. La Tabla 4 muestra las fechas de observación para cada árbol, el promedio del número de días y la desviación estándar. Las observaciones se suspendieron en septiembre de 1986, de modo que el periodo completo fluctúa alrededor de 880 días (aproximadamente 36 meses).

Algunas ramas o árboles no fueron observados durante el periodo completo. La rama alta de P1 murió a los 22 meses, probablemente como consecuencia del daño producido por el establecimiento de una colonia de hormigas (especie no determinada) en esa parte de la copa. El individuo No. 1 de Myriocarpa (M1) que estaba creciendo en condiciones de sombra densa murió también a los 10 meses de iniciado el estudio.

En S1 el marcaje de las hojas de la rama 2 se realizó en la fecha del segundo registro. Para el análisis de los datos se hizo la suposición de que el número de hojas en la fecha anterior era el mismo y que la proporción entre las diferentes edades de las hojas no se había alterado.

En la época de secas de 1985 (marzo-abril) se produjeron las nuevas cohortes de hojas en los individuos de Sapranthus y Pseudolmedia. Las hojas nuevas se agregaron a los diagramas pero además, con el objeto de tener un número mayor de hojas de la cohorte, se marcaron hojas fuera de las ramas marcadas hasta completar al menos una muestra de 100 hojas (de 50 en P2 porque el número no era suficiente para igualar la cantidad de los otros árboles). El marcaje extra no se hizo si la cantidad de hojas de las ramas marcadas era alta (más de 100). Las curvas de sobrevivencia están construidas con la

Tabla . Fechas en las que se hicieron las observaciones de las ramas marcadas. El número superior de cada renglón indica la fecha exacta (el día del mes), el número inferior, el total acumulado. Al final de cada renglón se indica el promedio de días entre observaciones con su desviación estándar y coeficiente de variación.

	ABR	MAY	JUN	AGO	SEP	OCT	DIC	ENE	MAR	ABR	JUN	JUL	AGO	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUL	AGO	SEP	PROM.	D. E.	C.V. (%)	
S1	6 0	10 <sup>a)</sup> 34	16 71	6 122	5 152	1 178	13 251	26 295	24 352	28 387	8 428	17 467	20 501	15 557	9 582	11 614	16 650	11 676	14 707	19 743	15 769	7 822	6 852	4 881	38.30	11.97	31.25	
S2	7 0	10 33	16 70	6 121	6 152	1 177	13 250	26 294	24 351	28 386	7 426	17 466	21 501	14 555	9 581	11 613	16 649	11 675	14 706	19 742	15 768	7 821	4 849	4 880	38.26	11.82	30.90	
S3	6 0	10 34	16 71	6 122	6 153	2 179	13 251	28 297	24 352	29 388	7 427	17 467	22 503	13 555	11 584	13 616	17 651	11 676	15 708	21 745	16 770	7 822	4 850	5 882	38.35	11.28	29.41	
S4	7 0	10 33	16 70	6 121	6 152	2 178	13 250	27 295	25 352	28 386	7 426	17 466	22 502	13 554	11 583	13 615	17 650	11 675	16 708	19 742	16 769	8 822	6 853	5 883	38.39	11.36	29.59	
P1	5 0	11 36	16 72	6 123	5 153	1 179	13 252	26 296	24 353	29 389	8 429	17 468	21 503	15 558	9 583	11 615	16 <sup>b)</sup> 651	12 678	15 709	22 747	16 771	7 823	4 851	4 881	38.30	11.88	31.02	
P2	7 0	11 34	16 70	6 121	5 151	2 177	13 250	26 294	24 351	28 386	7 426	17 466	21 501	15 556	9 581	11 613	16 649	12 675	15 707	21 744	15 768	7 821	6 851	4 880	38.26	11.96	31.26	
P3	7 0	10 35	16 70	6 121	5 151	1 177	14 251	27 295	24 351	29 387	9 428	18 467	22 502	12 553	10 582	11 613	16 649	13 677	15 707	20 743	15 768	7 821			39.10	11.78	30.13	
M1	6 0	9 33	16 71	7 123	6 153	2 179	13 251																		41.83	15.79	37.74	
M2	6 0	9 33	16 71	7 123	6 153	2 179	13 251	27 296	27 355	27 386	7 427	18 468	22 503	15 557	11 584	12 615	17 651	10 675	16 709	20 745	17 770	8 822	8 853	4 880	38.26	12.03	31.44	
M3	8 0	9 31	16 69	7 121	7 152	2 177	13 249	27 294	27 353	27 384	9 427	19 467	22 501	13 553	11 582	13 613	17 648	10 672	16 706	21 741	17 767	8 819	8 850	4 877	38.13	11.92	31.26	
M4	8 0	9 31	16 69	7 121	7 152	3 178	13 249	27 294	24 350	27 384	7 425	19 467	22 501	13 553	11 582	13 613	18 649	10 674	15 707	21 743	17 769	8 821	6 850	4 879	38.22	11.39	29.80	
M5	8 0	10 32	16 69	6 120	6 151	1 176	14 248	27 292	27 351	27 382	7 423	19 454	22 499	15 553	14 583	12 611										40.73	12.96	31.82
AÑO	1 9 8 4							1 9 8 5							1 9 8 6													

a) en esta fecha se marcaron las hojas en la rama # 2

b) en esta fecha se realizó la última observación de la rama alta

información de las hojas de las ramas y las hojas extras en caso de haberlas.

#### 5. Análisis del crecimiento de las hojas.

Durante 1986, al terminar la aparición de hojas de la cohorte de ese año en Pseudolmedia y Sapranthus, se marcaron 120 hojas fuera de las ramas marcadas. Se colectaron aleatoriamente 20 hojas cada fecha de registro para describir el crecimiento de las hojas en los diferentes ambientes. Las hojas fueron secadas en horno durante 48 horas a  $90 \pm 50C$  y pesadas en balanza analítica (precisión de diez-milésimas de gramo). Posteriormente se determinó su área foliar en un analizador de áreas (Li-Cor, precisión de décimas de  $cm^2$ ). El peso foliar específico se determinó como el cociente del peso seco de la hoja entre su área foliar.

#### 5. Análisis demográficos.

##### a) Cálculo de la longevidad individual de cada hoja.

En el presente estudio se hizo la suposición de que la muerte de la hoja se había producido a la mitad del periodo comprendido entre la última vez que se registró viva a la hoja y la siguiente observación. No fue posible determinar la edad de las hojas que murieron durante el periodo de estudio, pero que ya estaban presentes al inicio, ni de las que se marcaron al nacer pero no murieron después de 2 años y medio, cuando se suspendieron las observaciones. La vida media de las hojas de una cohorte se calculó como el promedio aritmético de las longevidades individuales, siempre y cuando hubieran muerto todas las hojas. Sobre este punto, algunos autores han calculado la vida media como el tiempo que transcurre hasta que la cohorte marcada se reduce al 50% (P.ej. Peñalosa 1983, 1985, Núñez Farfán 1985). Sin embargo, Rabinovich (1980) demostró que la

suposición de esta coincidencia es errónea. Esto se debe a que la variación entre los patrones de sobrevivencia, de modo que la vida media coincide con el T50 ( $1/2 N$ ) sólo en el caso de sobrevivencia caracterizada por una tasa de mortalidad constante (curva tipo II de Deevey).

b) Cálculo de la estructura de edades.

Usando el total de hojas por rama (en Sapranthus y Pseudolmedia) o porción de la copa (en Myriocarpa) como referencia, se calculó el porcentaje correspondiente a cada cohorte para cada fecha de observación. En el caso de Myriocarpa se consideró como cohorte a todas las hojas producidas entre dos registros subsecuentes. Las proporciones se graficaron a través del tiempo con el objeto de mostrar de manera dinámica la estructura de edades, a diferencia de otros estudios donde se han calculado solamente estructuras de edades para fechas específicas.

c) Análisis estadísticos.

Con el objeto de determinar el efecto de algunos factores que afectan la longevidad foliar, se realizaron pruebas estadísticas para comparar la duración de las hojas en diferentes condiciones. Los datos de longevidad no tienen una distribución normal, y por lo tanto se utilizaron pruebas no paramétricas. Para las comparaciones de dos conjuntos de datos se utilizó la comparación de medias Mann-Whitney; para la comparación de más de dos conjuntos de datos se aplicó un análisis de varianza por rangos de Kruskal-Wallis, ambas pruebas según el procedimiento descrito por Zar (1974). Las comparaciones realizadas fueron las siguientes:

- 1) Entre la rama alta y la rama baja de Pseudolmedia, individuos P1 y P2.
- 2) Entre las ramas bajas de Pseudolmedia, individuos P1, P2 y P3.

- 3) Entre la rama 1 y rama 2 de Sapranthus, individuos S1, S3 y S4.
- 4) Entre los individuos S1, S2, S3 y S4 de Sapranthus
- 5) Entre la cohorte de 1984 y 1985 en Pseudolmedia P3.
- 6) Las cohortes de junio de 1984 en Myricarpa, individuos M2, M3, M4 y M5.
- 7) Entre los individuos de selva madura de todas las especies (S1, S2, P1, P2, M2).

En las pruebas donde se involucraron Sapranthus y Pseudolmedia, se usaron los datos de la cohorte de 1984, la que pudo observarse por más tiempo y llegó a desaparecer por completo en muchas de las ramas. La información de las hojas que no alcanzaron a caer en ese tiempo también se utilizó, considerando que se longevidad había sido igual al total de días que permaneció viva la hoja. Esta suposición tiene el efecto de disminuir un poco la potencia de las pruebas, ya que la longevidad completa pudo haber producido diferencias más grandes.

- 3) Entre la rama 1 y rama 2 de Sapranthus, individuos S1, S3 y S4.
- 4) Entre los individuos S1, S2, S3 y S4 de Sapranthus
- 5) Entre la cohorte de 1984 y 1985 en Pseudolmedia P3.
- 6) Las cohortes de junio de 1984 en Myricarpa, individuos M2, M3, M4 y M5.
- 7) Entre los individuos de selva madura de todas las especies (S1, S2, P1, P2, M2).

En las pruebas donde se involucraron Sapranthus y Pseudolmedia, se usaron los datos de la cohorte de 1984, la que pudo observarse por más tiempo y llegó a desaparecer por completo en muchas de las ramas. La información de las hojas que no alcanzaron a caer en ese tiempo también se utilizó, considerando que <sup>su</sup> longevidad había sido igual al total de días que permaneció viva la hoja. Esta suposición tiene el efecto de disminuir un poco la potencia de las pruebas, ya que la longevidad completa pudo haber producido diferencias más grandes.

## RESULTADOS

La presentación de los resultados se ha organizado en tres partes. En primer lugar se hace la descripción de los patrones demográficos, incluyendo las tablas de vida de algunas cohortes de hojas. Para esta parte se han reunido los resultados de cada especie, aunque los análisis son semejantes para las tres. A continuación, en la segunda parte se presentan las descripciones del crecimiento de las hojas, las cuales se hicieron solamente para Sapranthus y Pseudolmedia. Finalmente, en la tercera parte se reportan los resultados de las pruebas estadísticas que se usaron para explorar algunos factores que influyen en la longevidad de las hojas.

### PRIMERA PARTE. DEMOGRAFIA DE LAS HOJAS.

#### A. Sapranthus microcarpus

##### 1. Resumen de la dinámica foliar.

Los resúmenes de la dinámica foliar permiten apreciar los rasgos más generales de los cambios numéricos de las poblaciones de hojas a través del tiempo. El resumen correspondiente a los cuatro individuos de Sapranthus se presentan en la Tabla 5. Para los cálculos se mezclaron los datos de las dos ramas de S1, S3 y S4. Dos ciclos foliares fueron considerados, delimitados por las épocas de secas de cada uno: 1984-85 y 1985-86.

Uno de los parámetros más importantes del resumen es la tasa de incremento, ya que indica si la población se mantiene numéricamente estable o si está creciendo o decreciendo. En la mayoría de los casos esta tasa tuvo valores ligeramente mayores que 1. En el primer año en S1 y en ambos años en S3 la tasa indica un decremento

Tabla 5 . Resumen de la dinámica poblacional de las hojas de Sapranthus microcarpus (S1, S2, S3 y S4) en dos años consecutivos.

	S1	S2	S3	S4
No. de hojas en abril de 1984 ( $t_0$ )	172	119	204	196
No. de hojas en marzo de 1985 ( $t_1$ )	152	126	142*	260
Cambio neto foliar	-20	+7	-62	64
Tasa de incremento	0.88	1.06	0.70	1.33
No. de hojas nacidas	31	50	42	186
No. de hojas caídas	51	43	104	122
No. de hojas sobrevivientes de $t_0$ a $t_1$	121	76	100	74
% de natalidad	18.0	42.0	20.6	94.9
% de mortalidad	29.7	36.1	51	62.2
% de sobrevivencia	70.3	63.9	49	37.8

	S1	S2	S3	S4
No. de hojas en marzo de 1985 ( $t_1$ )	152	126	142*	260
No. de hojas en abril de 1986 ( $t_2$ )	165	128	107	263
Cambio neto foliar	+13	+2	-35	+3
Tasa de incremento	1.09	1.02	0.75	1.01
No. de hojas nacidas	56	30	53	89
No. de hojas caídas	43	28	88	86
No. de hojas sobrevivientes de $t_1$ a $t_2$	109	98	54	174
% de natalidad	36.8	23.8	37.3	34.2
% de mortalidad	28.3	22.2	62	33.1
% de sobrevivencia	71.3	77.8	38	66.9

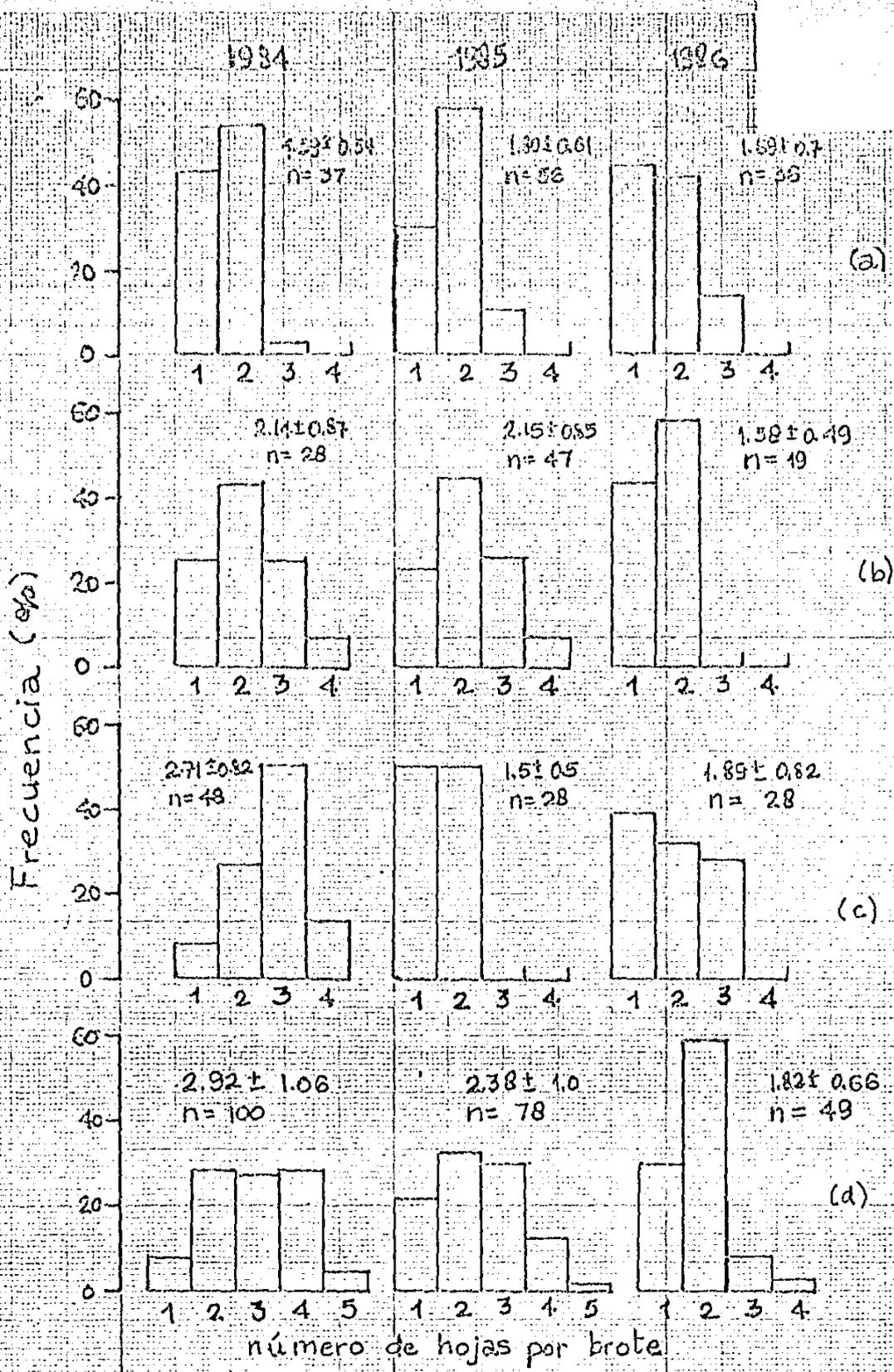
\* la producción de hojas de 1985 se retrasó hasta abril

poblacional. Además, en el primer ciclo la tasa tuvo un valor muy superior a 1 (1.33) en S4, que es uno de los individuos creciendo en borde de claro. En la Tabla 5 puede notarse que una mortalidad elevada no necesariamente está asociada a un decremento poblacional, si al mismo tiempo ocurre una natalidad alta. Esto se observa claramente en el individuo S4. En el primer año, la sobrevivencia fue alta en los individuos de selva madura y más baja en los otros dos. Para el segundo año, en S4 se encontró una sobrevivencia semejante a S1 y S2.

## 2. Número de hojas por brote.

La Figura 10 muestra la distribución de frecuencias del número de hojas por brote en las ramas marcadas de Sapranthus. Para el cálculo de las frecuencias se mezclaron los datos de las dos ramas de cada individuo (excepto en S2 donde solamente se marcó una rama). Además, en S1 y S2 se incluyeron los datos de los brotes adicionales situados fuera de las ramas marcadas que se utilizaron para tener una cohorte inicial de 1985 más grande. A pesar de la gran variación entre los individuos y entre años, se observan algunas tendencias generales. Es notable que la clase modal de dos hojas prevalece en la mayoría de los casos de los árboles de la selva madura. Solamente en 1986 se produjeron más brotes con una hoja que con dos en S1, pero la diferencia entre ambas categorías fue muy pequeña. En 1984 y 1985 se produjo casi la misma distribución de hojas por brote, mientras que en 1986 se observó en S2 una ausencia casi absoluta de brotes con 3 y 4 hojas.

En los individuos que están junto al claro no se presenta esta constancia. En S3 la clase modal en 1984 fue de 3 hojas, en 1985 de una y dos hojas y de una hoja en 1986. En S4 se dio una tendencia



67

Fig. 10 . Frecuencias relativas del número de hojas por brote en las ramas estudiadas de *Sappanthis microcarpa*. (a) = S1, (b) = S2, (c) = S3, (d) = S4. En S1, S3 y S4 se presentan los totales de las dos ramas marcadas en cada árbol. Además, en S1 y S2 se incluyen los datos de los brotes marcados en 1985 fuera de las ramas estudiadas. Junto a los histogramas están los promedios y las

Clasificación estándar.

parecida. En 1984 las proporciones de brotes con dos, tres y cuatro hojas fueron prácticamente las mismas y además algunos brotes produjeron cinco hojas, fenómeno que se repitió en 1985. En el segundo año predominó ligeramente la categoría de dos hojas, y para el tercer año la dominancia de esta categoría fue muy clara. Es notable que en 1986, la distribución de frecuencias en S4 fue casi igual a la de S1 y S2 en 1984 y 1985.

### 3. Variación temporal del número de hojas por rama.

Las Figuras 11 a 15 muestran el cambio numérico de las poblaciones de hojas en las ramas marcadas de los cuatro individuos de Sapranthus. En las gráficas se muestra la línea correspondiente a cada rama por separado (excepto en S2) y el total de ambas. En primer lugar destaca la regularidad de las fluctuaciones en todos los individuos. Los picos más altos corresponden en todos los casos al periodo de sequía, que coincide con el momento de producción de hojas en todos los árboles de esta especie. Esto significa que la época de secas es cuando estas ramas tienen más hojas, y que el número decrece progresivamente conforme avanzan las épocas de lluvias y de nortes. En los individuos de selva madura S1 y S2 se observa que el número de hojas al inicio del ciclo foliar es notablemente constante a través de los años (a pesar del pequeño decremento en S1 durante 1985). Esto no ocurre en los árboles del borde del claro S3 y S4. En S3 el número de hojas al inicio del ciclo 1985 fue equivalente a las dos terceras partes del número en 1984. La tendencia de disminución se mantuvo en 1986, aunque con menor intensidad. Sin embargo, en S4 ocurrió lo contrario entre 1984 y 1985, ya que en abril del segundo año el número de hojas aumentó aprox. un 40 % respecto al primer año. Después, al llegar

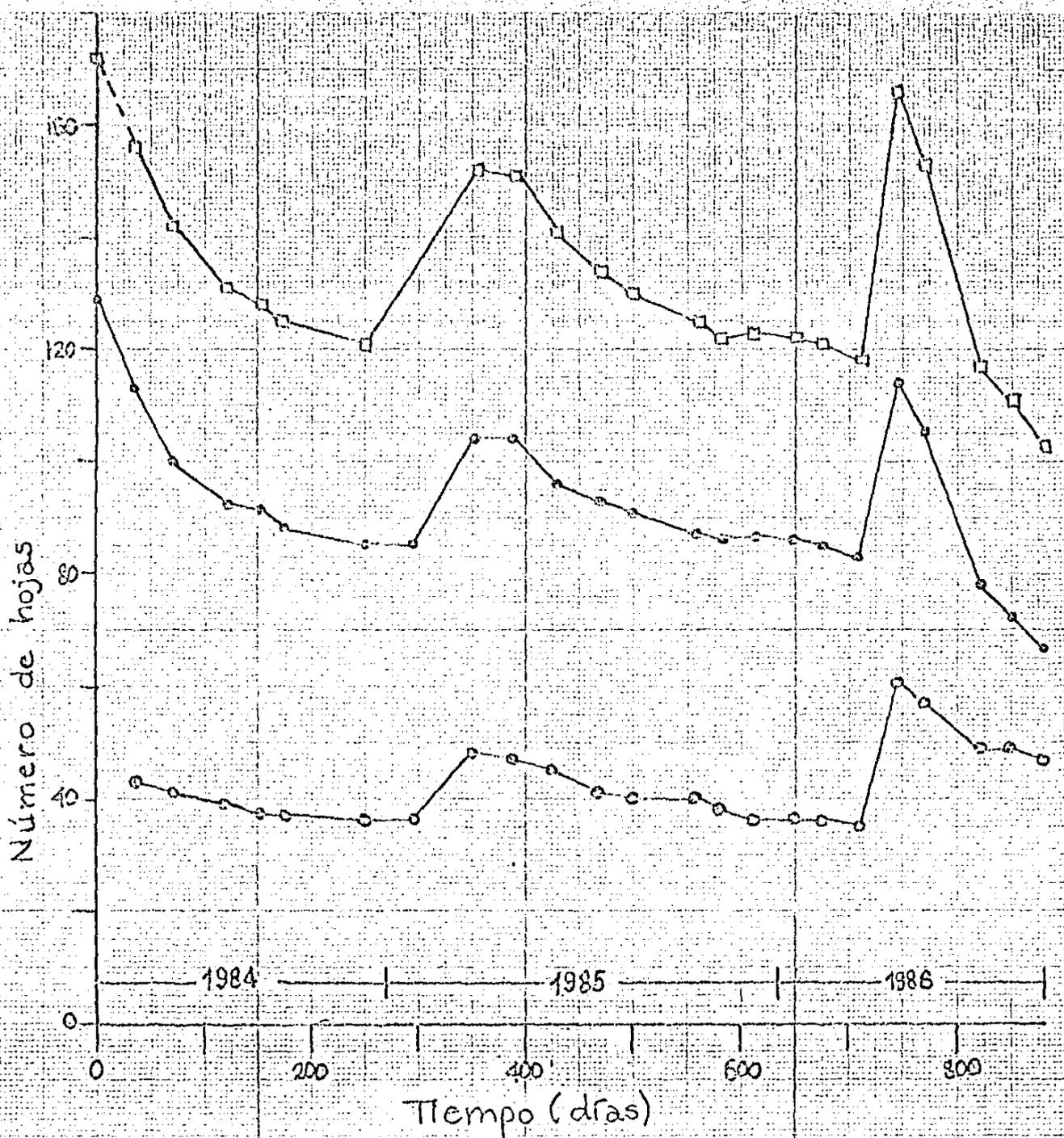


Fig. 11. Variación temporal del número de hojas en *Sapiroanthus microcarpus* SI (selva madura). (●) = rama 1, (□) = rama 2, (▲) = total de ambas ramas.

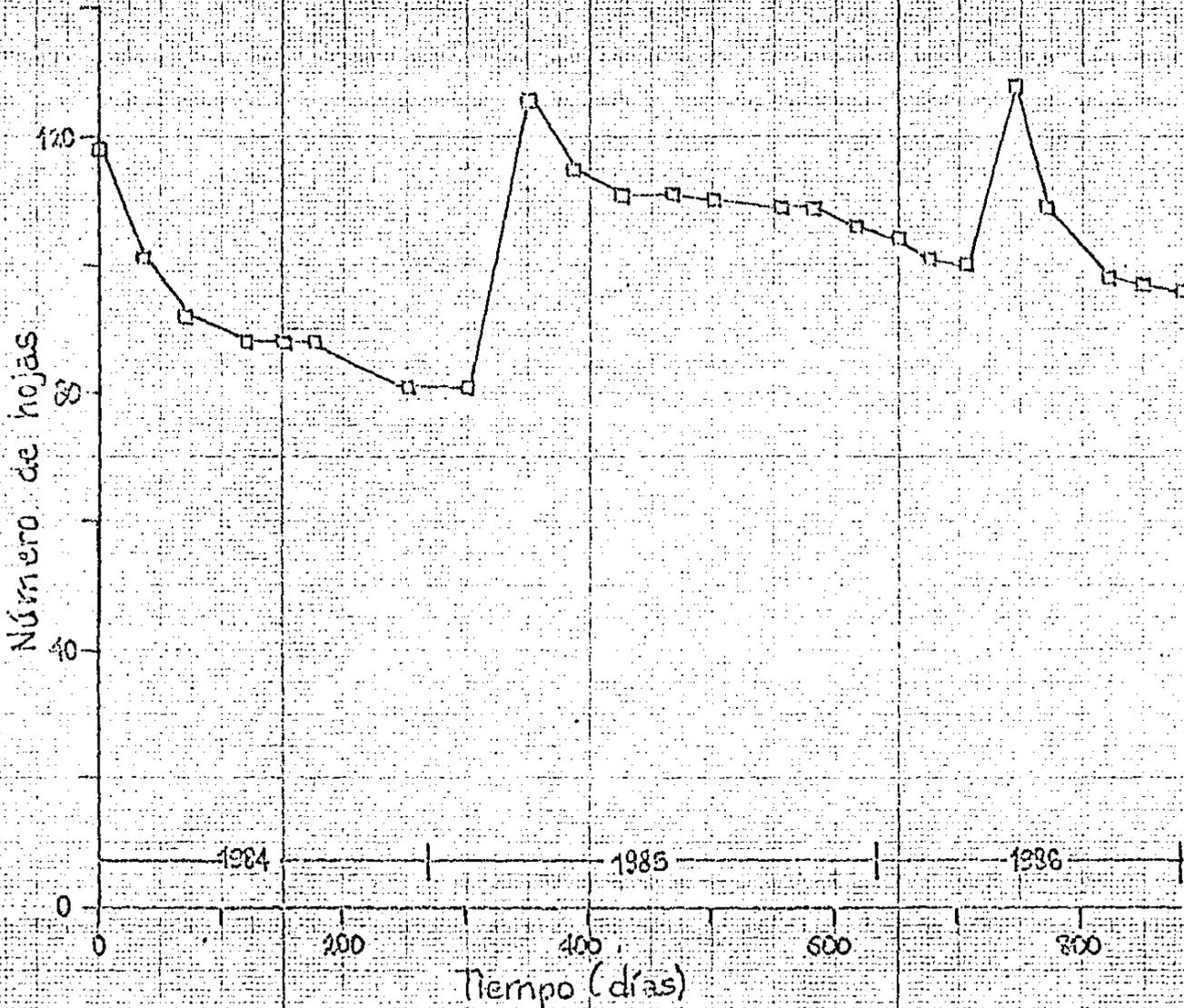


Fig. 12. Variación temporal del número de hojas en Sapranthus microcarpus S2 (selva madura). (□) = total en la rama.

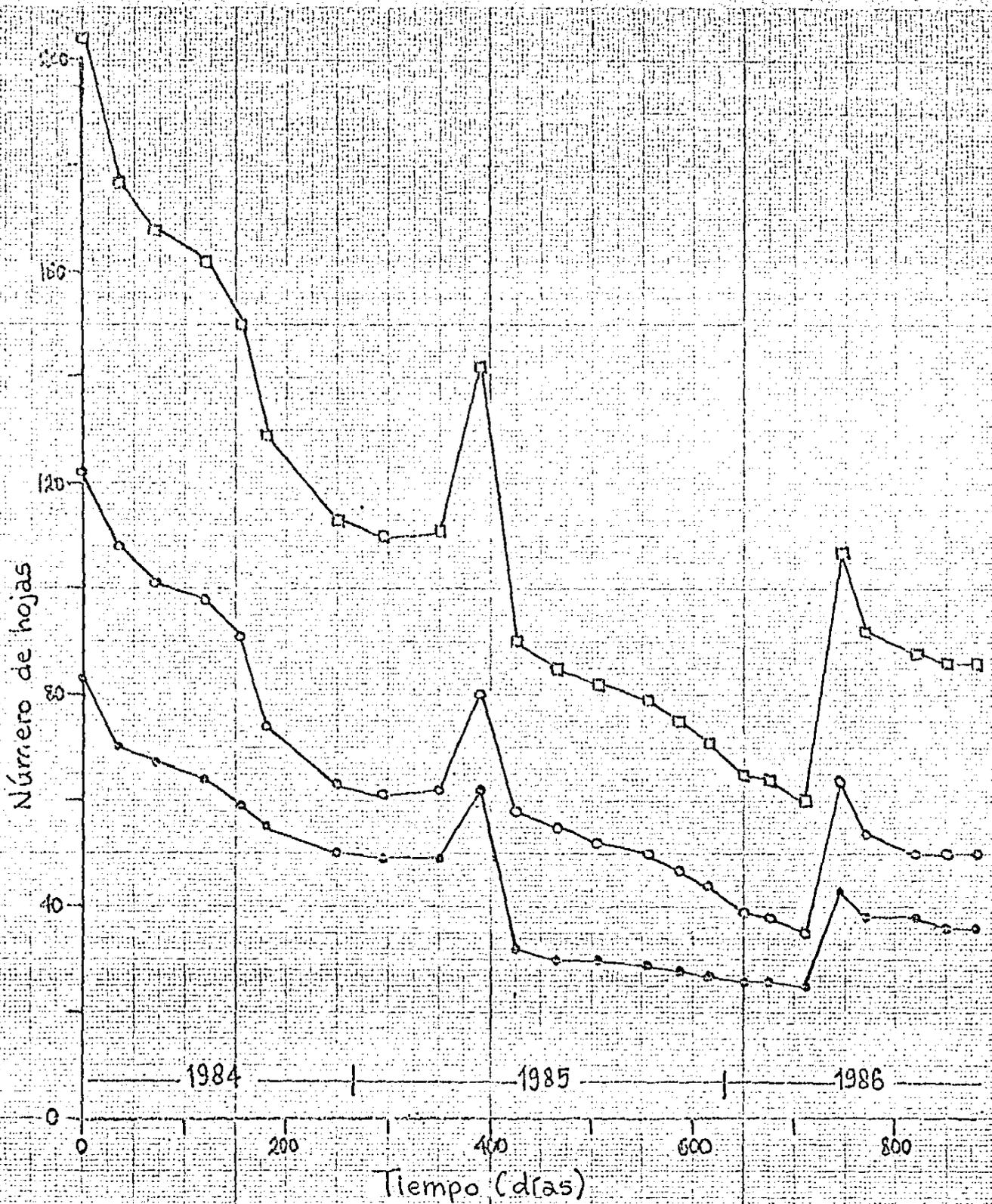


Fig. 13. Variación temporal del número de hojas en Saproanthus microcarpus S3 (borde de claro). (●) = rama 1, (○) = rama 2, (□) = total de ambas ramas.

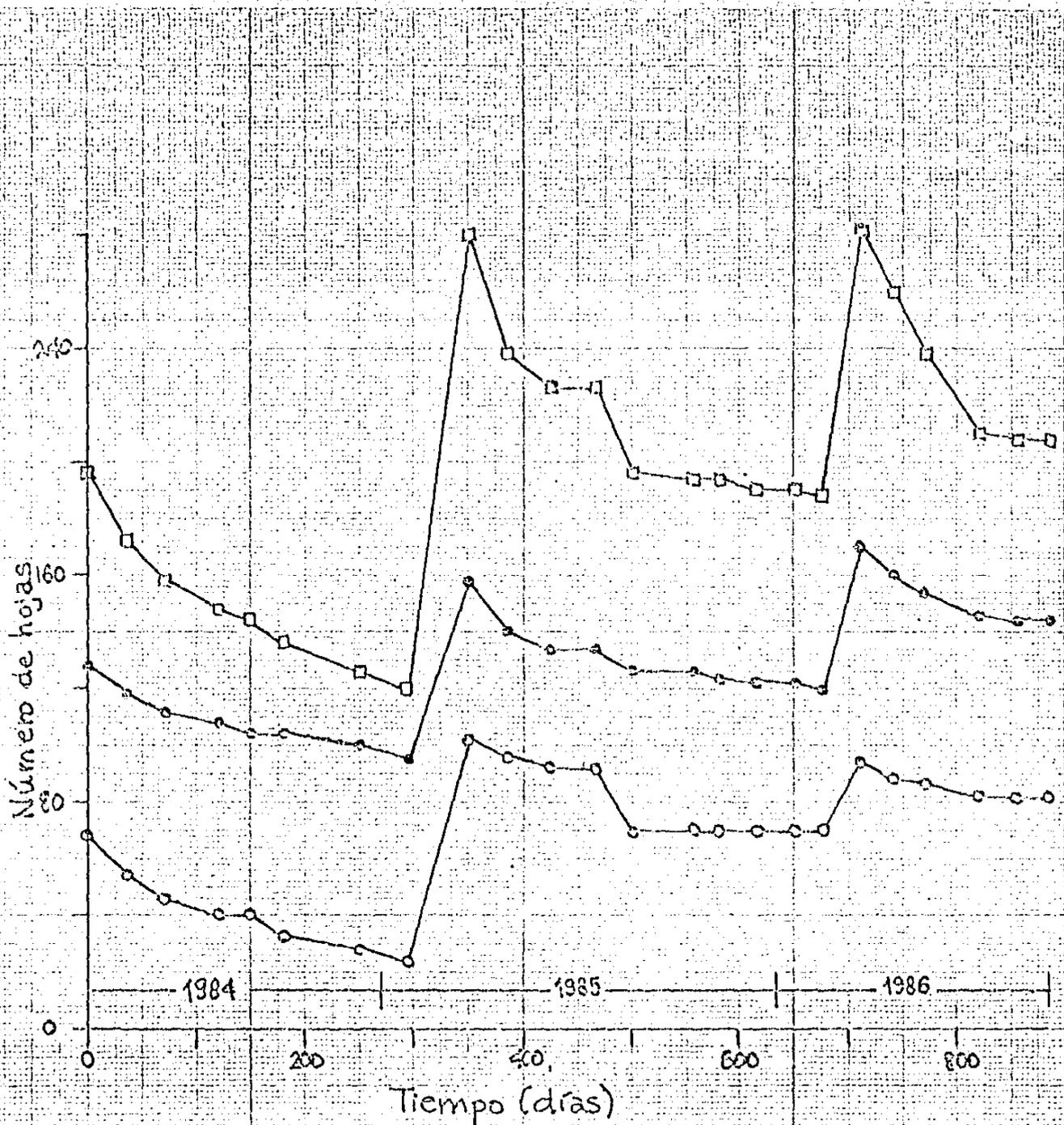


Fig. 14. Variación temporal del número de hojas en *Sapranthus microcarpus* S4 (borde de claro). (●) = rama 1, (□) = rama 2, (▲) = total de ambas ramas.

el periodo de producción de 1986, el número de hojas en la rama fue casi exactamente igual al que había un año antes.

#### 4. Estructura de edades a través del tiempo.

Las estructuras de edades a través del tiempo de las poblaciones de hojas de Sapranthus se muestran en las Figuras 15 a 18. Para S1, S2, S3 y S4 se muestra la estructura en cada rama por separado. En primer lugar se observa que en las ramas de los cuatro árboles existe un solapamiento de generaciones, aunque este puede ser a distintos niveles: de dos generaciones solamente (p. ej. a los 600 días en la rama 2 de S3), de tres (a los 700 días en S2), o inclusive de cuatro clases de edad (a los 800 días en las ramas 1 y 2 de S1). En S1 la estructura de edades a través del tiempo es prácticamente idéntica en las dos ramas, pero en S3 y S4 difieren un poco porque en la rama 1 de ambos árboles la cohorte anterior a 1984 persistió hasta el final del estudio, mientras que en las ramas 2 esto no fue así. En S1 (Figura 15) la cohorte anterior a 1984 constituye más del 50% del total de hojas en las dos ramas, durante la primera parte del periodo de estudio. Comparando la proporción porcentual de este grupo de hojas con la de las cohortes 1984 y 1985, se puede suponer que en dicho grupo están contenidas al menos dos clases de edad, es decir, que debe haber hojas producidas en 1983 y 1982. Al término del estudio todavía permanecían vivas algunas hojas de este grupo. Si todas ellas se hubieran producido en 1983, esto significa que al menos algunas hojas llegan a vivir tres años y medio.

El patrón temporal de las estructura de edades es semejante en S1 y S2. Sin embargo, en S2 la proporción de la cohorte anterior a 1984 es menor que el 50 % desde el principio y decrece posterior-

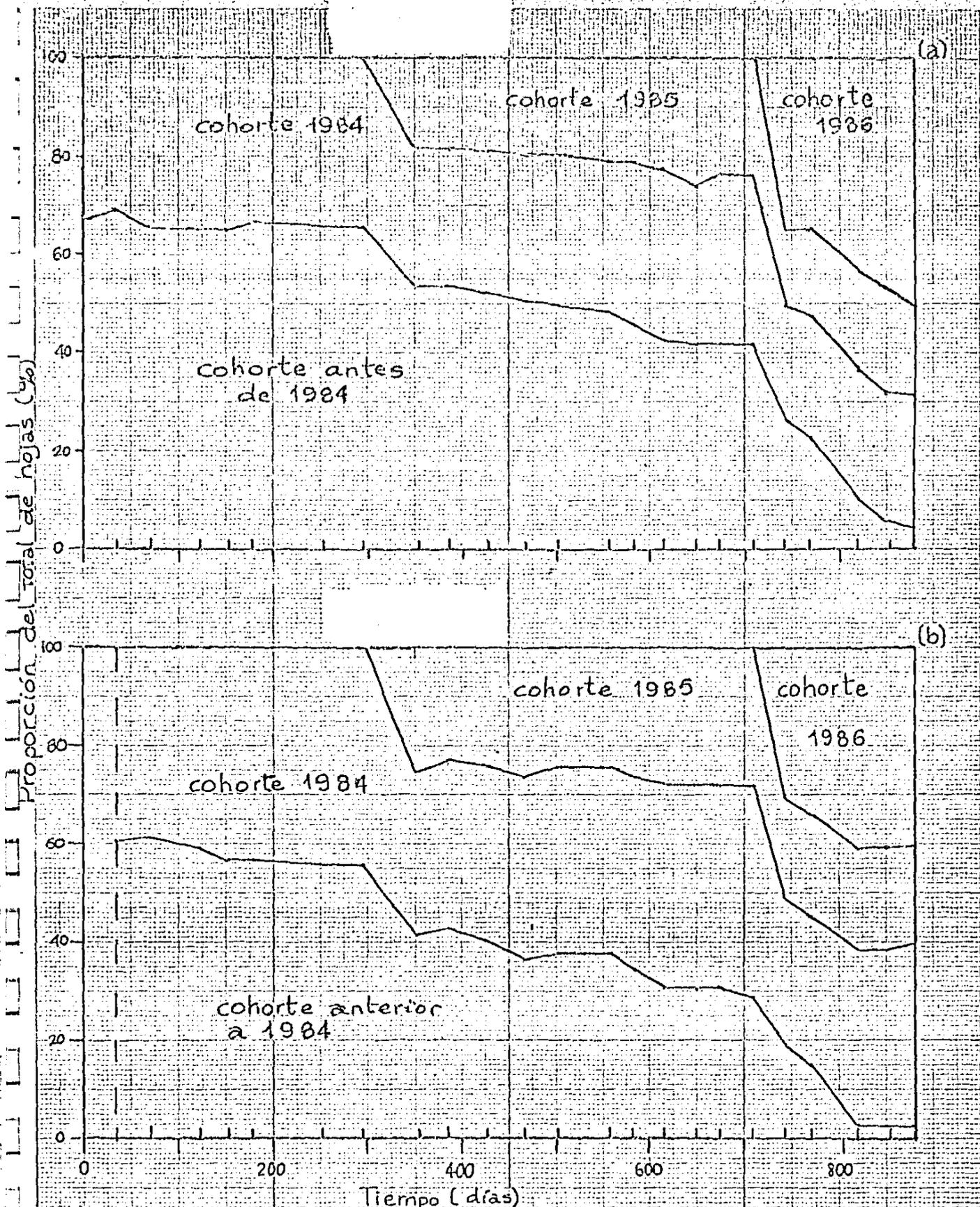


Fig.15. Estructura de edades a través del tiempo en *Sapranthus microcarpus* S1 (selva madura). (a) = rama 1, (b) = rama 2. La línea punteada en (b) indica que el registro en esta rama se inició un mes después que en la rama 1.

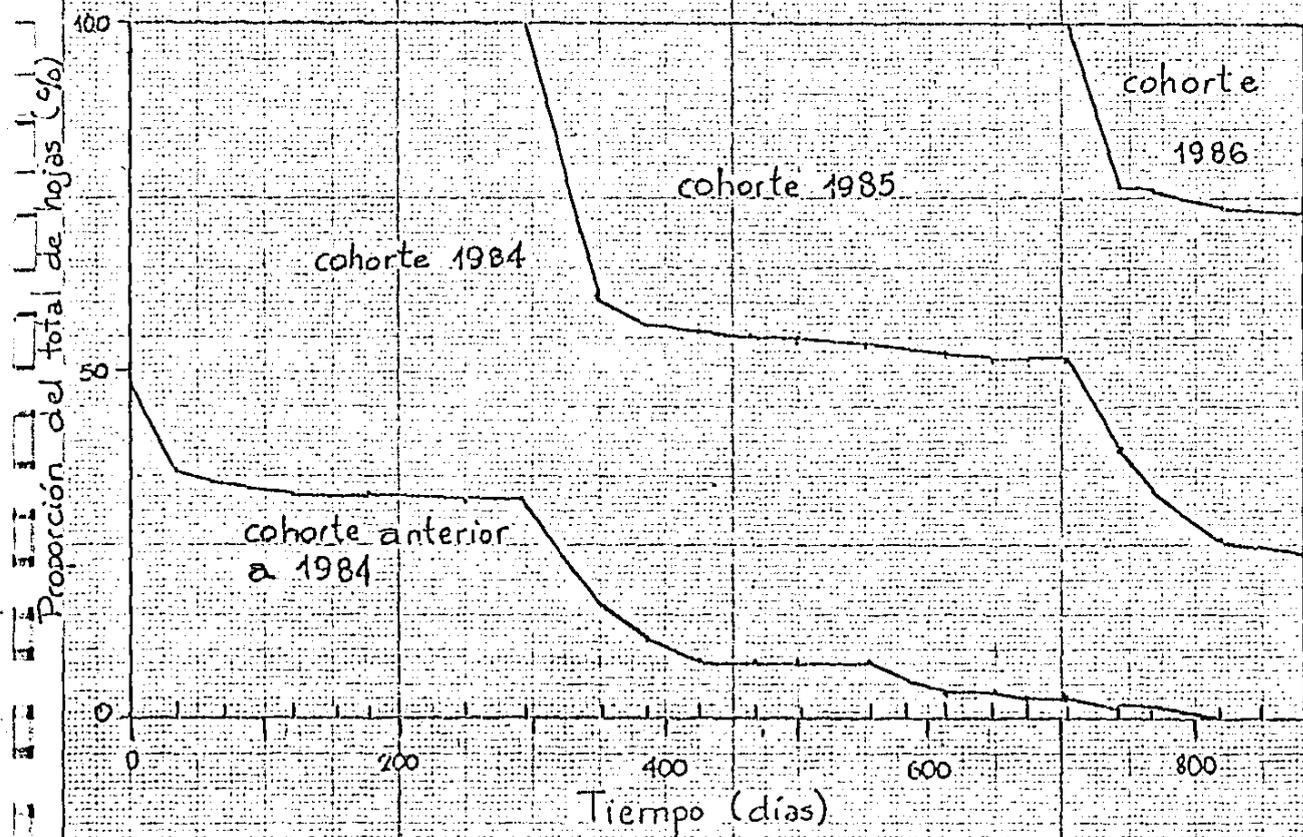


Fig.16. Estructura de edades a través del tiempo en *Sapranthus microcarpus* S2 (selva madura).

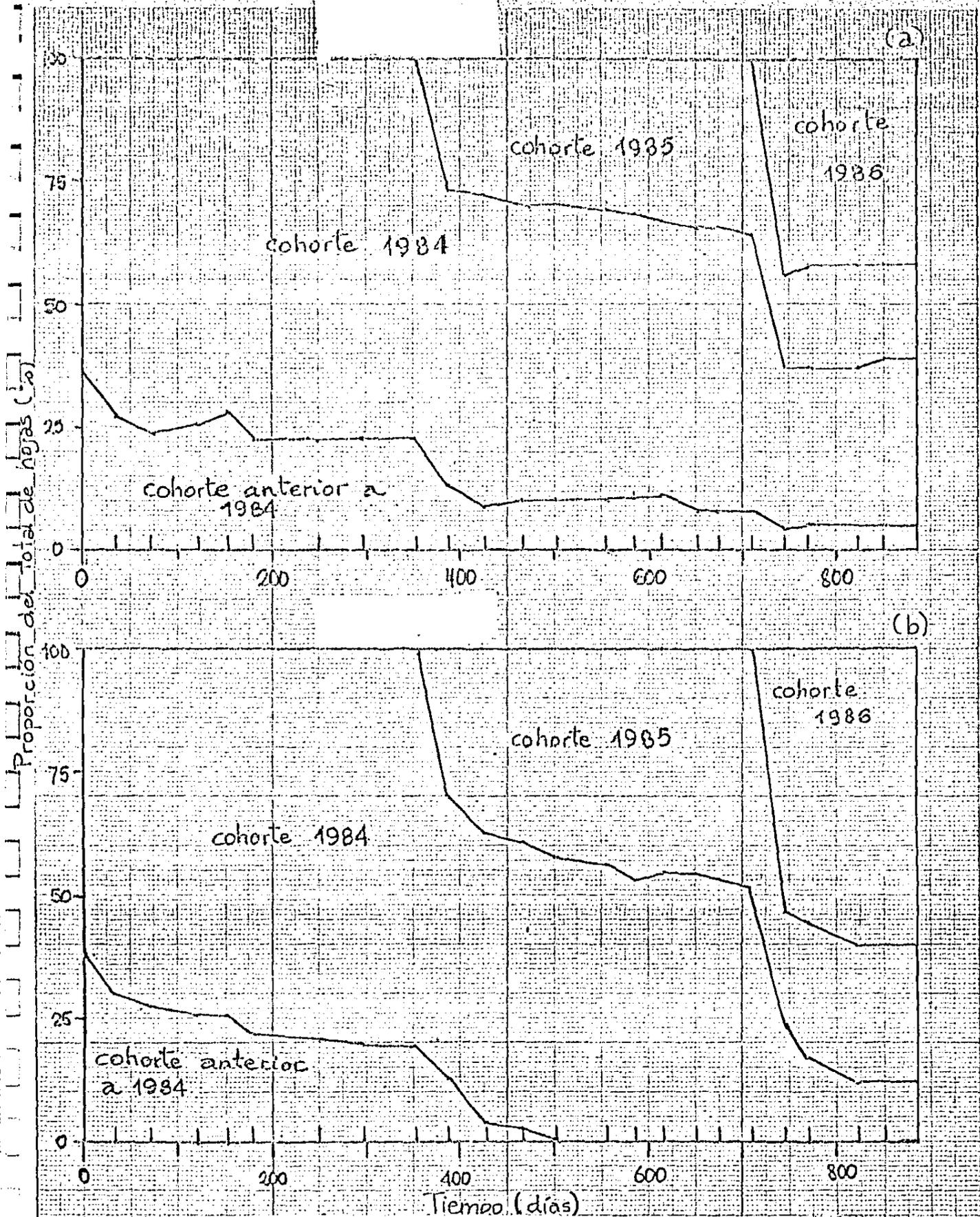


Fig.17. Estructura de edades a través del tiempo en *Sapranthus microcarpus* S3 (borde de claro). (a) = rama 1, (b) = rama 2.

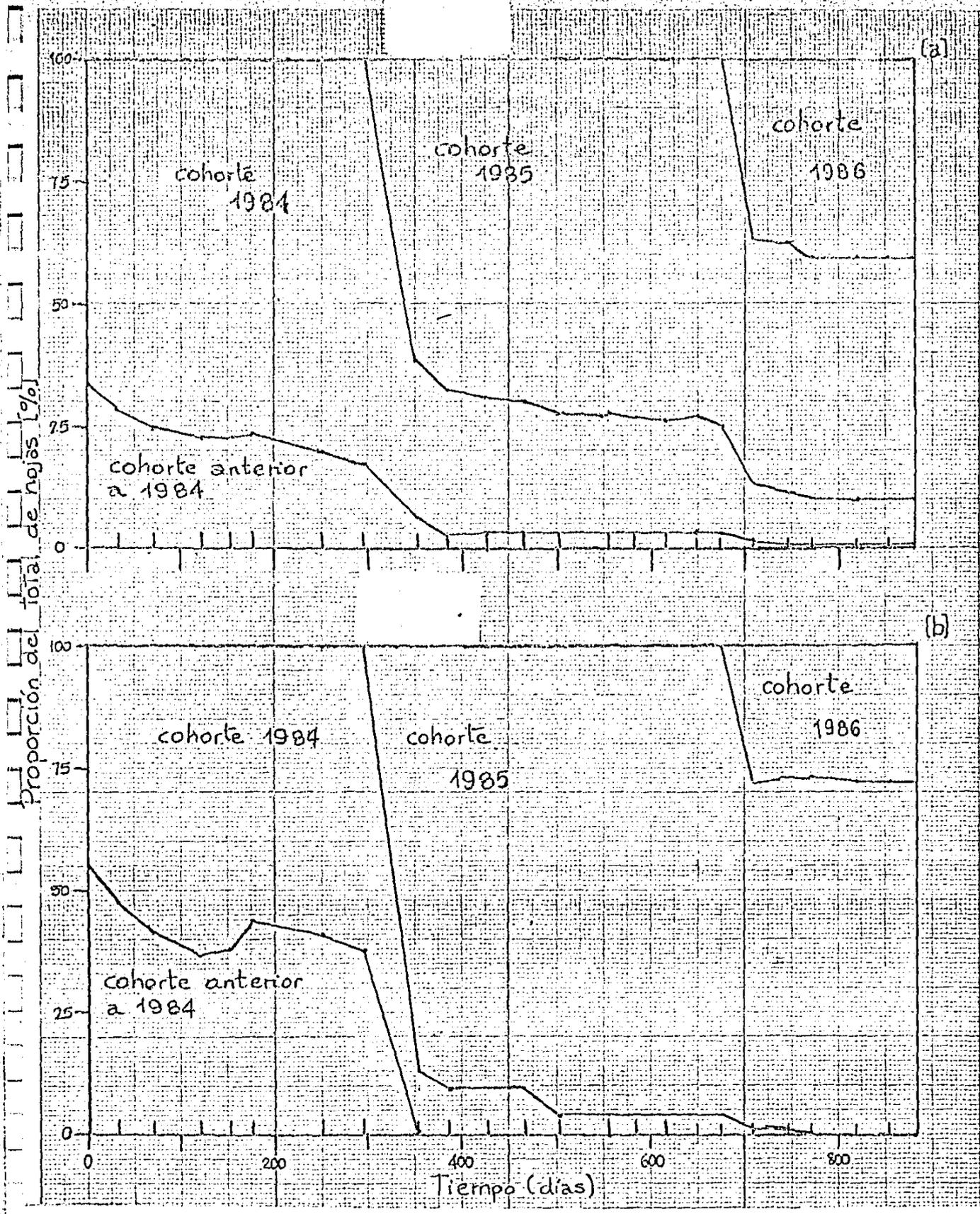


Fig.18. Estructura de edades a través del tiempo en *Sapranthus microcarpus* S4 (borde de claro). (a) = rama 1, (b) = rama 2.

mente. Es razonable pensar que en este grupo predominan, si es que no son las únicas, las hojas producidas en 1983.

En las dos ramas de S3 predominan las hojas de la cohorte de 1984 durante la mayor parte del año. No fue sino hasta la producción de hojas en 1986 cuando la cohorte 1984 se hizo menos importante en la rama 2.

Aunque la estructura de edades siempre es semejante en S3 y S4, en las ramas de este último individuo la cohorte de 1985 tiene una gran predominancia, en lugar de la cohorte 1984. Por otra parte, la pequeña proporción de hojas de antes de 1984 sugiere que se trata de una sola cohorte, la de 1983, que se produjo poco tiempo después de que se abriera el claro junto al cual crece el árbol. A pesar de la sobreposición de generaciones, durante la mayor parte del periodo de estudio predominó en estas ramas una sola clase de edad. Esta tendencia no se mantuvo en 1986, aparentemente porque disminuyó la mortalidad de hojas de 1985, de modo que la nueva cohorte de 1986 no llegó a desplazar a las anteriores.

##### 5. Tablas de vida y esperanza de vida.

Las tablas de vida solamente se hicieron para las cohortes de hojas que desaparecieron totalmente o que fueron seguidas por más tiempo. En el caso de Sapranthus se hicieron para la cohorte de 1984. El objeto de hacer las tablas de vida era encontrar los momentos críticos de mortalidad durante la vida de las hojas, describir las curvas de sobrevivencia y conocer la esperanza de vida de las hojas en las diferentes clases de edad. Es necesario aclarar cómo se hizo el cálculo del parámetro  $T_x$ , que indica el número de días-hojas por vivir en el futuro, dependiendo de la clase de edad  $x$ . En primer lugar, se obtuvieron los valores de  $L_x$  calculados como se hace

Tabla 6. Tabla de vida de las hojas de la cohorte 1984 de *Prunthus microcarpus* SI (selva madura).

x	periodo	días	$n_x$	$l_x$	$dx$	$q_x$	$L_x$	$L_x'$
1	1984 06/04-09/05	34	59	1.000	7	0.119	55.5	1897
2	10/05-15/06	37	52	.881	1	0.019	51.5	1905.5
3	16/06-05/08	51	51	.864	2	0.039	50	2550
4	06/08-05/09	30	49	.831	1	0.020	49.5	1485
5	06/09-01/10	26	48	.814	2	0.042	49	1274
6	02/10-12/12	73	46	.780	0	0.000	46	3358
7	1984-1985 13/12-25/01	44	46	.780	0	0.000	46	2024
8	26/01-23/03	57	46	.780	0	0.000	46	2622
9	24/03-27/04	35	46	.780	0	0.000	46	1612
10	28/04-07/06	41	46	.780	2	0.043	45	1845
11	08/06-16/07	39	44	.746	1	0.023	43.5	1696.5
12	17/07-19/08	34	43	.729	0	0.000	43	1462
13	20/08-14/10	56	43	.729	0	0.000	43	2408
14	15/10-08/11	25	43	.729	0	0.000	43	1075
15	09/11-10/12	32	43	.729	0	0.000	43	1376
16	1985-1986 11/12-15/01	36	43	.729	0	0.000	43	1548
17	16/01-10/02	26	43	.729	1	0.023	42.5	1105
18	11/02-13/03	31	42	.712	1	0.024	41.5	1286.5
19	14/03-18/04	36	41	.695	0	0.000	41	1476
20	19/04-14/05	26	41	.695	2	0.049	40	1040
21	15/05-06/07	53	39	.661	5	0.128	36.5	1934.5
22	07/07-05/08	30	34	.576	1	0.029	33.5	1005
23	06/08-03/09	29	33	.559	1	0.030	32.5	942.5
24	04/09		32	.542	?	?	?	?

Tabla 7 . Tabla de vida de las hojas de la cohorte 1984 en San-  
pranthus microcarpus S2 (selva madura).

x	periodo	días	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$o_x$	$L_x$	$L_x'$
	1984							
1	07/04-09/05	33	60	1.000	2	0.033	59	1947
2	10/05-15/06	37	58	.967	1	0.017	57.5	2127.5
3	16/06-05/08	51	57	.950	1	0.018	56.5	2881.5
4	06/08-05/09	31	56	.933	0	0.000	56	1736
5	06/09-30/09	25	56	.933	0	0.000	56	1400
6	01/10-12/12	73	56	.933	1	0.018	55.5	4051.5
	1984-1985							
7	13/12-25/01	44	55	.912	0	0.000	55	2420
8	26/01-23/03	57	55	.912	0	0.000	55	3135
9	24/03-27/04	35	55	.912	2	0.036	54	1880
10	28/04-06/06	40	53	.883	0	0.000	53	2120
11	07/06-16/07	40	53	.883	0	0.000	53	2120
12	17/07-20/08	35	53	.883	1	0.019	52.5	1837.5
13	21/08-13/10	54	52	.867	1	0.019	51.5	2781
14	14/10-08/11	26	51	.850	0	0.000	51	1326
15	09/11-10/12	32	51	.850	0	0.000	51	1632
	1985-1986							
16	11/12-15/01	36	51	.850	0	0.000	51	1836
17	16/01-10/02	26	51	.850	2	0.039	50	1300
18	11/02-13/03	31	49	.812	0	0.000	49	1512
19	14/03-18/04	36	49	.812	1	0.020	48.5	1746
20	19/04-14/05	26	48	.800	14	0.292	41	1866
21	15/05-06/07	53	34	.567	9	0.265	29.5	1552.5
22	07/07-03/08	28	25	.412	1	0.040	24.5	686
23	04/08-03/09	31	24	.400	1	0.042	23.5	722.5
24	04/09		23	.383	?	?	?	?

Tabla 8 . Tabla de vida de las hojas de la cohorte 1984 en Ca-  
pranthus microcarpus S3 (borde de claro).

x	periodo	días	lx	lx	dx	qx	Lx	Lx'
	1984							
1	07/04-09/05	34	130	1.000	5	0.038	127.5	4335
2	10/05-15/06	37	125	.962	1	0.008	124.5	4606.5
3	16/06-05/08	51	124	.954	4	0.032	122	6222
4	06/08-05/09	31	120	.923	10	0.083	115	3565
5	06/09-01/10	26	110	.846	9	0.082	105.5	2743
6	02/10-12/12	72	101	.777	12	0.119	95	6840
	1984-1985							
7	13/12-27/01	46	89	.685	2	0.022	88	4048
8	28/01-23/03	55	87	.669	0	0.000	87	4785
9	24/03-28/04	36	87	.669	4	0.046	85	3060
10	29/04-06/06	39	83	.638	29	0.349	68.5	2671.5
11	07/06-16/07	40	54	.415	4	0.074	52	2080
12	17/07-21/08	36	50	.385	2	0.040	49	1764
13	22/08-12/10	52	48	.369	3	0.063	46.5	2418
14	13/10-10/11	29	45	.346	4	0.089	43	1247
15	11/11-12/12	32	41	.315	2	0.049	40	1280
	1985-1986							
16	13/12-16/01	35	39	.300	3	0.077	37.5	1312.5
17	17/01-10/02	25	36	.277	1	0.028	35.5	887.5
18	11/02-14/03	32	35	.269	3	0.086	33.5	1072
19	15/03-20/04	37	32	.246	3	0.094	31.5	1165.5
20	21/04-15/05	25	29	.223	8	0.276	25	625
21	16/05-06/07	52	21	.162	3	0.143	19.5	1014
22	07/07-03/08	28	18	.138	0	0.000	18	396
23	04/08-04/09	32	18	.138	0	0.000	18	576
24	05/09		18	.138	?	?	?	?

Tabla 9. Tabla de vida de las hojas de la cohorte 1984 en Sa-  
pranthus microcarpus S4 (Borde de claro).

x	periodo	días	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$L_x'$
	1984							
1	07/04-09/05	33	116	1.000	2	0.017	115	3795
2	10/05-15/06	37	114	.983	2	0.018	113	4181
3	16/06-05/08	51	112	.966	3	0.027	111.5	5666.5
4	06/08-05/09	31	109	.940	3	0.028	107.5	2232.5
5	06/09-01/10	26	106	.914	7	0.066	102.5	2665
6	02/10-12/12	72	99	.853	3	0.030	87.5	7029
	1984-1985							
7	13/12-26/01	45	96	.828	1	0.010	95.5	4297.5
8	27/01-24/03	57	95	.819	1	0.011	79.5	4531.5
9	25/03-27/04	34	64	.552	12	0.188	58	1972
10	28/04-06/06	40	52	.448	6	0.115	49	1960
11	07/06-16/07	40	46	.397	0	0.000	46	1840
12	17/07-21/08	36	46	.397	11	0.239	40.5	1458
13	22/08-12/10	52	35	.302	1	0.029	34.5	1794
14	13/10-10/11	29	34	.293	1	0.029	33.5	971.5
15	11/11-12/12	32	33	.284	1	0.030	32.5	1040
	1985-1986							
16	13/12-16/01	35	32	.276	0	0.000	32	1120
17	17/01-10/02	25	32	.276	2	0.063	31	775
18	11/02-15/03	33	30	.259	8	0.267	26	858
19	16/03-18/04	34	22	.190	2	0.091	20	620
20	19/04-15/05	27	18	.155	3	0.167	16.5	445.5
21	16/05-07/07	53	15	.129	1	0.067	14.5	768.5
22	08/07-05/08	31	14	.121	0	0.000	14	434
23	06/08-04/09	30	14	.121	0	0.000	14	420
24	05/09		14	.121	?	?	?	?

usualmente:

$$Lx = \frac{nx + nx+1}{2}$$

A continuación, estos valores fueron corregidos multiplicándolos por el número de días transcurridos entre las fechas de observación:

$$Lx' = Lx (\text{días})$$

Esta corrección fue necesaria porque los periodos entre observaciones no eran iguales (v. Tabla 4), y se hizo para el cálculo de las tablas de vida de las hojas de todas las especies.

Para el caso de Sapranthus no fue posible calcular los valores de  $T_x$  y  $e_x$  (la esperanza de vida específica de la edad) para ninguno de los cuatro individuos, debido a que ninguna cohorte llegó a desaparecer por completo. En S1 y S2, los individuos de selva madura, sobrevivieron el 54 y 38 % de las hojas. En S3 y S4 (borde de claro), estos valores fueron de 14 y 12% respectivamente (Tablas 6 a 9).

Las tablas de vida permitieron detectar las variaciones temporales de la mortalidad. En S1 y S2 prácticamente no hubo mortalidad de hojas durante la época de nortes, y ésta se incrementó ligeramente en la época de sequía (es decir, el periodo de producción de nuevas hojas), y en el inicio de las lluvias. En S3 y S4 la mortalidad se presentó de manera más continua a lo largo del año (Tablas 8 y 9).

#### 6. Curvas de sobrevivencia.

Las curvas de sobrevivencia de todas las cohortes de hojas en las ramas marcadas de Sapranthus se muestran en las Figuras 19 a 22. En ellas aparecen por separado las curvas de cada rama en S1, S3 y S4. Se puede observar que en estos casos las curvas de las cohortes de cada rama coinciden bastante bien. En las gráficas se incluyeron

también las curvas de disminución poblacional correspondiente a las hojas que ya estaban presentes al iniciarse el estudio; estas no deben confundirse con curvas de sobrevivencia porque, como ya se dijo antes, pueden mezclar información de más de una cohorte. En S1 y S2 la mortalidad en las hojas de baja edad es casi despreciable. No es sino hasta después de los 600 días de vida cuando la mortalidad aumenta, como se aprecia en la rama 1 de S1 y de S2. A juzgar por la forma de la curva de las hojas de edad desconocida, es posible que las curvas de sobrevivencia sean del tipo I de Deevey (1947), donde la mortalidad se concentra en las hojas más viejas. En S3 y S4 la sobrevivencia es muy alta en los primeros tres o cuatro meses (pero ver cohorte 1985, rama 1, S3), y después decrece de manera notable, como si la curva cambiara de ser de tipo I a ser de tipo II, con una pendiente más o menos constante. Como las hojas mueren continuamente a través del tiempo, no ocurre una mortalidad masiva al alcanzar las hojas cierta edad. Solamente un estudio más largo permitiría conocer completamente las curvas de sobrevivencia de cohortes de hojas en esta especie, independientemente de la condición ambiental; solamente en la rama 2 de S4 cayeron todas las hojas marcadas en abril de 1984.

#### 7. Longevidad foliar promedio.

En Sapranthus fue imposible en casi todos los casos calcular la longevidad foliar promedio. El único valor obtenido fue de 310.9 días (D.E. = 189.1), correspondiente a la rama 2 de S4. Como alternativa se decidió calcular el valor de  $t_{50}$  (tiempo que tarda  $N_0$  en llegar al 50 %). En S2 el valor de  $t_{50}$  es de aproximadamente 795 días, es decir, más de dos años. En S3 y S4, los valores de  $t_{50}$  son sensiblemente más bajos: 450 y 370 días respectivamente (1.2 y 1

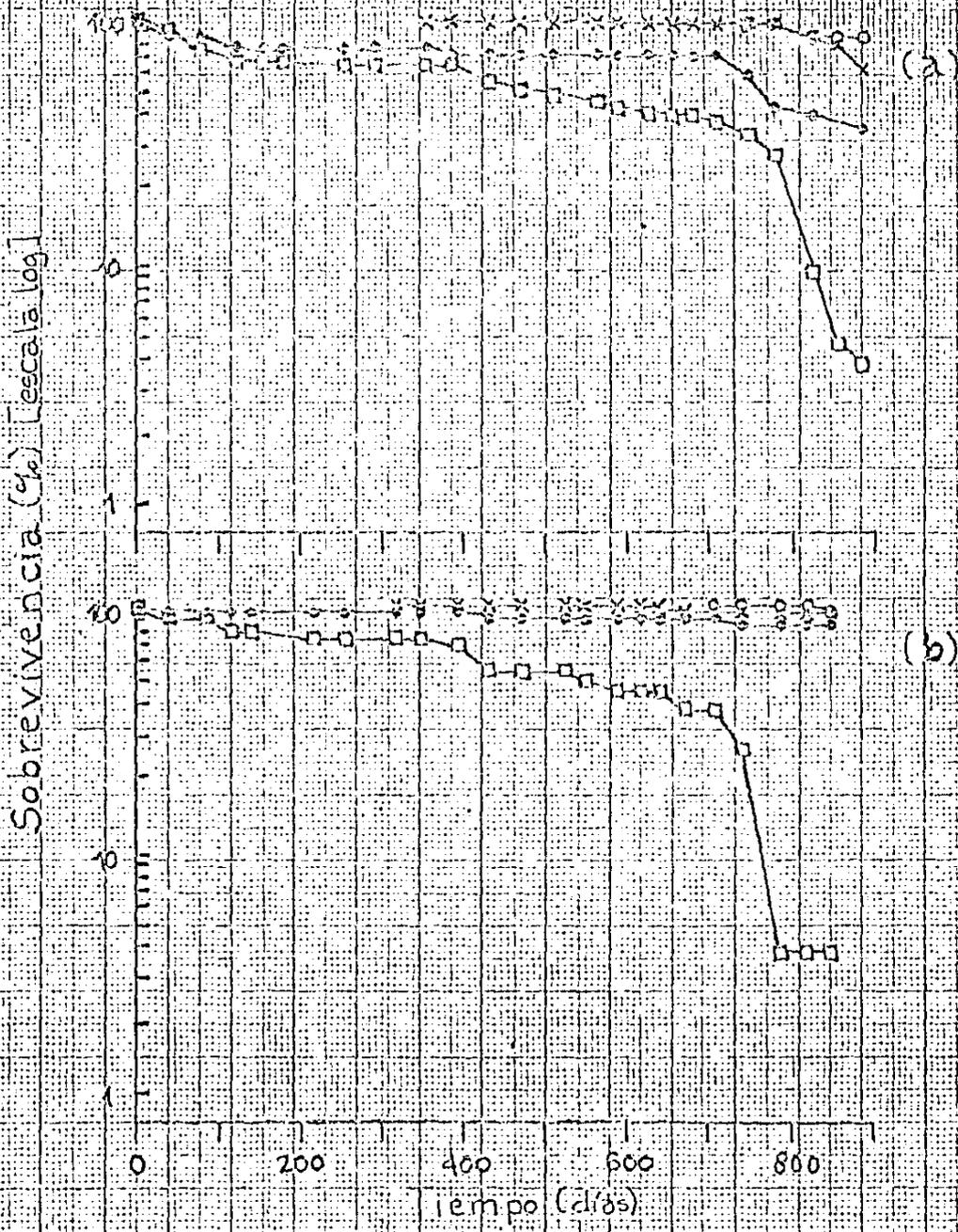


Fig. 19. Curvas de sobrevivencia de cohortes anuales de hojas de *Sapranthus microcarys* SI. (selva madura). (a) = rama 1, (b) = rama 2. La curva correspondiente a las hojas de antes de 1984 es una curva de disminución poblacional. Símbología: □: hojas de antes de 1984; ●: cohorte 1984; X: cohorte 1985; ○: cohorte 1986.

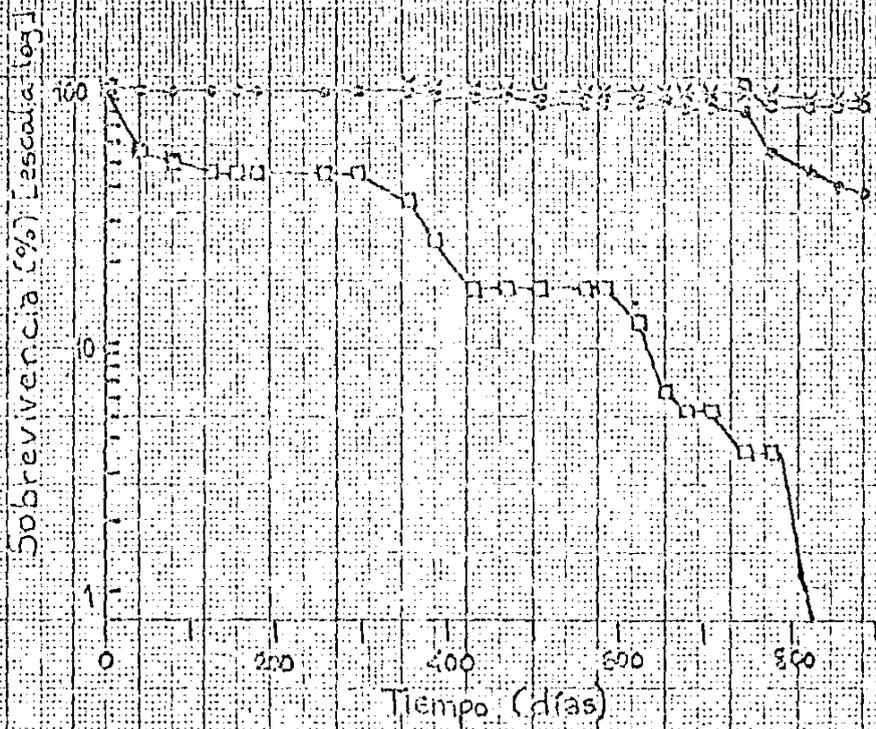


Fig. 20. Curvas de sobrevivencia de cohortas anuales de hojas de *Sapranthus microcarus* S2 (selva madura). La curva correspondiente a las hojas de antes de 1984 es una curva de distinción poblacional. Simbología: □; hojas de antes de 1984; ○ = cohorte 1984; × = cohorte 1985; o = cohorte 1986.

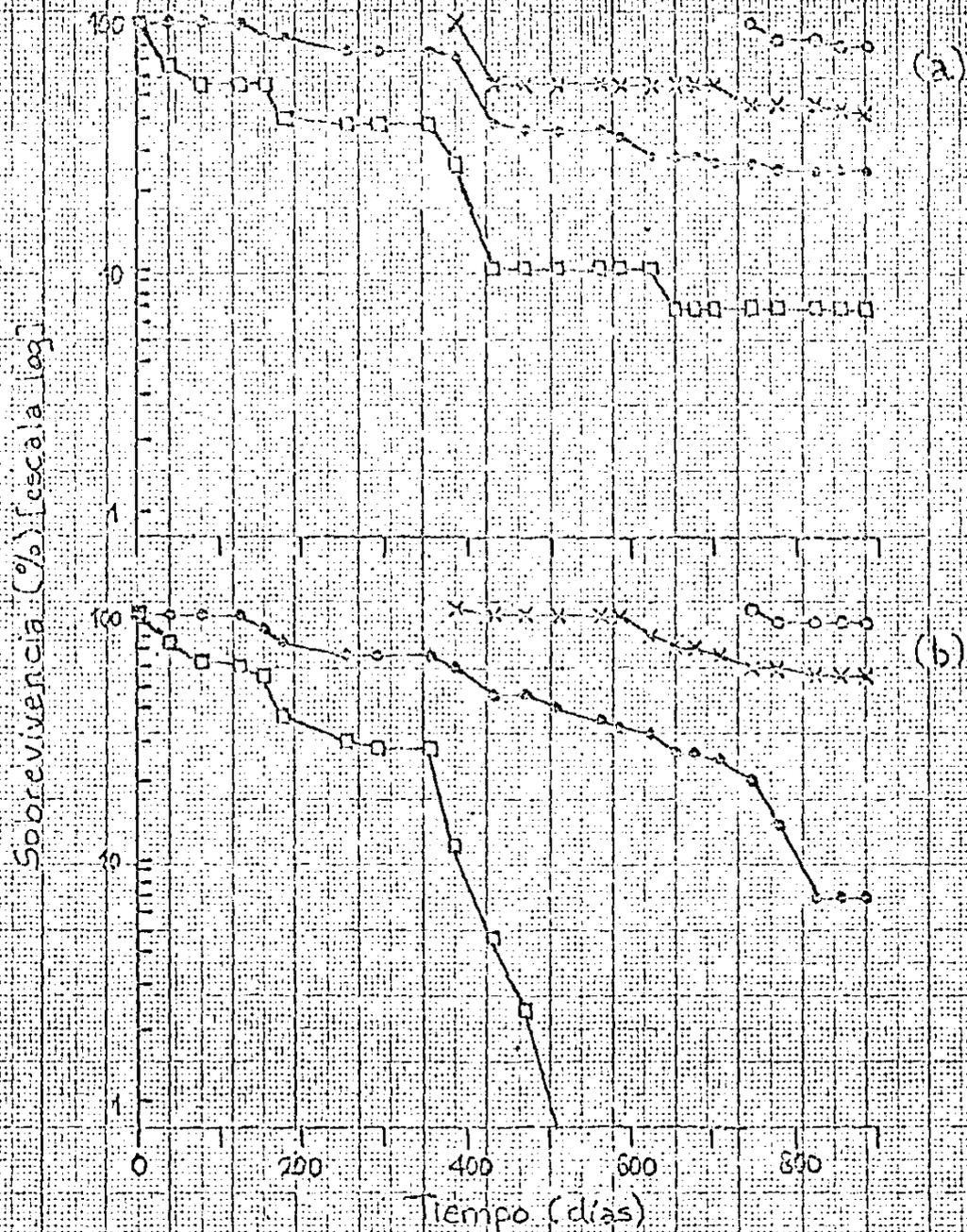


Fig. 21. Curvas de sobrevivencia de cohortes anuales de hojas de *Sarranhus microcarpus* S3 (borde de claro). (a) = rana 1, (b) = rana 2. La curva correspondiente a las hojas de antes de 1984 es una curva de disminución poblacional. Símbolos: □ = hojas de antes de 1984; ○ = cohorte 1984; X = cohorte 1985; O = cohorte 1986.

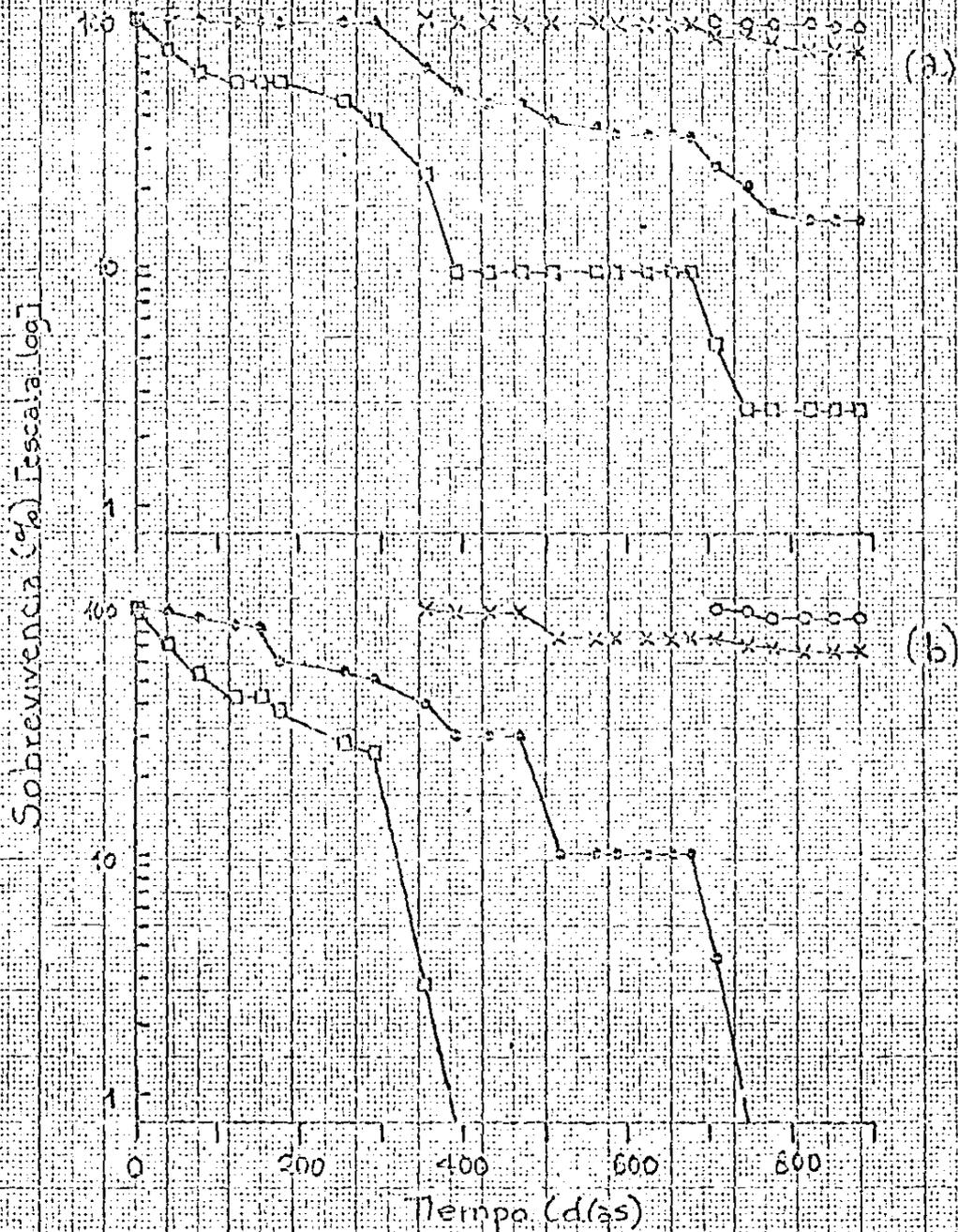


Fig. 22. Curvas de sobrevivencia de cohortes anuales de hojas de *Saracanthus microcarpus* S4 (borde de claro). (a) = rama 1, (b) = rama 2. La curva correspondiente a las hojas de antes de 1984 es una curva de disminución poblacional. Símbología:  $\square$  = hojas de antes de 1984;  $\circ$  = cohorte 1984;  $\times$  = cohorte 1985;  $\circ$  = cohorte 1986.

año). El valor de  $t_{50}$  tampoco se pudo calcular para las hojas de S1, ya que después de 880 días de observaciones todavía vivía más del 50% de las hojas.

## B. Pseudolmedia oxyphyllaria

### 1. Resumen de la dinámica foliar.

La dinámica foliar en las ramas marcadas de Pseudolmedia se ha resumido en la Tabla 10. En la mayoría de los casos, tomando en cuenta los dos ciclos anuales considerados, la tasa de incremento presentó valores inferiores a 1. La excepción es la rama baja de P1 en el ciclo 1984-85. Esto significa que el número de hojas decrece año con año, pero el decremento no es muy grande porque la mayoría de los valores de la tasa de incremento fluctúa entre 0.82 y 0.96. La muerte de la rama alta a principios de 1985 causó una tasa de incremento con valor de cero. El único otro valor muy bajo fue el de la rama baja de P2 en el segundo año. En esta rama ya no se estaban produciendo suficientes hojas como para sustituir, aunque fuera parcialmente, las hojas que estaban muriendo. Se podía esperar la desaparición total de la población de hojas en esta rama en poco tiempo después. Además de estas particularidades, se observa que la dinámica foliar global en P3 difiere grandemente de los otros individuos. La sobrevivencia de año a año es de cero o casi de cero, lo que indica que las hojas de esta rama prácticamente se reemplazan cada ciclo anual.

### 2. Número de hojas por brote.

Las frecuencias relativas del número de hojas por brote en

Tabla 10 . Resumen de la dinámica poblacional de las hojas de Pseudolmedia oxyphyllaria (P1, rama alta y baja; P2, rama alta y baja, P3) en dos años consecutivos.

	PI-A	PI-B	F2-A	F2-B	P3
No. de hojas en abril de 1984 ( $t_0$ )	130	106	136	77	209
No. de hojas en marzo de 1985 ( $t_1$ )	125 <sup>a</sup>	108 <sup>a</sup>	127	63	189
Cambio neto foliar	-5	+2	-9	-14	-20
Tasa de incremento	.96	1.02	.93	.82	.90
No. de hojas nacidas	43	37	71	20	163
No. de hojas caídas	48	35	80	34	209
No. de hojas sobrevivientes de $t_0$ a $t_1$	82	71	56	43	0
% de natalidad	33.1	34.9	52.2	26	90.4
% de mortalidad	36.9	33	58.8	44.2	100
% de sobrevivencia	63.1	67	41.2	55.8	0

	PI-A	P2-E	F2-A	P2-B	P3
No. de hojas en marzo de 1985 ( $t_1$ )	125	108	127	63	189
No. de hojas en abril de 1986 ( $t_2$ )	0	100	106	17 <sup>b</sup>	176
Cambio neto foliar	-125	-8	-21	-46	-13
Tasa de incremento	0	.93	.83	.27	.93
No. de hojas nacidas	0	39	41	1	163
No. de hojas caídas	125	47	62	47	176
No. de hojas sobrevivientes de $t_1$ a $t_2$	0	61	65	16	13
% de natalidad	0	36.1	32.3	1.6	86.2
% de mortalidad	100	43.5	48.8	74.6	83.1
% de sobrevivencia	0	56.5	51.2	25.4	6.9

<sup>a</sup> en esta rama la producción de hojas de 1985 se retrasó hasta abril

<sup>b</sup> en esta rama la única hoja de 1986 se produjo en marzo

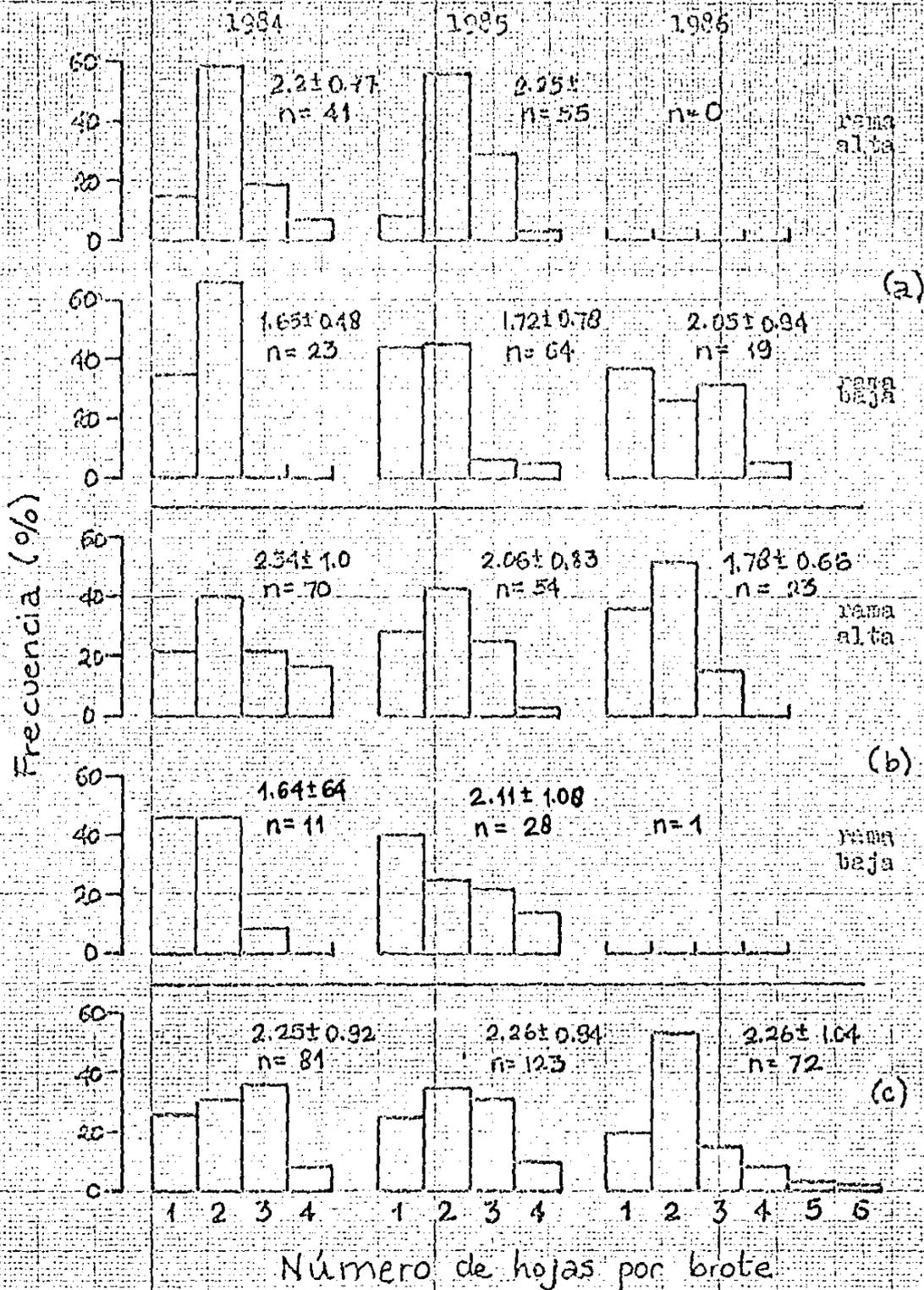


Fig. 23. Frecuencias relativas del número de hojas por brote en las ramas estudiadas de *Pseudoradia oxyphyllaria*. (a) = P1, (b) = P2, (c) = P3. En todas las ramas se incluyen los datos de los brotes marcados en 1985 fuera de las ramas estudiadas. Junto a los histogramas están los promedios y las desviaciones estándar.

Pseudolomeia se muestra en la Figura 23. La muerte de la rama alta de P1 en 1986 impidió conocer la distribución de frecuencias en ese año. En la rama baja de P2 sólo se produjo una hoja en 1986 de modo que tampoco se calculó la distribución. Para el cálculo de las frecuencias de 1985 se usaron los datos de los brotes adicionales situados fuera de las ramas marcadas. En la rama alta de P1 las frecuencias de cada clase son prácticamente iguales en 1984 y 1985. En cambio, en la rama baja del mismo árbol se observa una tendencia hacia el aumento del número de hojas por brote, llegando inclusive a producirse cuatro hojas en algunos casos. En la rama alta de P2 sucede algo semejante a la rama alta de P1: siempre predomina la categoría de dos hojas por brote y la distribución no cambia mucho a través del tiempo, excepto por el hecho de que no hubo brotes con cuatro hojas en 1986. Para la rama baja de P2 se tienen pocos datos para 1984 y sólo uno para 1986, por lo que la descripción del comportamiento de esta rama no tiene mucho sentido.

En P3 se encontró que la proporción más alta en 1984 correspondió a la clase con tres hojas. Aunque la distribución fue casi igual en 1985, ya se percibió un aumento de la proporción de brotes con dos hojas. En 1986 ya era muy clara la dominancia de esta clase, sin embargo, fue notable la producción de algunos brotes con cinco e incluso con seis hojas. Si se ignoran por un momento estos casos, la distribución de frecuencias es casi igual a la de la rama alta de P1 en 1984 y 1985. Sin embargo, a pesar del cambio en las frecuencias relativas, es curioso que el promedio de hojas por brote se mantiene extremadamente constante durante los tres años.

### 3. Variación temporal del número de hojas.

El cambio del número total de hojas a través del tiempo en las

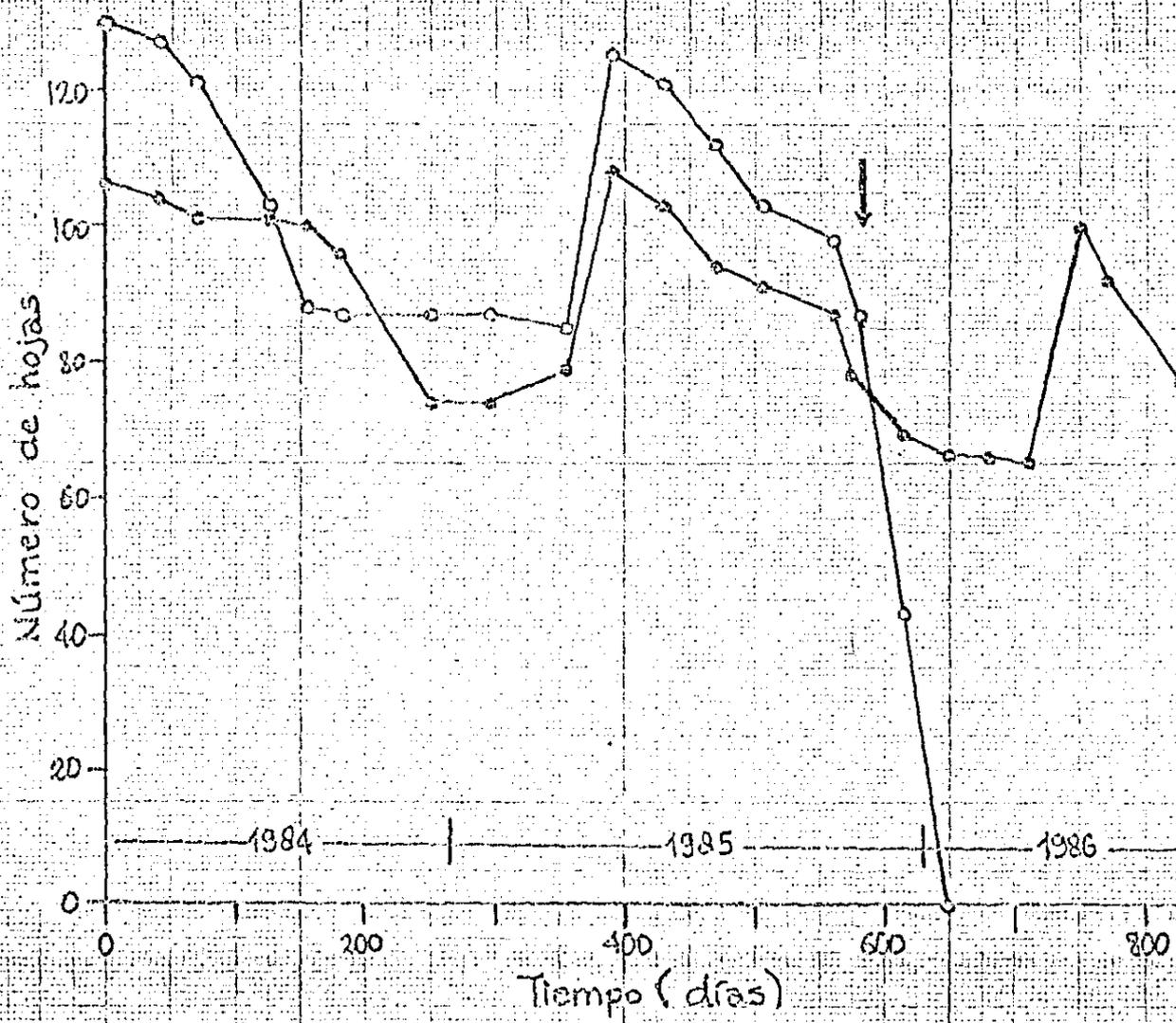


Fig. 24. Variación temporal del número de hojas en *Pseudolmedia oxyphyllaria* PI (selva madura). (o) = rama alta, (●) = rama baja. La flecha indica el momento en que el daño hecho en la rama alta por las hormigas empezó a hacerse aparente.

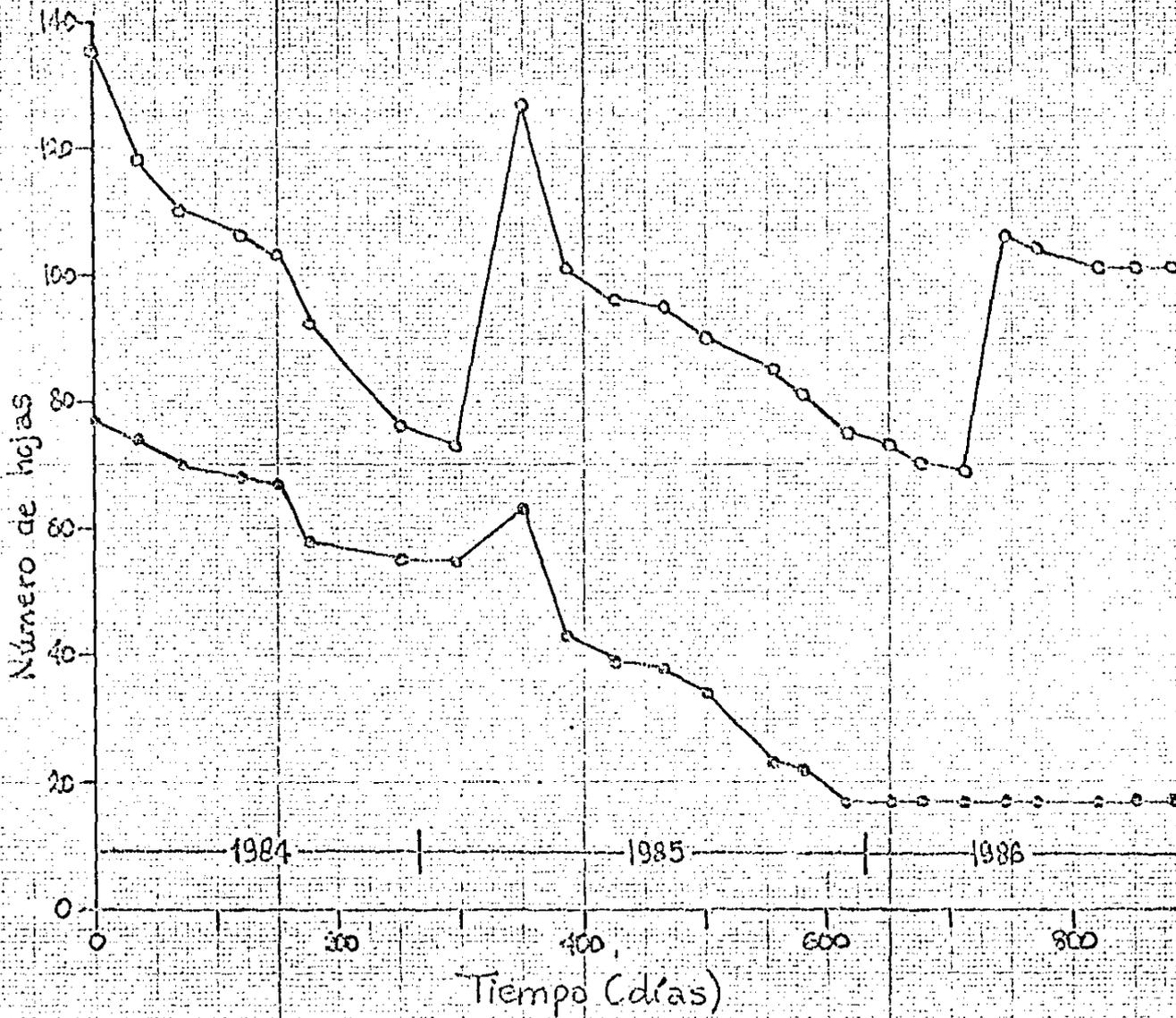


Fig. 25. Variación temporal del número de hojas en *Pseudolmedia oxyphyllaria* (selva madura). (o) = rama alta, (●) = rama baja.

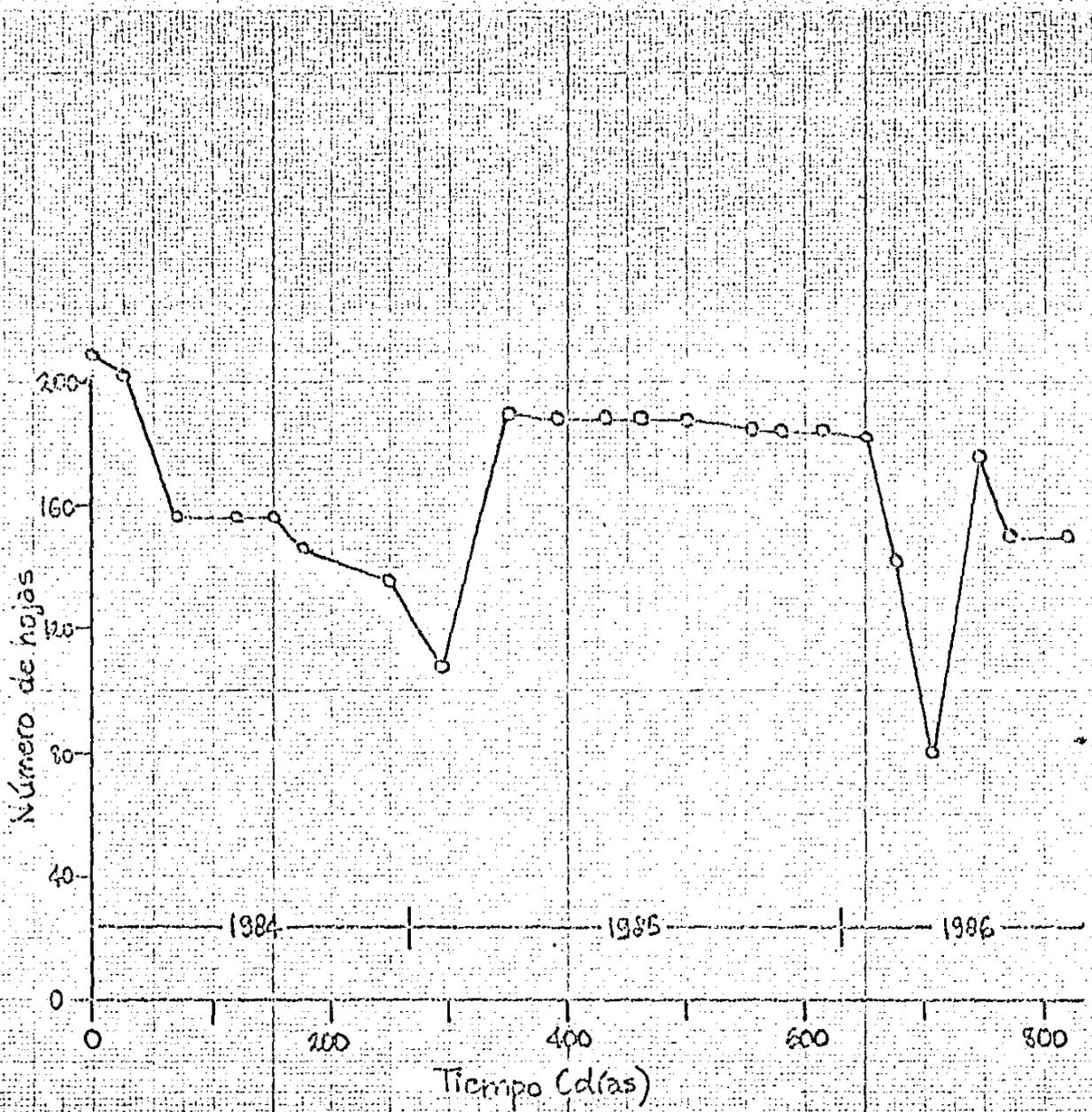


Fig. 26. Variación temporal del número de hojas en *Pseudolmedia oxyphyllaria* F3 (sitio abierto).

ramas marcadas de Pseudolmedia se muestra en las figuras 24 a 26. En las gráficas de P1 y P2 se distinguen las curvas de la rama alta y de la rama baja con diferentes símbolos. A pesar de la muerte de la rama alta en P1, puede observarse que el número de hojas en el momento de la producción se mantiene casi constante a través de los años. Esto se refleja en el hecho de que las tasas de incremento poblacional se mantienen en valores muy cercanos a 1 (0.93 - 1.02), sin tomar en cuenta la tasa de incremento con valor de 0 en la rama muerta en 1985. El individuo P2 se diferencia de P1 en este sentido, ya que el número total de hojas en el momento de la producción de cada cohorte decrece a través del tiempo. El decremento es más notable en la rama baja que en la alta. De hecho, en la primera solamente se produjo una hoja en 1986, y esto se nota en la curva correspondiente como una ausencia del pico característico que existe en los otros casos, en el momento de la producción. En P3, el individuo que crece en sitio abierto, se encontró una diferencia grande en el patrón de cambio numérico del primer año respecto al segundo. Durante 1984 se observó una disminución permanente en el número de hojas, pero en 1985 el número se mantuvo notablemente constante, y no fue sino hasta la producción de la cohorte de 1986 cuando ocurrió una mortalidad alta de hojas en esa rama.

#### 4. Estructura de edades a través del tiempo.

El cambio temporal de la estructura de edades de las poblaciones de hojas estudiadas en Pseudolmedia se ilustra en las figuras 27 a 29. Para P1 y P2 se muestran por separado la rama baja y la rama alta. En estos dos árboles las ramas contienen hojas de más de una categoría de edad, pero nunca se sobreponen más de tres cohortes dis-

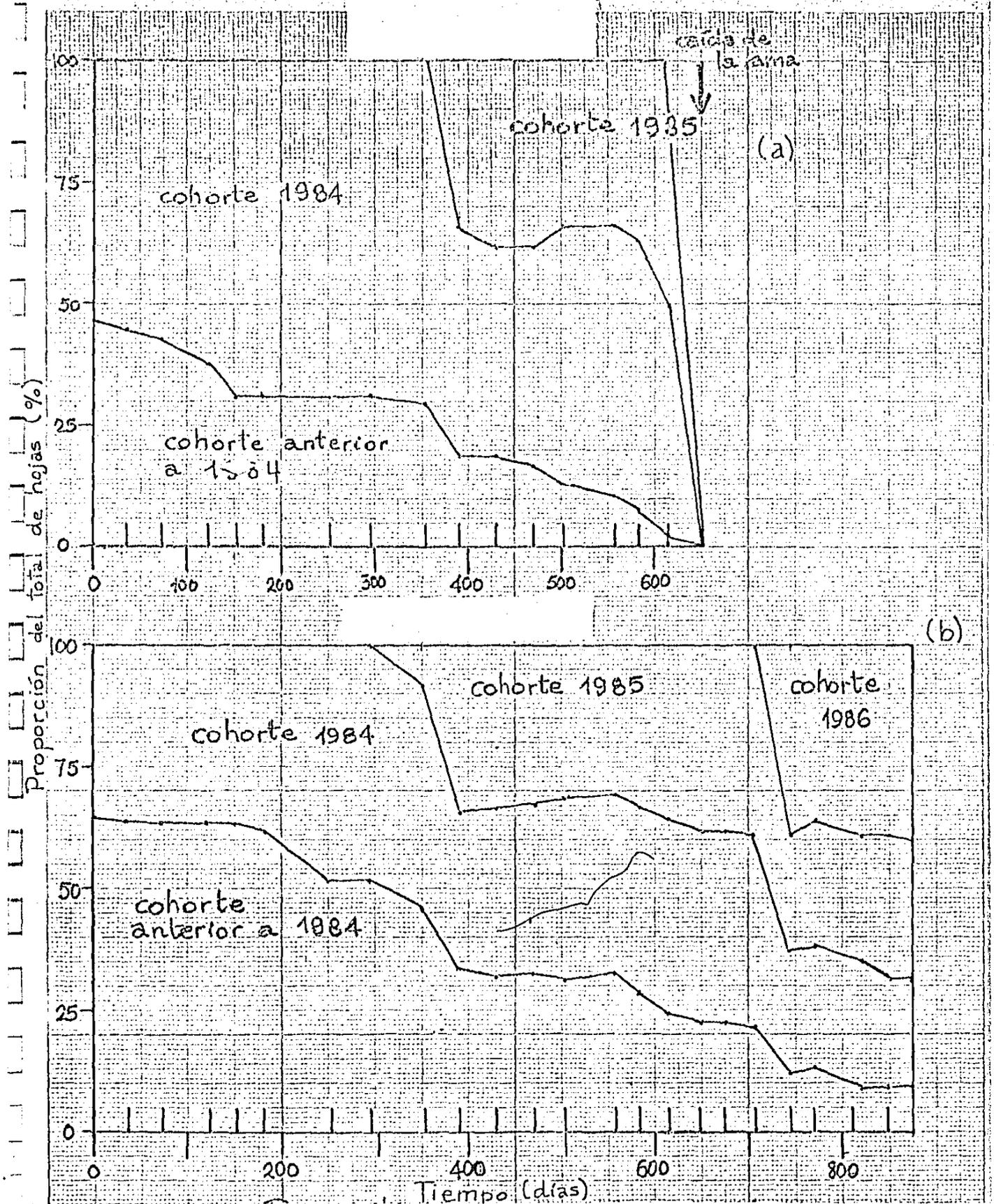


Fig.27. Estructura de edades a través del tiempo en *Pseudolmedia oxyphyllaria* Pl (selva madura). (a) = rama alta, (b) = rama baja. La flecha en (a) indica la caída de la rama.

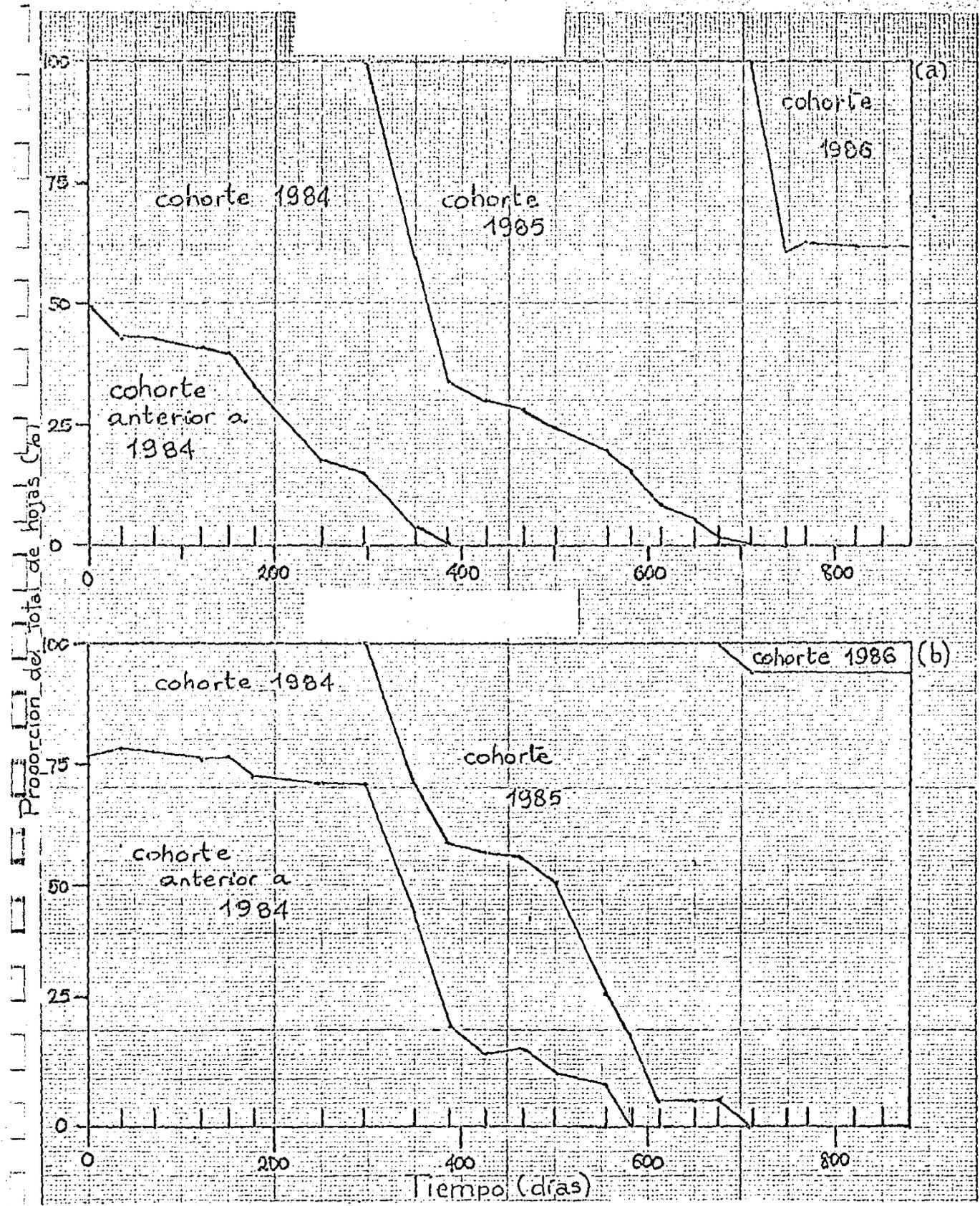


Fig. 28. Estructura de edades a través del tiempo en *Pseudolmedia oxyphyllaria* P2 (selva madura). (a) = rama alta, (b) = rama baja.

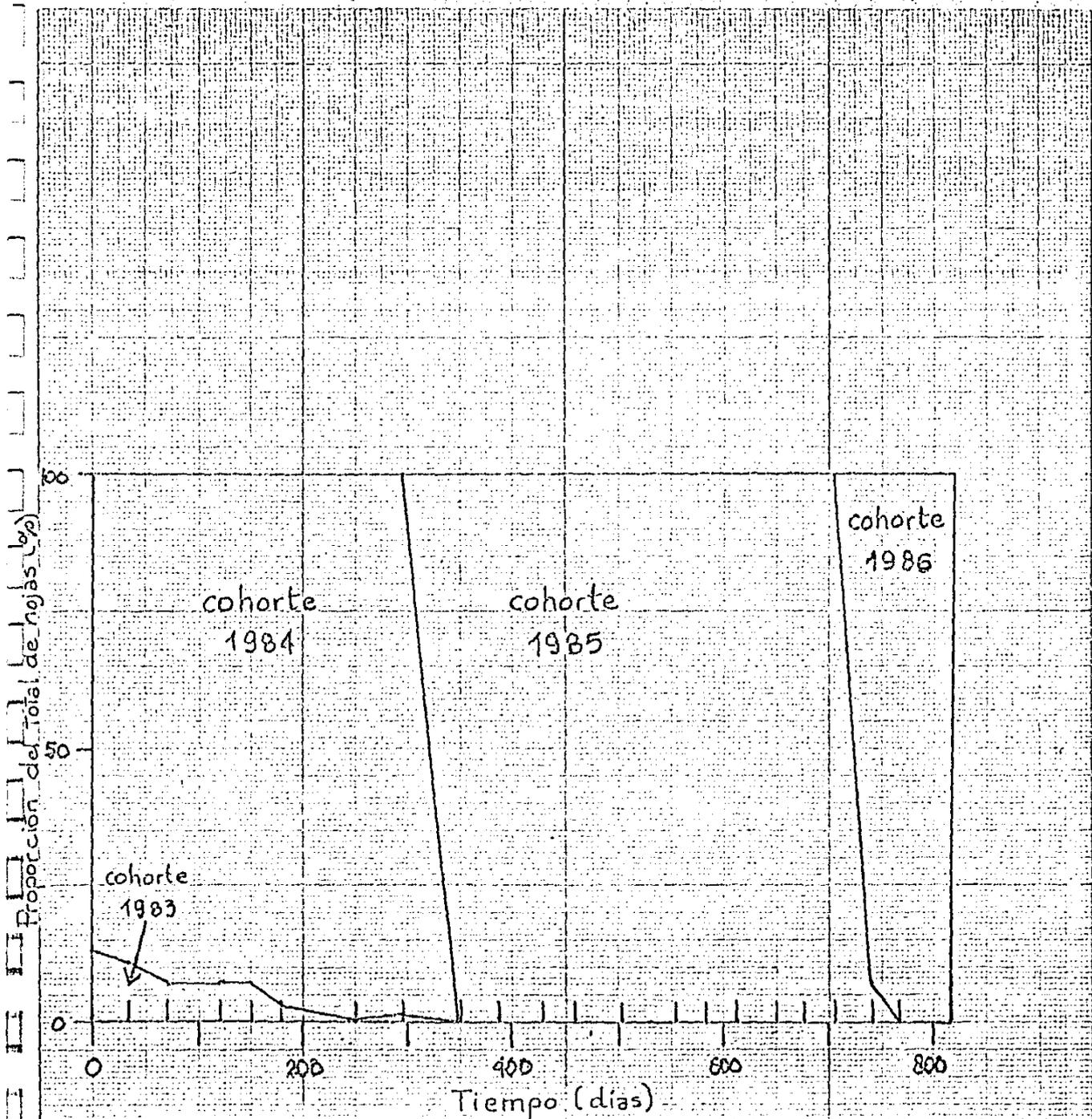


Fig. 29. Estructura de edades a través del tiempo en *Pseudolmedia oxyphyllaria* P3 (sitio abierto).

tintas. En P3, excepto por una pequeña proporción de hojas de mayor edad durante el ciclo de 1984, no ocurre sobrelapamiento: cada año se cambian todas las hojas, de modo que en la copa solamente existen hojas de una misma edad, y éstas no viven más de un año.

El patrón temporal de la estructura de edades es semejante en las dos ramas bajas y en las dos ramas altas de P1 y P2. En las ramas bajas el grupo de hojas "anterior a 1984" representó más del 50 % del total durante el primer año de estudio. Al igual que en las ramas de Sapranthus creciendo en la selva, es razonable suponer que ese grupo contiene hojas de al menos dos clases de edad distintas, las producidas en 1983 y en 1982. Al cabo de dos años, en la rama baja de P2 la cohorte 1985 empezó a predominar totalmente. Esto se debió a que en esta rama sólo nació una hoja en marzo de 1986, de modo que prácticamente no hubo cohorte de ese año.

En las ramas altas de P1 y P2, las hojas de antes de 1984 probablemente sólo pertenecen a una clase de edad, ya que la proporción que les corresponde es semejante al de las otras cohortes. La evolución de la estructura de edades en la rama alta de P1 no pudo observarse después de 600 días debido a la caída de la rama. En la rama alta de P2 es notable que al nacer la cohorte 1986 no alcanzó la proporción semejante a las que tuvieron la de 1985 y 1984 en el momento de la producción.

##### 5. Tablas de vida y esperanza de vida.

En Pseudolmedia, al igual que en Sapranthus, las tablas de vida se hicieron para la cohorte de 1984. Sin embargo, como las cohortes de P3 están presentes por periodos de un año, fue posible hacer la tabla de vida de la cohorte 1985 para este individuo (Tablas 11 a 16). Con excepción de la rama baja de P1, en el resto de los casos

Tabla 11. Tabla de vida de las hojas de la cohorte 1984 en Pseudol-  
media oxyphyllaria Pl (selva madura), rama alta.

x	periodo días	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$L_x'$	$T_x$	$e_x$	$e_x$	
1	05/04/84 09/05	36	70	1.000	0	0	70	2550	37250	532.1	17.7
2	10/05 15/06	36	70	1.000	1	.014	69.5	2502	34700	495.7	16.5
3	16/06 05/08	51	69	.986	5	.072	66.5	3391	32198	466.6	15.6
4	06/08 04/09	30	64	.914	4	.063	62	1860	28807	450.1	15.0
5	05/09 30/09	26	60	.857	0	.000	60	1560	26947	449.1	15.0
6	01/10 12/12	73	60	.857	0	.000	60	4380	25386	423.1	14.1
7	13/12/84 25/01/85	44	60	.857	0	.000	60	2640	21006	350.1	11.6
8	26/01 23/03	57	60	.857	0	.000	60	3420	18366	306.1	10.2
9	24/03 28/04	36	60	.857	1	.017	59.5	2142	14946	249.1	8.3
10	29/04 07/06	40	59	.843	1	.017	58.5	2340	12804	217.0	7.2
11	08/06 16/07	39	58	.829	1	.017	58.5	2881	10464	180.4	6.0
12	17/07 19/08	35	57	.814	2	.035	56	1960	7583	133.0	4.4
13	20/08 11/10	55	55	.786	1	.018	54.5	2997	5623	102.2	3.4
14	12/10 08/11	25	54	.771	7	.130	50.5	1262	2626	48.6	1.6
15	09/11 10/12	32	47	.671	29	.617	32.5	1040	1364	29.0	1.0
16	11/12/85 15/01/86	36	18	.257	18	1.000	9	324	324	18	0.6
17	16/01	-	0	.000	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 12. Tabla de vida de las hojas de la cohorte 1984 en Pseudolmedia oxyphyllaria Pl (selva madura), rama baja.

x	periodo	días	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$L_x'$
	1984							
1	05/04-09/05	36	38	1.000	0	0.000	38	1368
2	10/05-15/06	36	38	1.000	1	.026	37.5	1350
3	16/06-05/08	51	37	.974	0	.000	37	1887
4	06/08-04/09	30	37	.974	0	.000	37	1110
5	05/09-30/09	26	37	.974	0	.000	37	962
6	01/10-12/12	73	37	.974	1	.027	36.5	2664.5
	1984-1985							
7	13/12-25/01	44	36	.947	0	.000	36	1584
8	26/01-23/03	57	36	.947	0	.000	36	2052
9	24/03-28/04	36	36	.947	1	.028	35.5	1278
10	29/04-07/06	40	35	.921	0	.000	35	1400
11	08/06-16/07	39	35	.921	2	.057	34	1326
12	17/07-19/08	35	33	.868	0	.000	33	1155
13	20/08-11/10	55	33	.868	1	.030	32.5	1787.5
14	12/10-08/11	25	32	.842	2	.063	31	775
15	09/11-10/12	32	30	.789	3	.100	28.5	912
	1985-1986							
16	11/12-15/01	36	27	.710	1	.037	26.5	954
17	16/01-11/02	27	26	.684	0	.000	26	702
18	12/02-14/03	31	26	.684	0	.000	26	806
19	15/03-21/04	38	26	.684	1	.038	25.5	969
20	22/04-15/05	24	25	.658	1	.040	24.5	588
21	16/05-06/07	52	24	.631	5	.208	21.5	1118
22	07/07-03/08	28	19	.500	2	.105	18	504
23	04/08-03/09	30	17	.447	1	.059	16.5	495
24	04/09	-	16	.421	?	?	?	?

Tabla 13. Tabla de vida de las hojas de la cohorte 1984 en Pseudol-  
media oxyphyllaria P2 (selva madura), rama alta.

x	periodo	días	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$L_x'$	$T_x$	$e_x^a$	$e_x^b$
1	07/04/84 10/05	34	70	1.000	1	.014	69.5	2363	31159	445.1	14.8
2	11/05 15/06	36	69	.986	5	.072	66.5	4588	28796	417.3	13.9
3	16/06 05/08	51	64	.914	0	.000	64	3264	24208	378.3	12.6
4	06/08 04/09	30	64	.914	1	.016	63.5	1905	20944	327.3	10.9
5	05/09 30/09	26	63	.900	0	.000	63	1638	19039	302.2	10.1
6	01/10 12/12	73	63	.900	0	.000	63	4599	17401	276.2	9.2
7	13/12/84 25/01/85	44	63	.900	0	.000	63	2772	12802	203.2	6.8
8	26/01 23/03	57	63	.900	0	.000	58.5	3334.5	10030	159.2	5.3
9	24/03 27/04	35	54	.771	9	.167	43.5	1522.5	6695	124	4.1
10	28/04 06/06	40	33	.471	21	.636	30.5	1220	5173	156.8	5.2
11	07/06 16/07	40	28	.400	5	.179	27.5	1100	3953	141.2	4.7
12	17/07 20/08	35	27	.386	1	.037	24.5	857	2853	105.7	3.5
13	21/08 14/10	55	22	.314	5	.227	19.5	1072	1996	90.5	3.0
14	15/10 08/11	25	17	.243	5	.294	14.5	362	924	54.4	1.8
15	09/11 10/12	32	12	.171	6	.500	9	288	562	46.8	1.6
16	11/12/85 15/01/86	36	6	.086	2	.333	5	180	274	45.7	1.5
17	16/01 10/02	26	4	.057	3	.750	3	78	94	23.5	0.8
18	11/02 14/03	32	1	.014	1	1.000	0.5	16	16	16	0.5
19	15/03	-	0	0	-	--	-	-	-	-	-

a= en días

b= en meses de 30 días

Tabla 14. Tabla de vida de las hojas de la cohorte 1984 en Pseudol-  
media oxyphyllaria P2 (selva madura), rama baja.

x	periodo días	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$L_x'$	$T_x$	$e_x^a$	$e_x^b$	
1	07/04/84 10/05	34	18	1.000	2	.111	17	578	8686	482.6	16.1
2	11/05 15/06	36	16	.889	0	.000	16	576	8108	506.8	16.9
3	16/06 05/08	51	16	.889	0	.000	16	816	7532	470.8	15.7
4	06/08 04/09	30	16	.889	0	.000	16	480	6716	419.8	14.0
5	05/09 30/09	26	16	.889	0	.000	16	416	6236	389.8	13.0
6	01/10 12/12	73	16	.889	0	.000	16	1168	5820	363.8	12.1
7	13/12/84 25/01/85	44	16	.889	0	.000	16	704	4652	290.8	9.7
8	26/01 23/03	57	16	.889	0	.000	16	912	3948	246.8	8.2
9	24/03 27/04	35	16	.889	0	.000	16	560	3036	189.8	6.3
10	28/04 06/06	40	16	.889	0	.000	16	640	2476	154.8	5.2
11	07/06 16/07	40	16	.889	1	.063	15.5	620	1836	114.8	3.8
12	17/07 20/08	35	15	.833	2	.133	14	490	1216	81.1	2.7
13	21/08 14/10	55	13	.722	9	.692	8.5	468	726	55.8	1.9
14	15/10 08/11	25	4	.222	0	.000	4	100	258	64.5	2.2
15	09/11 10/12	32	4	.222	3	.750	2.5	80	158	39.5	1.3
16	11/12/85 15/01/86	36	1	.056	0	.000	1	36	78	78	2.6
17	16/01 10/02	26	1	.056	0	.000	1	26	42	42	1.4
18	11/02 14/03	32	1	.056	1	1.000	0.5	16	16	16	0.5
19	15/03	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-

a: en días

b: en meses de 30 días

Tabla 15 . Tabla de vida de las hojas de la cohorte 1984 en Fueu-  
dolmedia oxyphyllaria P3 (abierto).

x	periodo	días	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$L_x'$	$T_x$	$e_x^a$	$e_x^b$
1	07/04/84 09/05	35	182	1.000	1	.005	181.5	6353	45992	252.7	8.4
2	10/05 15/06	35	181	.995	37	.204	162.5	5688	39639	219	7.3
3	16/06 05/08	51	144	.791	0	.000	144	7344	33951	235.8	7.9
4	06/08 04/09	30	144	.791	0	.000	144	4320	26607	184.8	6.2
5	05/09 30/09	26	144	.791	0	.000	144	3744	22287	154.8	5.2
6	01/10 13/12	74	144	.791	9	.063	139.5	10323	18543	128.8	4.3
7	14/12/84 26/01/85	44	135	.742	30	.222	120	5280	8220	60.9	2.0
8	27/01 23/03	56	105	.577	105	1.000	52.5	2940	2940	28	0.9
9	24/03	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-

a = en días

b = en meses de 30 días

Tabla 16. Tabla de vida de las hojas de la cohorte 1985 en Pseu-  
dolmedia oxyphyllaria F3 (abierto).

x	periodo días	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$L_x'$	$T_x$	$e_x^a$	$e_x^b$	
1	24/03/85 28/04	36	189	1.000	1	.005	188.5	6786	67027.5	354.6	11.8
2	29/04 08/05	41	188	.995	0	.000	188	7708	60241.5	320.4	10.7
3	09/06 17/07	39	188	.995	0	.000	188	7332	52533.5	279.4	9.3
4	18/07 21/08	35	188	.995	0	.000	188	6580	45201.5	240.4	8.0
5	22/08 11/10	51	188	.995	3	.016	186.5	9511.5	38621.5	205.4	6.8
6	12/10 09/11	29	185	.979	0	.000	185	5365	29110	157.4	5.2
7	10/11 10/12	31	185	.979	1	.005	184.5	5719.5	23745	128.4	4.3
8	11/12/85 15/01/86	36	184	.973	1	.005	183.5	6606	18025.5	98	3.3
9	16/01 12/02	28	183	.969	40	.219	163	4564	11419.5	62.4	2.1
10	13/02 14/03	30	143	.757	63	.441	111.5	3345	6855.5	47.9	1.6
11	15/03 19/04	36	80	.423	67	.838	93	3348	3510.5	43.9	1.5
12	20/04 14/05	25	13	.069	13	1.000	6.5	162.5	162.5	12.5	0.4
13	15/05	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-

a= en días

b= en meses de 30 días

se pudo calcular Tx y ex, este último parámetro en días y en meses. La esperanza de vida al nacer varía grandemente entre ramas e individuos. En la rama baja de P1 no se pudo calcular debido a que no llegó a desaparecer por completo la cohorte; más del 42% de las hojas marcadas en abril de 1984 seguían vivas dos años y medio después. La esperanza de vida al nacer de las hojas de las otras tres ramas de P1 y P2 (selva madura) son semejantes: 17.7 meses en la rama alta de P1, 16.1 en la rama baja de P2 y 14.8 en la rama alta de P2. A pesar de que la esperanza de vida fue diferente en cada uno de los dos años en P3, ésta tiene valores bajos en comparación con los otros individuos: 8.4 meses en 1984 y 11.8 en 1985.

El patrón temporal de mortalidad también difiere entre las ramas e individuos. En la rama alta de P1 no hubo mortalidad apreciable hasta el intervalo # 16, cuando la rama estaba a punto de morir (Tabla 11). En la rama baja del mismo individuo, la mortalidad fue <sup>e</sup>permanentemente baja, aunque llegó a rebasar el 10% en las épocas lluviosas. En cambio, en la rama alta de P2, los valores más altos de la tasa de mortalidad coincidieron con o antecedieron al momento de producción de nuevas hojas (Tabla 13); en el mismo individuo, pero en la rama baja, de nuevo la mortalidad ocurrió básicamente en periodos de mayor pluviosidad. (Tabla 14).

En el caso de las cohortes de 1984 y 1985 de P3, es claro que la mortalidad más alta ocurrió al final del periodo de vida foliar. Solamente en 1984 ocurrió una muerte de más del 20% de las hojas, pero esto se debió a que cayó un segmento de la rama marcada, mientras que todas las hojas de las porciones restantes quedaron vivas en ese entonces.

#### 6. Curvas de sobrevivencia.

Los patrones de mortalidad antes descritos se reflejan claramente en las curvas de sobrevivencia. En el individuo P1 difieren grandemente las curvas de la rama alta de la rama baja. La caída de la rama alta es claramente responsable de la muerte masiva de las hojas de antes de 1984, de 1984 y parte de las de 1985 (hay que recordar que algunas de las hojas del marcaje adicional no estaban en la rama). En la rama baja, la curva es claramente de tipo II pero con poca pendiente, lo que indica una mortalidad baja.

En P2 las curvas son más bien de tipo I y muy parecidas entre ambas ramas, de no ser porque la disminución en la sobrevivencia se hace aparente desde edades intermedias en la rama alta. Aunque la longe-



Fig. 9. Curvas de sobrevivencia de cohortes anuales de hojas de *Pseudotsedea oxyphyllaria* H. (selva madura). (a) = rama alta, (b) = rama baja. La curva correspondiente a las hojas de antes de 1984 es una curva de disminución poblacional. Simbología: □ = hojas de antes de 1984; ○ = cohorte 1984; X = cohorte 1985; o = cohorte 1986.

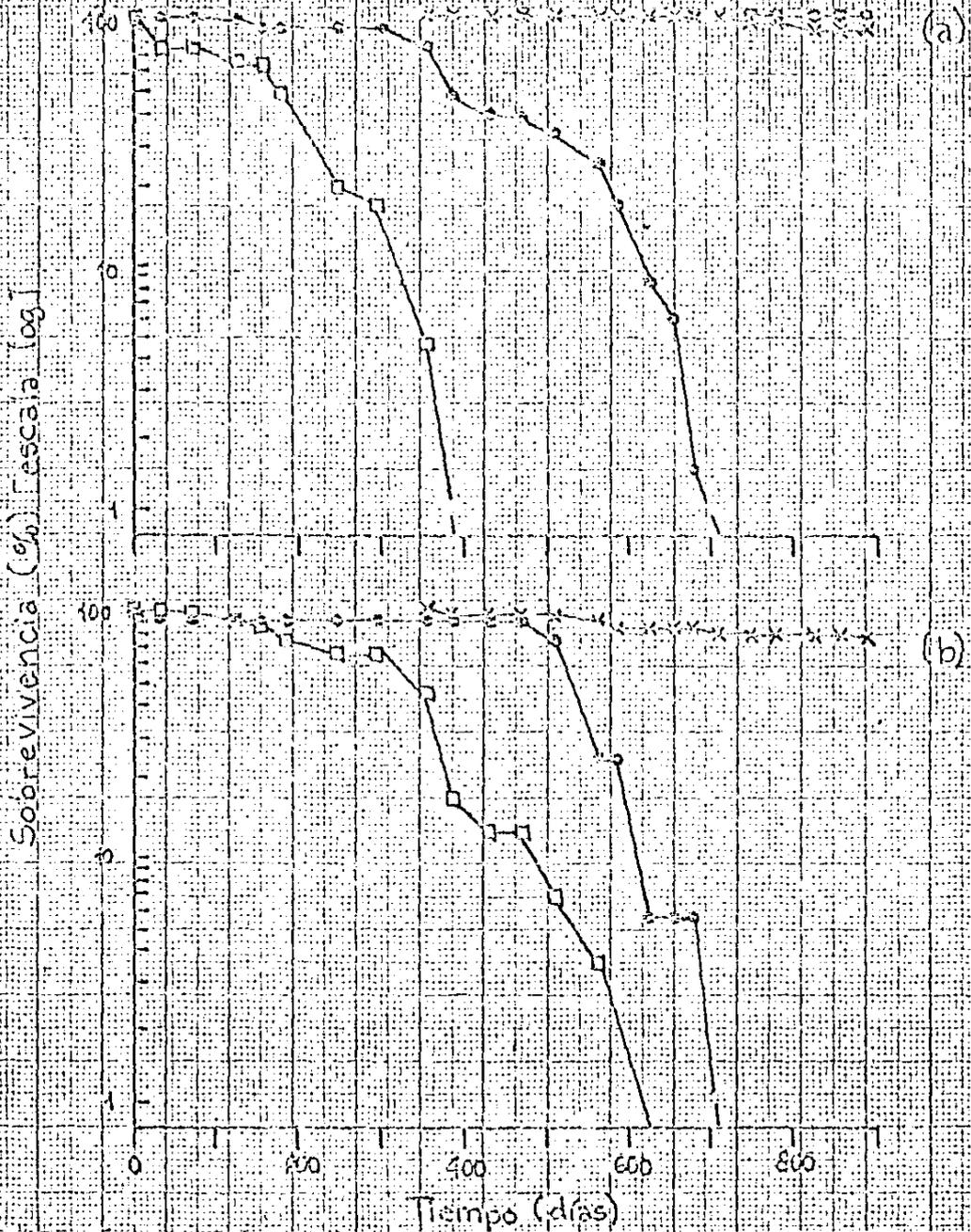


Fig. 31. Curvas de sobrevivencia de cohortes anuales de hojas de *Pseudolmedia oxypyllaria* F2 (selva madura). (a) = rama alta, (b) = rama baja. La curva correspondiente a las hojas de antes de 1984 es una curva de disminución poblacional. Simbología: □ = hojas de antes de 1984; ● = cohorte 1984; X = cohorte 1985; ○ = cohorte 1986.

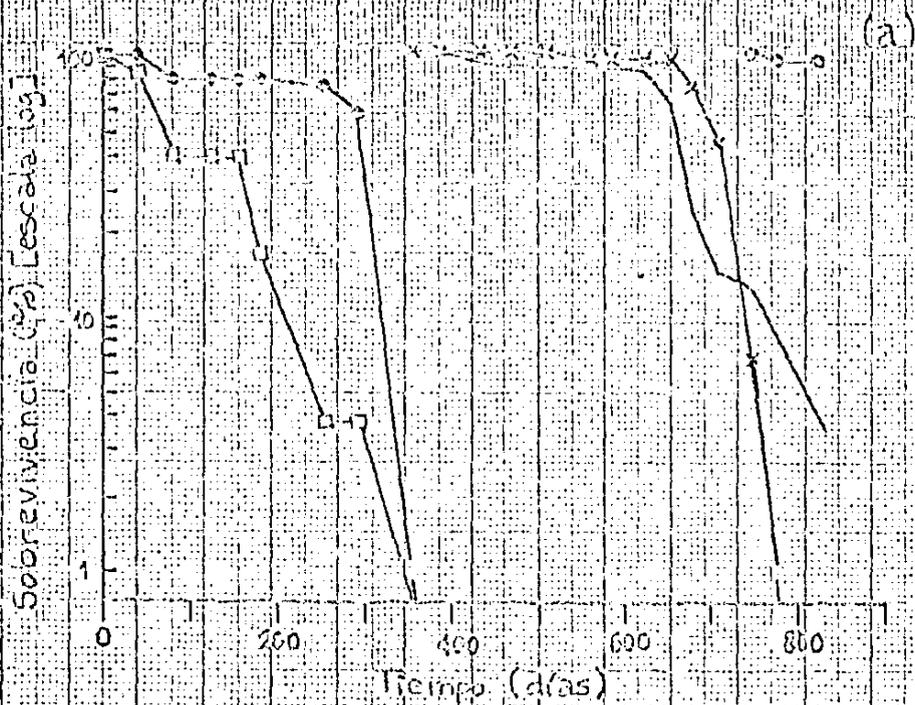
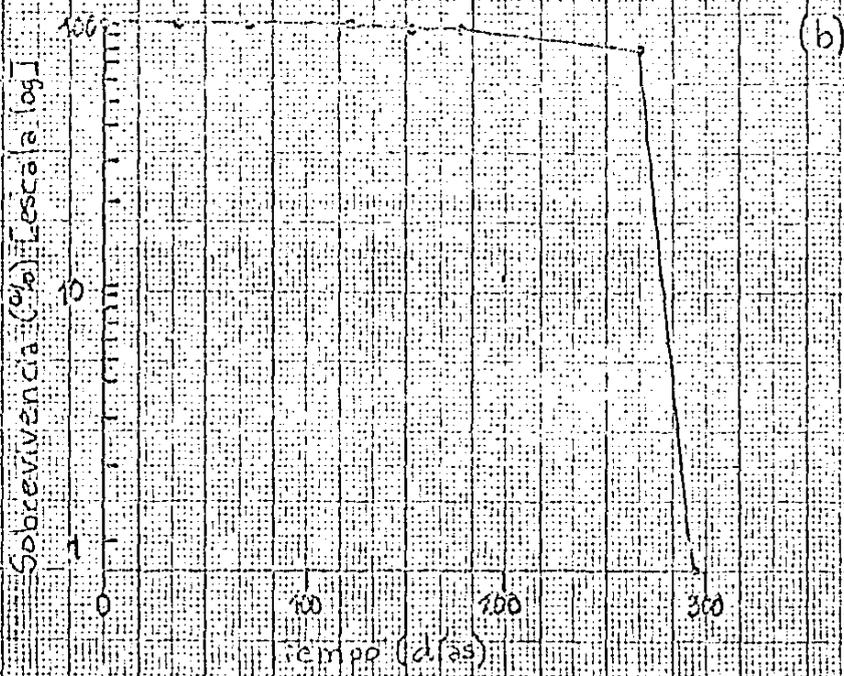


Fig. 3a. Curvas de sobrevivencia de cohortes anuales de hojas de *Pseudocercospora oxyphyllaria* P3 (sitio abierto). (a) = rama 1; (b) = rama 2 (esta rama murió aprox. a los 300 días de iniciado el estudio). Símbolos: ■ = cohorte 1983; ● = cohorte 1984; × = cohorte 1985; ◆ = cohorte 1986.



vidad es mucho más corta, las curvas de sobrevivencia en P3 también son de tipo I. Sin embargo, se observa que no siempre se mueren todas las hojas de una cohorte al finalizar un ciclo anual, como se ve en la curvas de las hojas del marcaje adicional en 1985, indicadas en la Figura 32(a) con una línea continua. Quizá esto explique la presencia de hojas de 1983 durante 1984.

#### 7. Longevidad foliar promedio.

En la Tabla 17 se muestran los valores de longevidad promedio de las hojas de la cohorte 1984 en P1 y P2 y de las cohortes 1984 y 1985 en P3. La longevidad promedio fluctúa entre 254.16 y 522.6 días. Sin embargo, debe mencionarse que la longevidad foliar promedio no pudo calcularse para las hojas de la rama baja de P1, porque la cohorte 1984 no desapareció por completo. Como alternativa, se presenta el valor de  $t_{50}$ : 823 días. En P3, la longevidad promedio fue menor y la desviación estándar mayor en 1984 que en 1985, lo cual de nuevo puede explicarse como una consecuencia de la caída de una porción de la rama. Sin tomar en cuenta los datos de las hojas que estaban en esa parte, la longevidad promedio es de 298.8 días (D.E. = 52.3)

### C. Myriocarpa longipes

#### 1. Resumen de la dinámica foliar.

A diferencia de las dos especies anteriores, en Myriocarpa se producen hojas en cualquier momento del año. Por esa razón, fue difícil decidir sobre qué periodos debía hacerse el resumen de la dinámica foliar. Finalmente, y con el objeto de presentar datos homogéneos para las tres especies, se decidió hacer los resúmenes

Tabla 17. Longevidad foliar promedio en Pseudolmedia oxyphyllaria, cohorte 1984 en P1, P2 y P3, y cohorte 1985 en P3. Los datos son promedios en días con su desviación estándar.

Individuo	Rama	Longevidad
P1	alta	522 ± 175.8
	baja	desconocida (*)
P2	alta	413.2 ± 158.6
	baja	483.1 ± 172.7
P3	cohorte 1984	254.2 ± 158.6
	cohorte 1985	345.9 ± 43.1

(\*) en esta rama no murieron todas las hojas marcadas en abril de 1984.

en función de los dos ciclos anuales delimitados por las épocas de secas, al igual que en las especies anteriores. La desventaja de esta decisión es que algunos rasgos de la dinámica foliar en intervalos más cortos quedan ocultos (Tabla 18).

La dinámica foliar varió grandemente entre años y entre individuos. En M1 y M5, los grupos de ramas estudiados llegaron a quedarse totalmente sin hojas. Esto sucedió en el primer ciclo anual en M1, y en el segundo en M5. El único caso en el que la tasa de crecimiento tuvo un valor por encima de 1 fue el de M2 durante el primer año, aunque se observaron también valores altos en M3 durante los dos ciclos.

La magnitud de la dinámica foliar se aprecia mejor a través del número de hojas nacidas y muertas en cada individuo. Es evidente que M3 y M5 tuvieron mucho más actividad foliar que M1, M2 y M4 en el primer año; en el segundo ya sólo destaca M3 en este sentido.

A juzgar por los porcentajes de sobrevivencia, parece que un año es un lapso demasiado extenso para la vida de las hojas de esta especie, a excepción del individuo M2, donde se observa un porcentaje de sobrevivencia superior al 20% en el primer año. Esta observación se confirma más adelante con los otros análisis.

## 2. Variación temporal del número de hojas.

Debido a que la arquitectura de Myriocarpa es distinta a la de las otras dos especies (v. Metodología), la variación de hojas se describió usando como referencia zonas de la copa compuestas por uno o varios ejes, dependiendo del grado de ramificación. En las gráficas puede apreciarse la tendencia general de disminución del tamaño poblacional mencionada anteriormente. Otra generalización que puede hacerse es que en 1984 hubo un incremento en el número de

Tabla 18 . Resumen de la dinámica poblacional de las hojas de Myriocarpa longipes (M1, M2, M3, M4 y M5) en dos años consecutivos.

	M1	M2	M3	M4	M5
No. de hojas en abril de 1984 ( $t_0$ )	52	46	50	40	50
No. de hojas en abril de 1985 ( $t_1$ )	0	50	47	15	20
Cambio neto foliar	-52	+4	-3	-25	-30
Tasa de incremento	0	1.08	0.94	0.38	0.4
No. de hojas nacidas	11	48	145	36	118
No. de hojas caídas	63	44	148	61	148
No. de hojas sobrevivientes de $t_0$ a $t_1$	0	11	0	1	0
% de natalidad	21.1	104.3	290	90	236
% de mortalidad	100	76.1	100	97.5	100
% de sobrevivencia	0	23.9	00	2.5	0

	M1	M2	M3	M4	M5
No. de hojas en abril de 1985 ( $t_1$ )	0	50	47	15	20
No. de hojas en abril de 1986 ( $t_2$ )	-	10	41	4	0
Cambio neto foliar	-	-40	-6	-11	-20
Tasa de incremento	-	0.2	0.87	0.27	0
No. de hojas nacidas	-	8	70	1	12
No. de hojas caídas	-	48	76	12	32
No. de hojas sobrevivientes de $t_1$ a $t_2$	-	7	2	3	0
% de natalidad	-	16	148.9	6.7	60
% de mortalidad	-	86	95.7	80	100
% de sobrevivencia	-	14	4.2	20	0

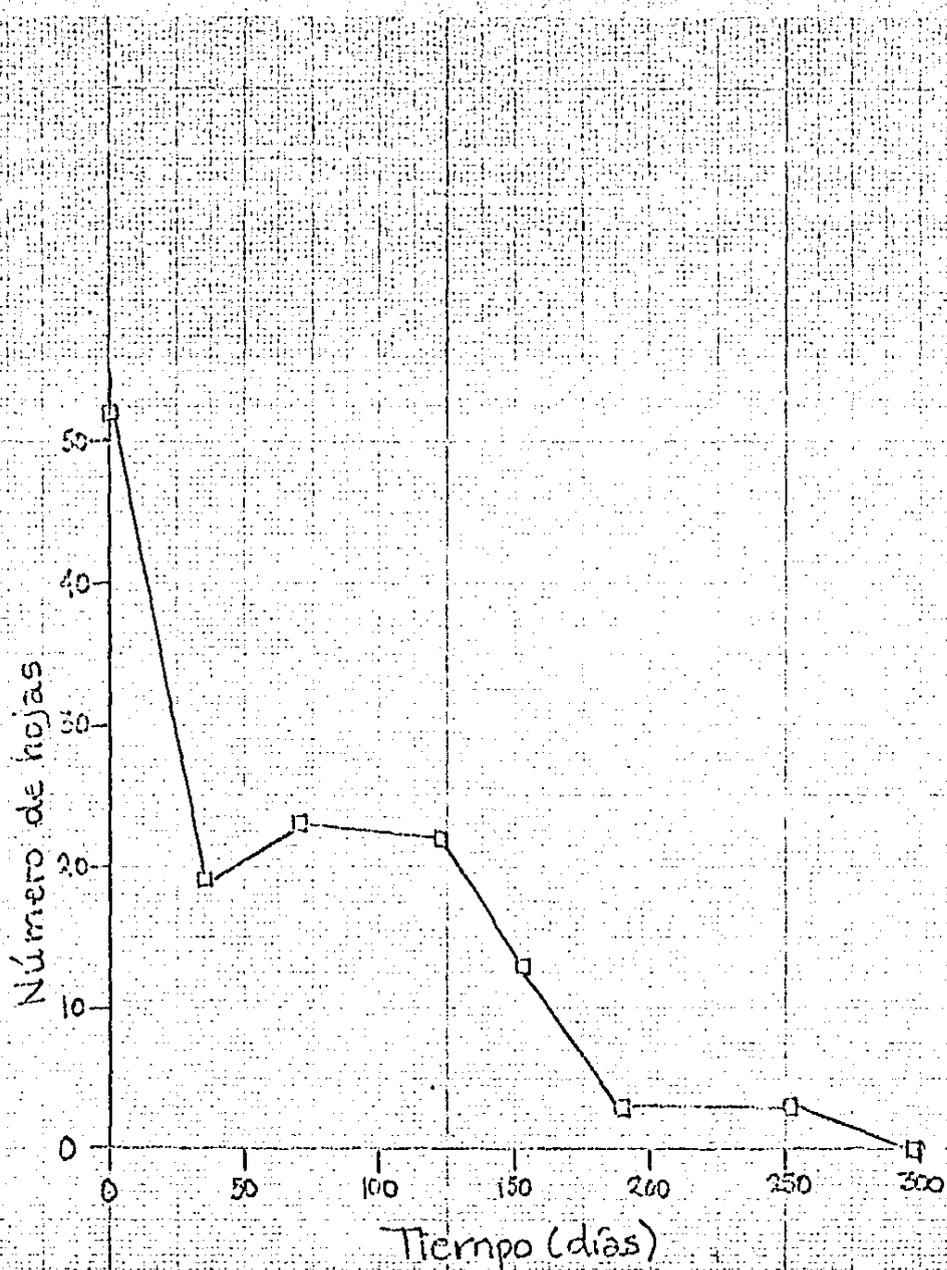


Fig.33. Variación temporal del número de hojas en Myricarpa longipes MI (selva madura):



Fig. 34. Variación temporal del número de hojas en *Myricarpa longipes* M2 (selva madura). (o) = raza 1, (Δ) = raza 2, (□) = total de ambas razas.

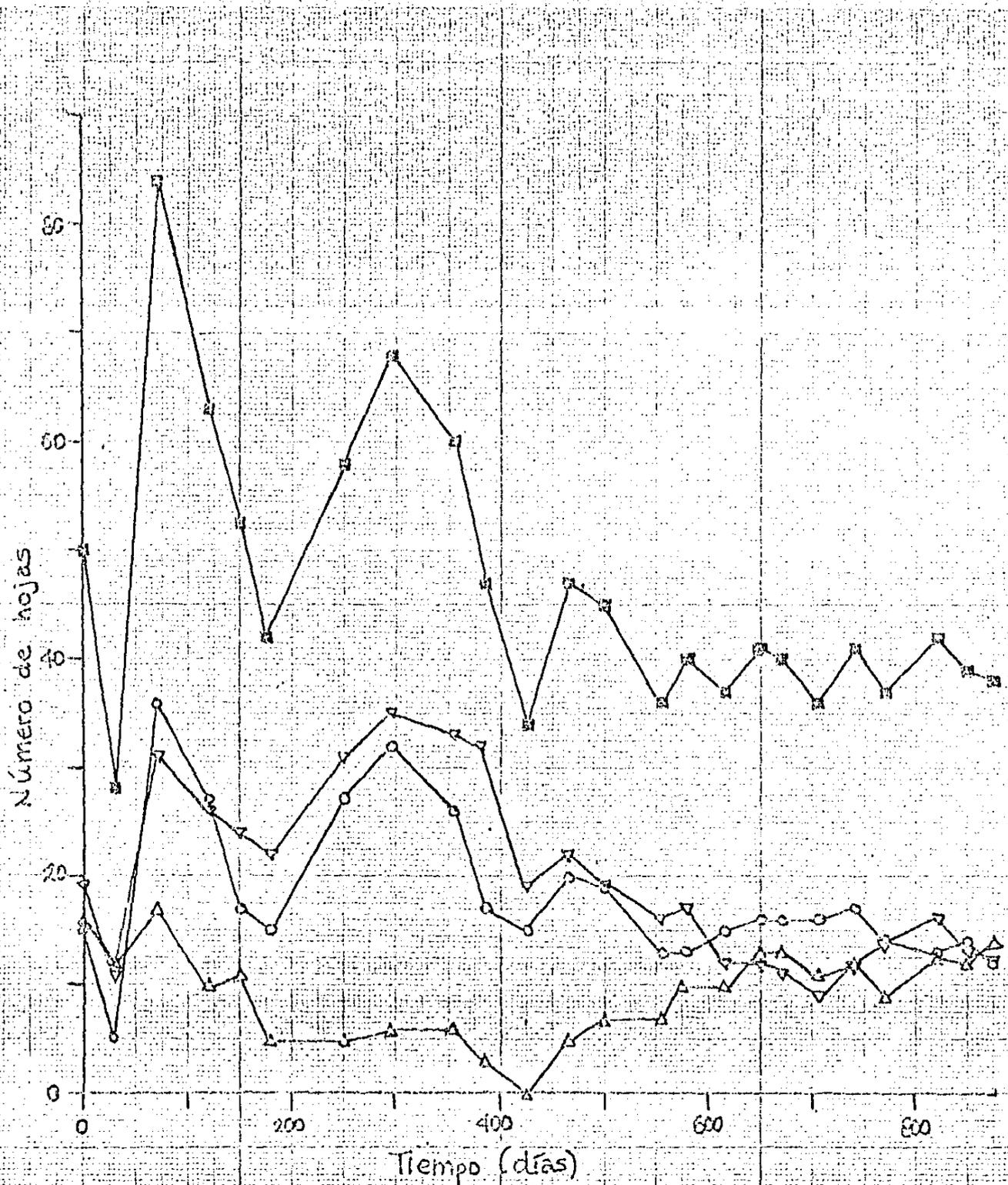


Fig. 35. Variación temporal del número de hojas en Myriocarpa longipes M3 (claro). (∇) = grupo de ramas 1, (Δ) = grupo de ramas 2, (o) = grupo de ramas 3, (□) = total de todas las ramas.

Número de hojas

10  
8  
6  
4  
2  
0

Tiempo (días)

1994

1995

1996

Fig. 36. Variación temporal del número de hojas en *Myriocarpa longipes* M4. (claro).

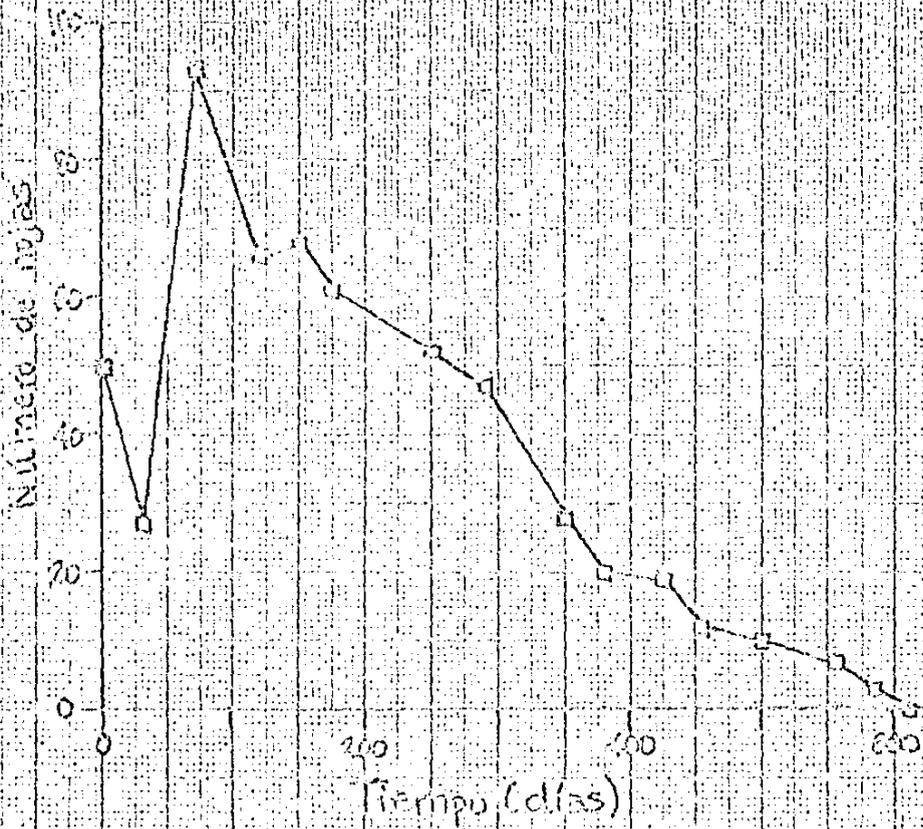


FIG. 37. Variación temporal del número de hojas en *Myriocarpa longipes* M5 (sitio abierto).

hojas al inicio de la época de lluvias, después de una fuerte disminución durante la época de secas. Este pico estuvo ausente en 1985 y en 1986, en caso de que las "ramas" hayan sobrevivido hasta entonces. Por lo tanto, existe un comportamiento muy distinto entre esta especie y las otras dos, ya que en aquellas es precisamente la época de secas cuando el número de hojas alcanza su máximo. En M1 (Figura 33) el mayor número de hojas se registró al inicio del estudio y nunca tuvo un aumento considerable. Al cabo de un año de observaciones la rama murió. No se volvieron a producir hojas nuevas en esta rama y después de algunos meses el individuo completo murió. En M2 el comportamiento de las dos ramas estudiadas fue semejante. La rama 1 conservó algunas hojas al final del estudio, pero la rama 2 perdió todas sus hojas y murió aproximadamente a los 750 días. Se puede predecir con cierta confianza que la rama 1 tendría el mismo destino en el futuro próximo (Figura 34).

En M3 (creciendo en el claro), la variación temporal difiere notablemente de los anteriores. Durante el primer año y medio de estudio se observaron fluctuaciones muy grandes, con dos picos que coinciden respectivamente con el inicio de las lluvias y la llegada de los nortes. Las oscilaciones fueron tan grandes que incluso hubo un momento en que la "rama" dos perdió todas sus hojas, y aunque algunos ejes de órdenes menores murieron, la rama mostró más tarde una recuperación al producir hojas nuevamente y casi alcanzar los números iniciales. En la segunda mitad del periodo de estudio el número de hojas se estabilizó en las tres ramas. La línea que representa el total de ellas tuvo una oscilación de amplitud pequeña, como si hubiera un mecanismo de regulación interna muy eficiente (Figura 35).

La rama marcada en M4, el otro individuo del claro, presentó el

→ aumento de hojas al iniciarse las lluvias en 1984, seguido por la disminución gradual hasta perder todas las hojas después de 600 días de registro (Figura 35). El mismo comportamiento se observó en las ramas de M5, el individuo de la orilla del camino, aunque en éste la rama murió después de 600 días (Figura 36). En este caso la muerte de la rama no pareció afectar al individuo; éste continuó creciendo y produciendo hojas hasta que tuvo que ser derribado por la construcción de un camino, cuando ya se había terminado este estudio.

### 3. Estructura de edades a través del tiempo.

Las figuras 38 a 41 muestran el cambio de la estructura de edades a través del tiempo en los grupos de ramas de Myriocarpa. No se presenta la gráfica correspondiente al individuo M1 porque el número total de hojas, a excepción del primer registro, fue muy pequeño ( $n < 25$ , v. Figura 33). Las flechas en las figuras indican el momento en el que la población disminuyó a menos de 20 hojas por grupo de ramas.

Como resultado de la producción constante de hojas en esta especie existe una sobreposición de numerosas categorías de edad. Sin embargo, esta sobreposición no es equivalente a la que ocurre en algunas ramas de Pseudolmedia y Sapranthus, donde la sobreposición de generaciones implica la existencia simultánea de hojas acumuladas por varios años.

En algunos meses se producen más hojas que en otros. Por esta razón, la importancia relativa de las cohortes de diferentes épocas varía en el tiempo y entre diferentes individuos. Se puede observar que las cohortes proporcionalmente mayores son las que se produjeron en junio y julio de 1984 en todos los individuos, y en julio de

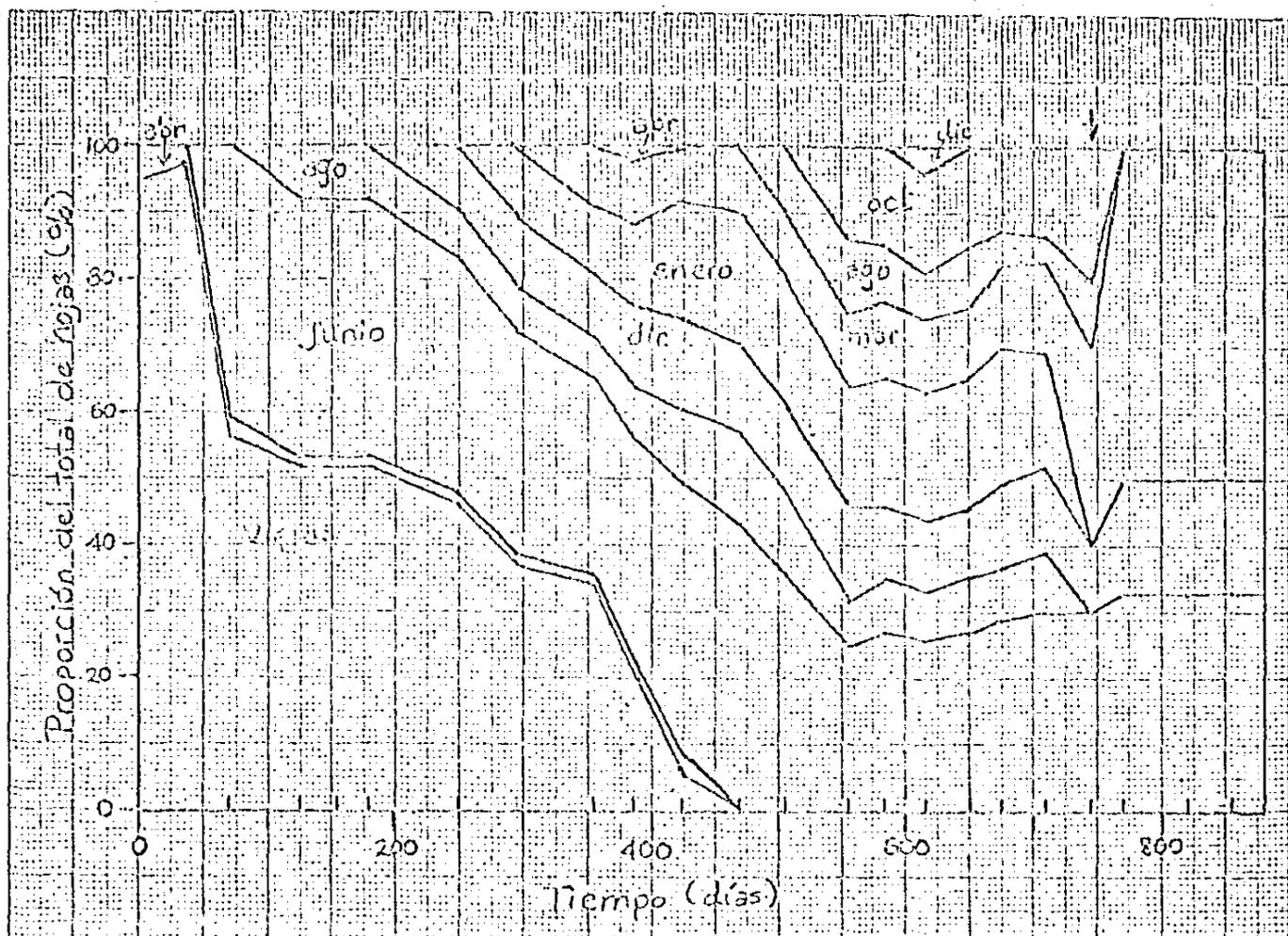


FIG. 38. Estructura de edades de la población de hojas en Myricarpha longipes M2\* (total de los dos grupos de raras). La flecha indica el momento a partir del cual los porcentajes de cada clase se calcularon a partir de un número pequeño ( $n < 20$ ).

\* (Selva madura)

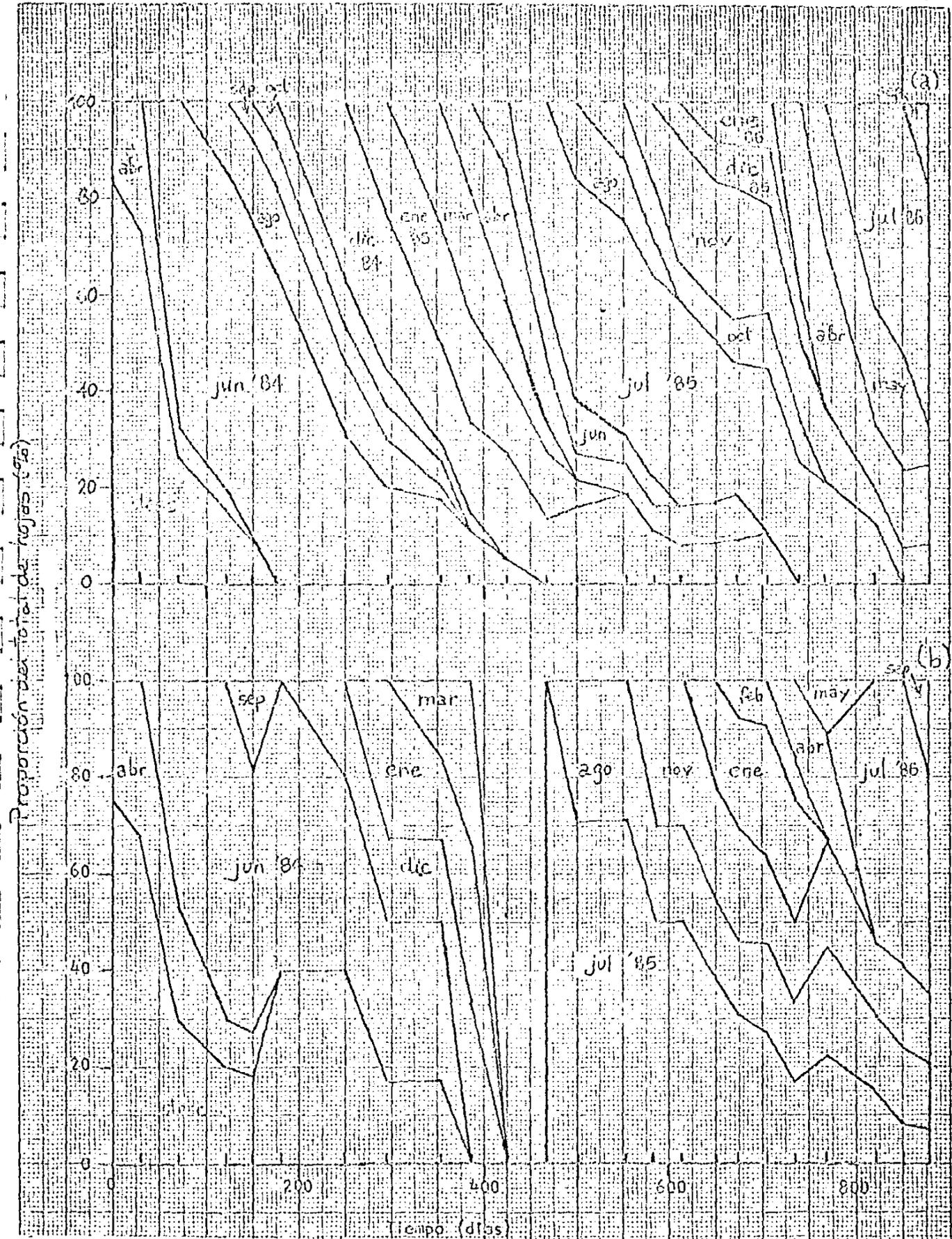
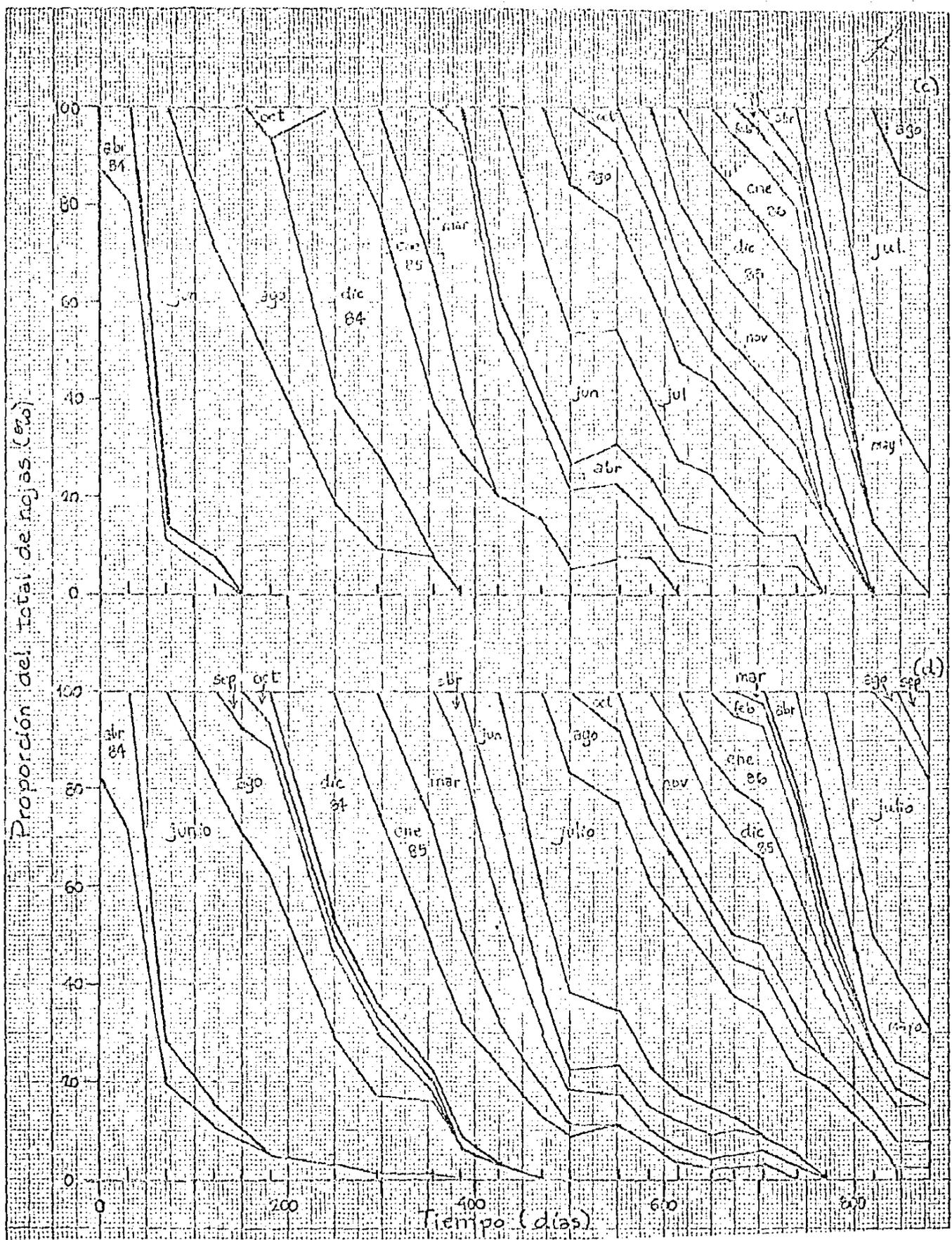


Fig.39. Estructura de edades de la población de hojas en Kyriocarpa longipes M3. (a) = grupo de ramas 1, (b) = grupo de ramas 2,



125 Fig. 39 Cont. (c) = grupo de ramas 3, (d) = total de todas las ramas. Los meses indican los momentos de producción de las cohortes.

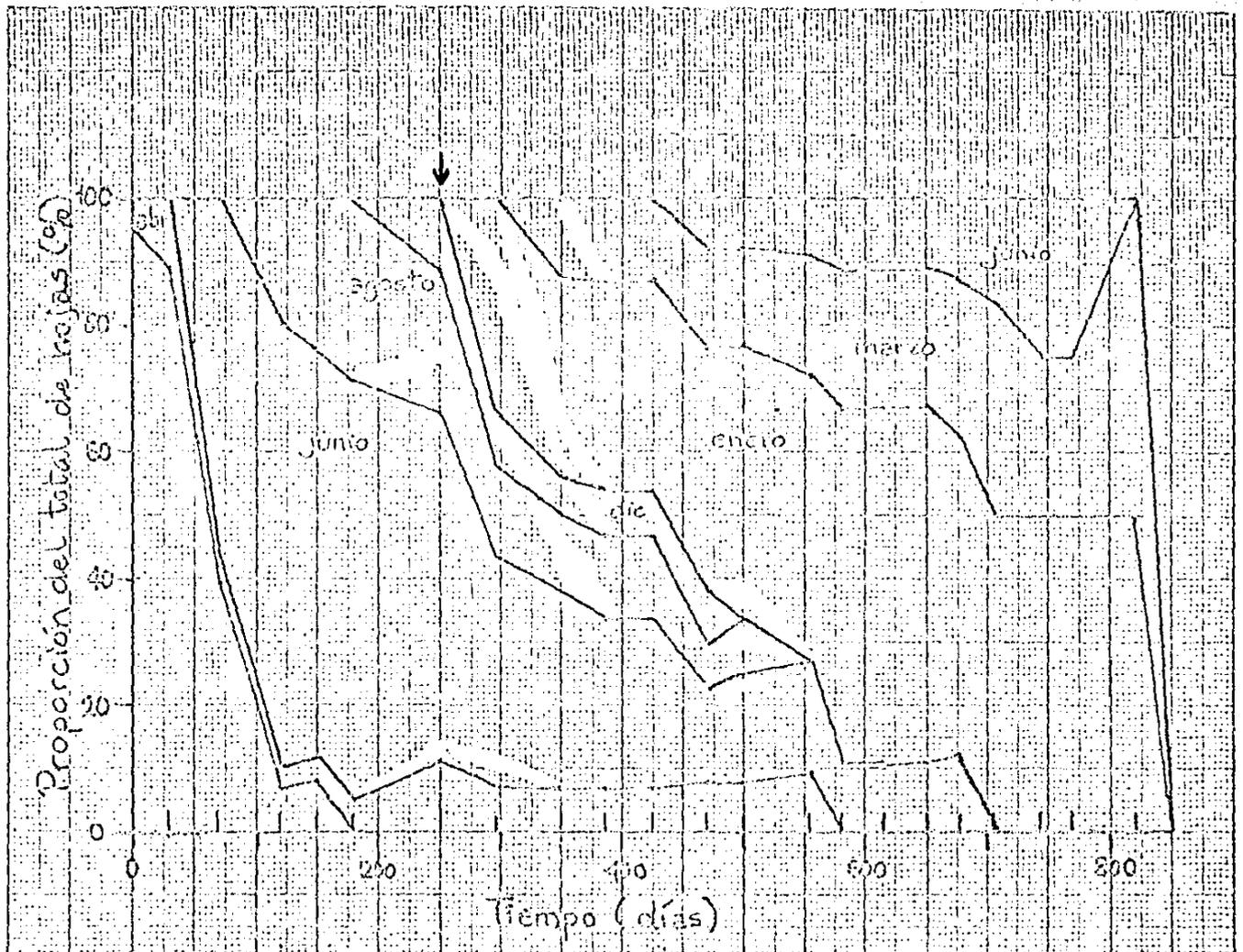


Fig.40. Estructura de edades de la población de hojas en *Myricarpa longipes* E4 (claro). Los meses indican el momento de producción de las cohortes. La flecha señala el momento a partir del cual los porcentajes de cada clase se calcularon a partir de un número pequeño ( $n < 20$ ).

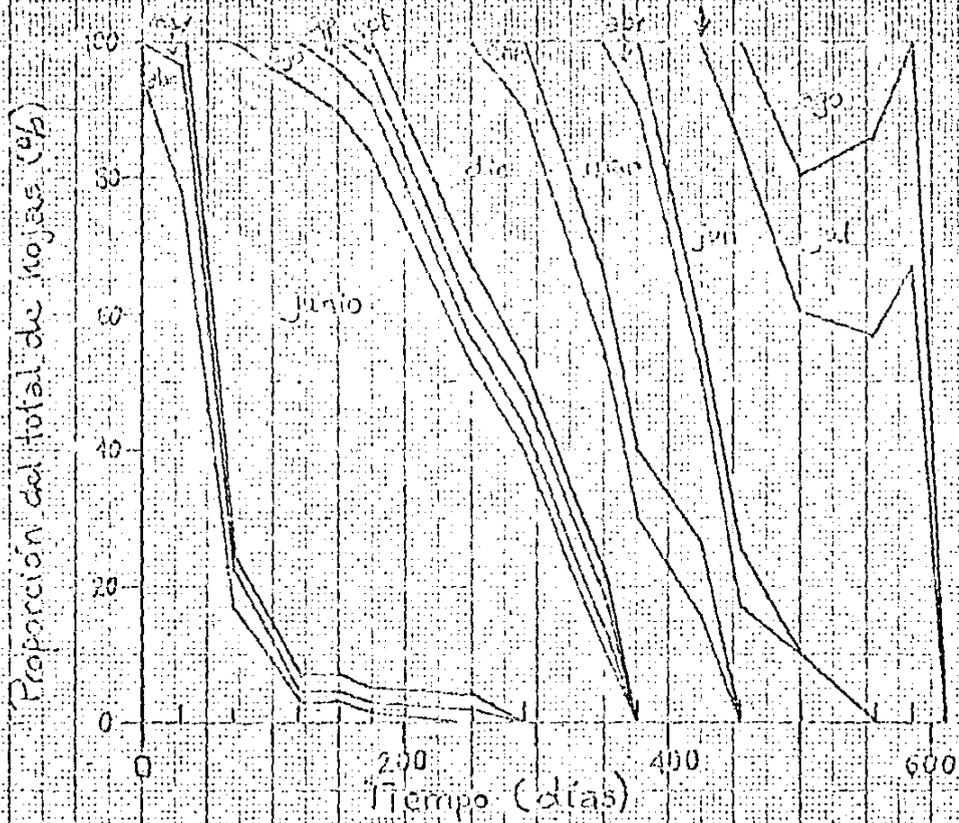


Fig.41. Estructura de edades de la población de hojas en Kyriocarpa longipes M5 (sitio abierto). Los meses indican el momento de producción de las cohortes. La flecha señala el momento a partir del cual los porcentajes de las clases de edad se calcularon sobre un número total muy pequeño ( $n < 20$ ).

1985 en M3, que es el inicio de la época de lluvias.

En M2 (selva madura) la producción de hojas fue menos frecuente que en el resto de los individuos. Por esto, la cantidad de cohortes que se superponen es menor. Además, cada cohorte permaneció por más tiempo que la mayoría de las cohortes en los otros individuos. Como se mencionó en el apartado anterior (variación temporal del número poblacional), el individuo M3 fue el único donde la población llegó a estabilizarse. Quizá por ese motivo el patrón temporal de la estructura de edades del primer año de estudio se repitió en el segundo año y en la parte del tercer año incluida (Figura 39). En este mismo individuo se observa que la estructura de edades puede variar de rama a rama y que cuando se producen hojas en cierta rama en un mes no siempre se producen hojas en las otras ramas. En la Figura 39(b) es evidente que la frecuencia de aparición de cohortes en el grupo de ramas 2 es menor que en las otras dos ramas (Figura 39, a y c). Aun así, cada una de ellas refleja el comportamiento general del total (Figura 39,d).

#### 4. Tablas de vida y esperanza de vida.

Las tablas de vida se hicieron para las cohortes más numerosas (al menos con 20 hojas), que son las siguientes: cohorte junio 1984 en M2, cohortes junio y diciembre 1984 en M3, cohorte junio de 1984 en M4 y cohortes de junio y diciembre de 1984 en M5 (Tablas 19 a 24). En realidad, la cohorte de junio 1984 no llegó a desaparecer por completo. Para poder calcular las esperanzas de vida se hizo la suposición de que las dos hojas que permanecían vivas al interrumpirse el estudio murieron dentro de los 30 días posteriores. Por ese motivo, las esperanzas de vida pueden estar ligeramente subestimadas en este individuo.

Tabla 19. Tabla de vida de las hojas de la cohorte de junio de 1984 en Myriocarya longipes M2 (selva madura)

x	Periodo	días	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$L'_x$	$T_x$	$e_x^{(1)}$	$e_x^{(2)}$
1	16/06/84 06/08	52	23	1.000	0	0	23	1196	10235	447.2	14.9
2	07/08 05/09	30	23	1.000	1	.043	22.5	675	9089	395.2	13.2
3	06/09 01/10	26	22	.957	0	.091	22	572	8414	382.5	12.7
4	02/10 12/12	72	22	.957	2	.091	21	1512	7342	356.5	11.9
5	13/12/84 26/01/85	45	20	.870	1	.050	19.5	877.5	6360	318	10.6
6	27/01 26/03	59	19	.826	1	.053	18.5	1091.5	5482.5	288.6	9.6
7	27/03 26/04	31	18	.783	1	.056	17.5	542.5	4291	243.9	8.1
8	27/04 06/06	41	17	.739	2	.118	16	656	3848.5	226.4	7.5
9	07/06 17/07	41	15	.652	2	.133	14	574	3192.5	212.3	7.1
10	18/07 21/08	35	13	.555	2	.154	12	420	2618.5	201.4	6.7
11	22/08 14/10	54	11	.478	4	.364	9	486	2198.5	199.9	6.7
12	15/10 10/11	27	7	.304	0	0	7	189	1712.5	224.6	8.2
13	11/11 11/12	31	7	.304	0	0	7	217	1523.5	217.6	7.3
14	12/12/85 16/01/86	36	7	.304	0	0	7	252	1306.5	186.6	6.2
15	17/01 09/02	24	7	.304	0	0	7	168	1054.5	180.6	5.0
16	10/02 15/03	34	7	.304	0	0	7	238	886.5	126.6	4.2
17	16/03 19/04	36	7	.304	4	.571	5	180	648.5	92.6	3.1
18	20/04 16/05	25	3	.130	1	.333	2.5	62.5	468.5	156.2	5.2
19	17/05 07/07	52	2	.087	0	0	2	260	406	203	6.8
20	08/07 07/08	31	2	.087	0	0	2	62	146	73	2.4
21	08/08 03/09	27	2	.087	0	0	2	54	84	42	1.4
22	04/09 (03/10)	(30)	2	.087	(2)	(1.000)	(1)	(30)	(30)	15	0.5
23	(04/10)	-	(0)	(0)	-	-	-	-	-	-	-

(1) en días

(2) en meses de 30 días

Tabla 20 . Tabla de vida de las hojas de la cohorte de junio de 1984 en Myriocarpa longipes M3 (claro)

x	periodo	días	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$L_x'$	$T_x$	$e_x^a$	$e_x^b$
1	16/06/84 06/08	52	60	1.000	19	.317	50.5	2626	7391.5	123.2	4.1
2	07/08 06/09	31	41	.683	9	.290	36.5	1131.5	4765.5	116.2	3.9
3	07/09 01/10	25	32	.533	8	.250	33	825	3634	113.6	3.8
4	02/10 12/12	72	24	.400	9	.375	19.5	1404	2809	117	3.9
5	13/12/84 26/01/85	45	15	.250	4	.267	13	585	1405	93.7	3.1
6	27/01 26/03	59	11	.183	2	.182	10	590	820	74.5	2.5
7	27/03 26/04	31	9	.150	6	.667	4	124	230	25.6	0.9
8	27/04 08/06	43	3	.050	2	.667	2	86	106	35.5	1.2
9	09/06 18/07	40	1	.017	1	1.000	0.5	20	20	20	0.7
10	19/07		0	0	-	-	-	-	-	-	-

a) en días

b) en meses de 30 días

Tabla 21. Tabla de vida de las hojas de la cohorte de diciembre de 1984 en Myriocarpa longipes M3 (claro).

x	periodo días	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$L_x'$	$T_x$	$e_x^a$	$e_x^b$	
1	13/12/84 26/01/85	45	27	1.000	0	.000	27	1215	4156	153.9	5.1
2	27/01 26/03	59	27	1.000	12	.444	21	1239	2941	108.9	3.6
3	27/03 26/04	31	15	.556	4	.267	13	403	1702	113.5	3.8
4	27/04 08/06	43	11	.407	4	.364	9	387	1299	118.1	3.9
5	09/06 18/07	40	7	.259	1	.143	6.5	260	912	130.3	4.3
6	19/07 21/08	34	6	.222	2	.333	5	170	652	108.7	3.6
7	22/08 12/10	52	4	.148	0	.000	4	208	482	120.5	4.0
8	13/10 10/11	29	4	.148	1	.250	3.5	101.5	274	68.5	2.3
9	11/11 12/12	31	3	.111	2	.666	2	62	172.5	57.5	1.9
10	13/12/85 16/01/86	35	1	.037	0	.000	1	35	110.5	110.5	3.7
11	17/01 09/02	24	1	.037	0	.000	1	24	75.5	75.5	2.5
12	10/02 15/03	34	1	.037	0	.000	1	34	51.5	51.5	1.7
13	16/03 20/04	35	1	.037	1	1.000	0.5	17.5	17.5	17.5	0.6
14	21/04	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-

a) en días

b) en meses de 30 días

Tabla 22 . Tabla de vida de las hojas de la cohorte de junio de 1984 en Myriocarpa longipes M4 (claro).

$x$	periodo	días	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$L'_x$	$T_x$	$e_x^{(1)}$	$e_x^{(2)}$
1	16/06/84 06/08	52	22	1.000	1	.045	21.5	1118	4028	183.1	6.1
2	07/08 06/09	31	21	.955	5	.238	18.5	573.5	2910	138.6	4.6
3	07/09 02/10	26	16	.727	2	.125	15	390	2336.5	146	4.9
4	03/10 12/12	71	14	.636	9	.643	9.5	674.5	1946.5	139	4.6
5	13/12/84 26/01/85	45	5	.227	0	0	5	225	1272	254.4	8.5
6	27/01 23/03	56	5	.227	0	0	5	280	1047	209.4	7.0
7	24/03 26/04	34	5	.227	1	.200	4.5	153	767	153.4	5.1
8	27/04 06/06	41	4	.182	0	0	4	164	614	153.5	5.1
9	07/06 18/07	42	4	.182	2	.500	3	126	450	112.5	3.8
10	19/07 21/08	34	2	.091	0	0	2	68	324	162	5.4
11	22/08 12/10	52	2	.091	0	0	2	104	256	128	4.3
12	13/10 10/11	29	2	.091	1	.500	1.5	43.5	152	76	2.5
13	11/11 12/12	31	1	.045	0	0	1	31	108.5	108.5	3.6
14	13/12/85 17/01/86	36	1	.045	0	0	1	36	77.5	77.5	2.6
15	18/01 09/02	25	1	.045	0	0	1	25	41.5	41.5	1.4
16	10/02 14/03	33	1	.045	1	1.000	0.5	16.5	16.5	16.5	0.6
	15/03		0	-	-	-					

1) en días

2) en meses de 30 días

Tabla 23. Tabla de vida de las hojas de la cohorte de junio de 1984 en Myriocarpa longipes M5 (abierto)

x	periodo	días	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$L_x'$	$T_x$	$e_x^a$	$e_x^b$
1	16/06/84 05/08	51	71	1.000	13	.183	64.5	3289.5	10676	150.4	5.0
2	06/08 05/09	31	58	.817	1	.017	57.5	1782.5	7386.5	127.4	4.2
3	06/09 30/09	25	57	.803	9	.158	52.5	1312.5	5604	98.3	1.7
4	01/10 13/12	72	48	.667	23	.479	36.5	2628	4291.5	89.4	1.9
5	14/12/84 26/01/85	44	25	.568	6	.240	22	968	1663.5	66.5	2.2
6	27/01 26/03	59	19	.322	16	.842	11	649	695.5	36.6	1.2
7	27/03 26/04	31	3	.097	3	1.000	1.5	46.5	46.5	15.5	0.5
8	27/04	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 24. Tabla de vida de las hojas de la cohorte de diciembre de 1984 en Myriocarpa longipes M5 (abierto).

x	periodo	días	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$L_x'$	$T_x$	$e_x^a$	$e_x^b$
1	14/12/84 26/01/85	44	18	1.000	1	.056	17.5	770	2000.5	111.1	3.7
2	27/01 26/03	59	17	.944	8	.471	13	767	1230.5	72.4	2.4
3	27/03 26/04	31	9	.500	3	.333	7.5	232.5	463.5	51.5	1.7
4	27/04 06/06	41	6	.333	3	.500	4.5	184.5	321	38.5	1.3
5	07/06 07/07	31	3	.167	3	1.000	1.5	46.5	46.5	15.5	0.5
6	08/07	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-

a) en días

b) en meses de 30 días

La variación de la esperanza de vida al nacer de las hojas de los distintos individuos es sorprendente. El valor de este parámetro fluctúa entre 14.9 meses en M2 y 3.7 meses en M5. En M3, la esperanza de vida al nacer de la cohorte de junio fue menor que la de la cohorte de diciembre. Lo contrario ocurrió en M5.

La mortalidad tuvo un comportamiento curioso en los distintos individuos. En M2 fue aumentando gradualmente a lo largo del año, pero repentinamente disminuyó y tuvo un valor de cero hasta que llegó la siguiente época de sequía (Tabla 19). En M3, que crece en un claro, hubo una mortalidad considerable y al menos al principio, constante (Tablas 20 y 21). En M4, se observó una tasa de mortalidad elevada al inicio, pero una vez que quedaron muy pocas hojas, éstas fueron muriendo poco a poco hasta que desapareció la cohorte. Las dos cohortes analizadas en M5 estuvieron presentes durante poco tiempo. En general, la mortalidad fue alta pero con grandes fluctuaciones (Tablas 23 y 24).

### 5. Curvas de sobrevivencia.

La mayoría de las curvas de sobrevivencia de las cohortes de hojas en Myriocarpa deben ser tomadas con cautela porque están hechas para cohortes inicialmente pequeñas. Aun así, se aprecian algunas diferencias y semejanzas entre ellas que vale la pena mencionar.

En la Figura 42 se muestran las curvas de las hojas de M2. La mayoría parecen ser intermedias entre el tipo I y el tipo II, pues aunque la mortalidad inicial es apreciable, la muerte tiende a ocurrir masivamente hacia el final del periodo de vida foliar.

En el resto de los individuos casi no se presentan curvas de este tipo, sino que tienden a ser más bien de tipo II, es decir, rectas, y con una pendiente muy pronunciada.

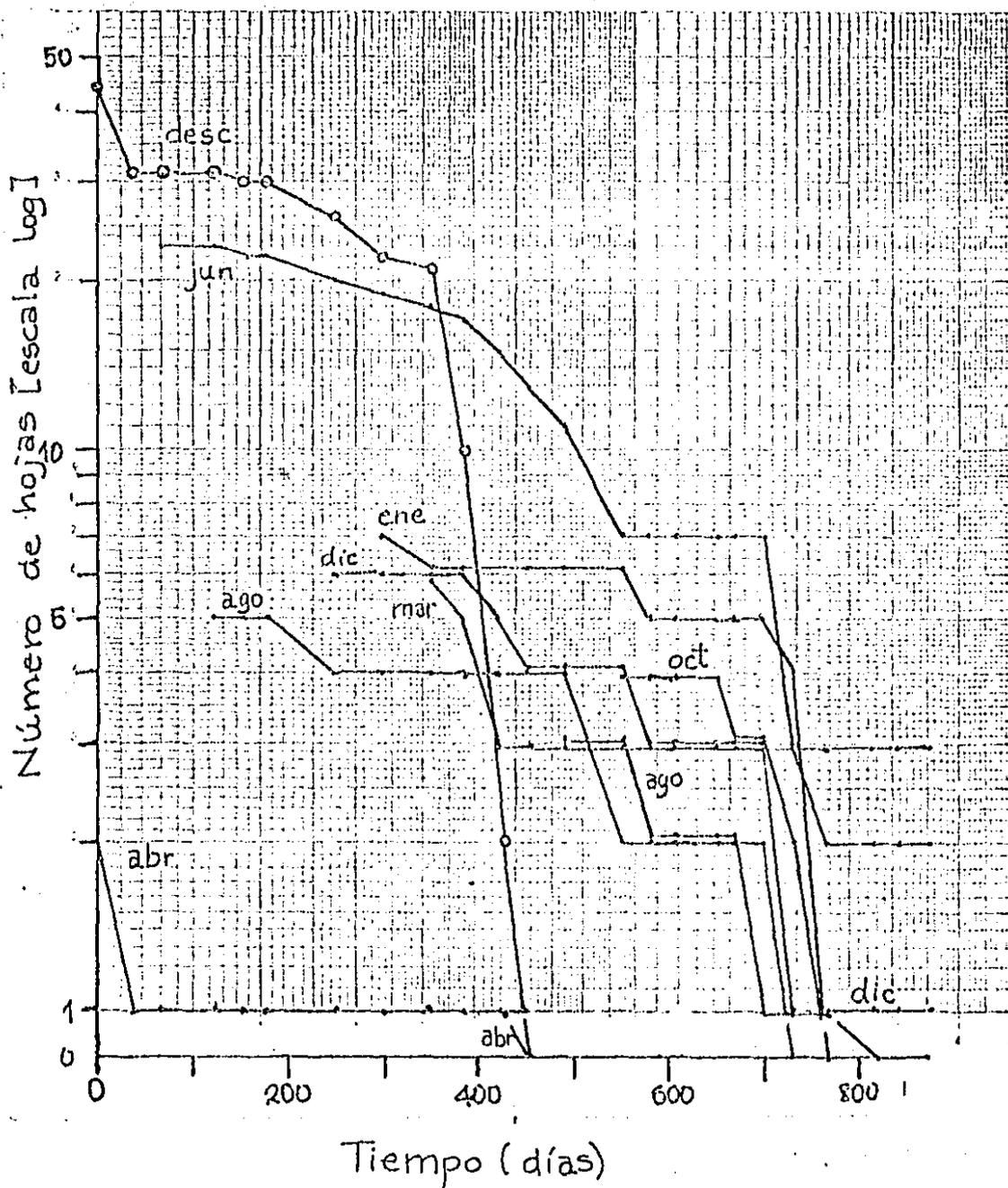


Fig.42. Curvas de sobrevivencia de cohortes sucesivas de hojas de *Myriocarpa longipes* M2 (selva madura). Los círculos abiertos corresponden a la curva de disminución poblacional de las hojas de edad desconocida. Junto a cada curva se indica el mes en que nació la cohorte correspondiente.

Número de hojas [escala log]

Tiempo (días)

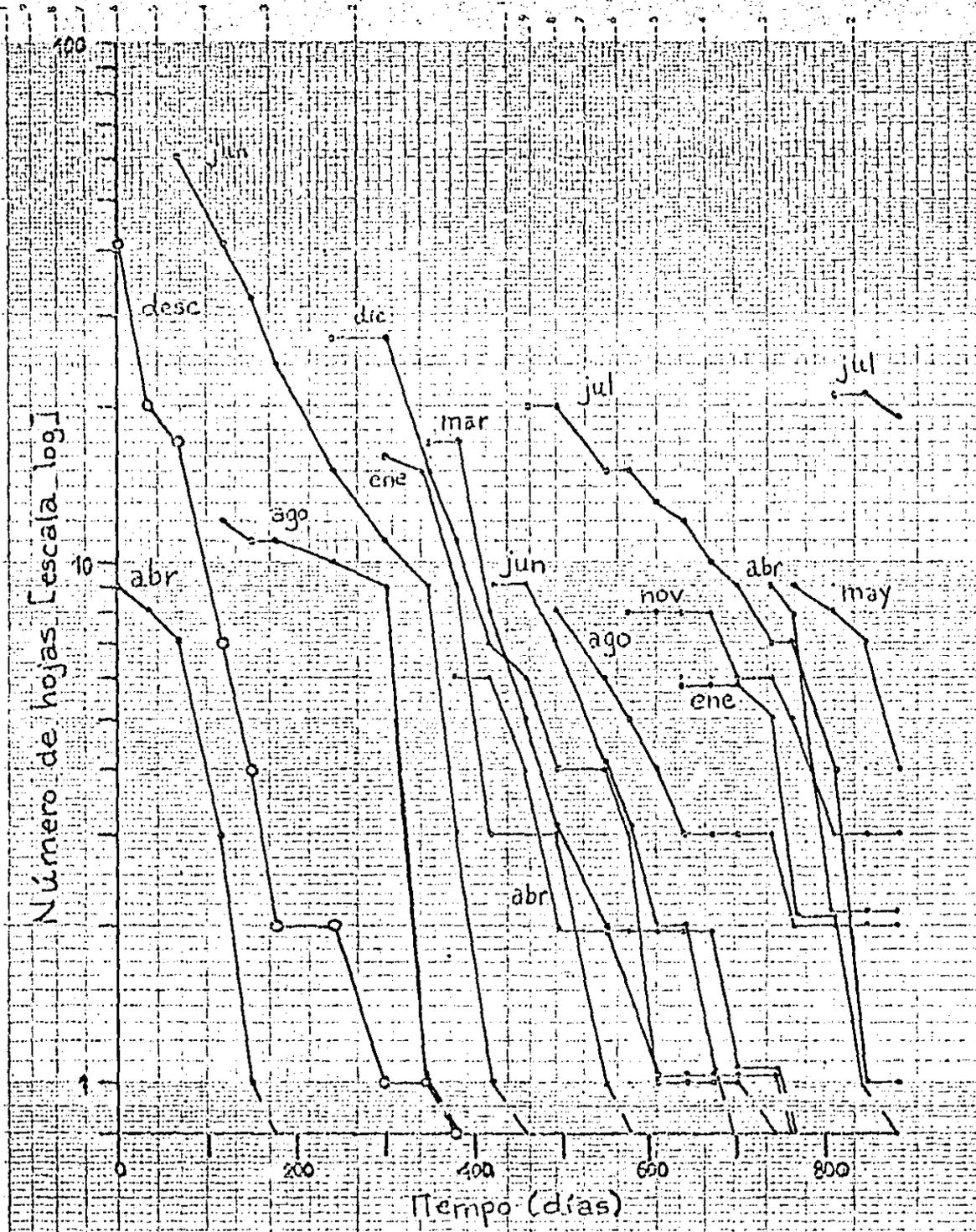


Fig. 43. Curvas de sobrevivencia de cohortes sucesivas de hojas de *Myriocarpa longipes* M3 (claro). Los círculos abiertos corresponden a la curva de disminución poblacional de las hojas de edad desconocida. Junto a cada curva se indica el mes en que nació la cohorte correspondiente (no se muestran las curvas de las cohortes con tamaño inicial  $< 5$ ).



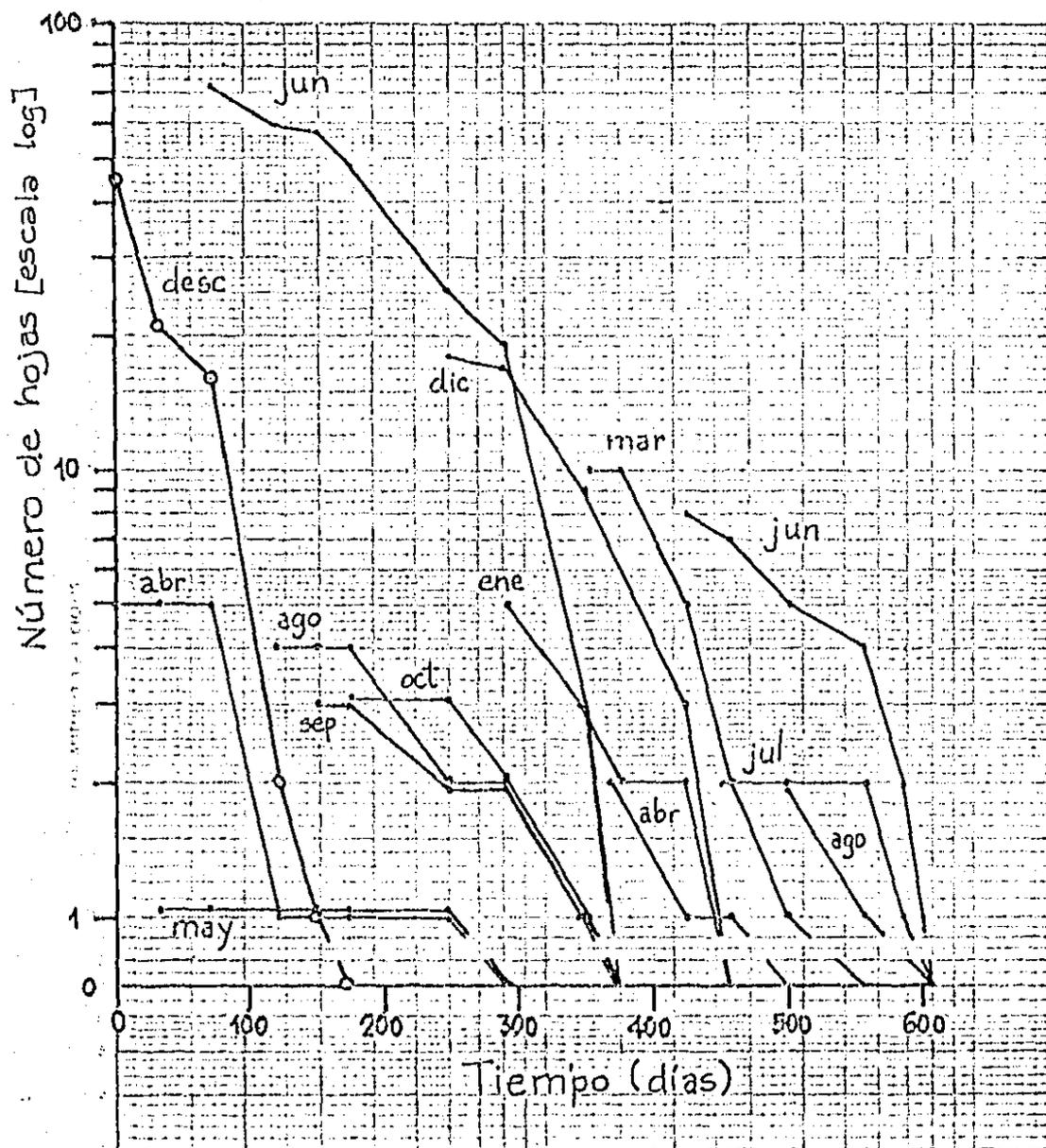


Fig. 45. Curvas de sobrevivencia de cohortes sucesivas de hojas de *Myriocarpa longipes* M5 (sitio abierto). Los círculos abiertos corresponden a la curva de disminución poblacional de las hojas de edad desconocida. Junto a cada curva se indica el mes en que nació la cohorte correspondiente.

En estas gráficas existe un comportamiento general que vale la pena describir con más detalle. Es posible trazar rectas que unan las curvas de las cohortes más numerosas por la parte superior. Esto es especialmente claro en la Figura 45 con las curvas de M5, y quizá la excepción más notable ocurre en M3, al aparecer la cohorte de julio de 1986. Pareciera que el número de hojas que se producen en cada periodo estuviera en función de una capacidad de carga que va disminuyendo de manera constante a través del tiempo. Si esa capacidad está saturada por una cohorte numerosa, la producción de hojas de las siguientes cohortes es baja. Al haber una disminución por debajo de este nivel, se producen nuevamente cohortes grandes. Si este fuera el caso, el comportamiento diferente de las gráficas de M3 (Figura 43) sería congruente con la estabilidad numérica que se alcanzó en las ramas de este individuo al final del periodo de estudio.

##### 5. Longevidad foliar promedio.

Gracias a que las hojas de esta especie viven poco tiempo, se pudieron obtener numerosos datos de longevidad exacta. Reconociendo que pueden existir variaciones de la longevidad promedio dependiendo del momento de nacimiento, se presentan las longevidades promedio con sus desviaciones estándar por cohorte y por individuo.

Como los grupos de ramas estaban un poco más separados en M2 y en M3 que en resto de los individuos, la información correspondiente se presenta por separado. En los casos donde solamente surgió una hoja en cierto periodo, se presenta el dato de longevidad pero sin asociarle un valor de dispersión. Una consecuencia de estos procedimientos fue que los promedios se calcularon con pocos datos la mayoría de las veces. Sin embargo, el cálculo de promedios gene-

Tabla 25 . Vida media (promedio aritmético) de las hojas marcadas de Myriocarpa longipes M1. Los valores están en días.

<u>Cohorte</u>	<u>N</u>	<u>Promedio</u>	<u>Desviación estándar</u>
abril 1984	3	116.17	70.47
junio	7	73.14	23.20
agosto	4	116.63	58.67

Tabla 26. Vida media (promedio aritmético) de las hojas marcadas de Myriocarpa longipes M2. Los valores están en días.

<u>Cohorte</u>	<u>N</u>	<u>Promedio</u>	<u>Desviación estándar</u>
Ramas 1			
abr 1984	1	447.50	
jun (1)	7	590.20	184.04
dic (2)	6	375.41	167.30
mar 1985	6	desconocida	
ago	3	160.70	76.34
oct	4	169.30	38.54
dic	1	18	
Ramas 2			
abr 1984	1	16.50	
jun	16	374.84	179.29
ago	5	422.80	187.40
ene	7	340.50	143.38
abr	1	20.50	

- (1) Dos hojas no murieron; el cálculo se hizo suponiendo que habían muerto a los 809 días, correspondiente al último registro.
- (2) Una hoja no murió, para el cálculo se supuso que murió a los 629 días, correspondiente a la fecha del último registro.

Tabla 27. Vida media (promedio aritmético) de las hojas marcadas de Myriocarpa longipes (M3). Los valores están en días.

Cohorte	Ramas 1			Ramas 2			Ramas 3		
	N	Prom.	D.E.	N	Prom.	D.E.	N.	Prom.	D.E.
abr 1984	3	82.33	50.20	4	125.38	31	2	76	60.5
jun	21	168.38	109.12	8	140.38	96.88	31	85.24	81.95
ago	4	200.75	34.34	0			8	171.33	85.59
sep	2	194	22.5	2	12.5	0	0		
oct	2	187.5	41	0			1	36	
dic	10	191.35	134.93	1	156.5		16	130	77.53
ene 1985	7	178.55	119.23	2	70.5		7	85.07	16.71
mar	7	75.57	28.98	1	52.5		9	136.06	109.30
abr	5	126.2	90.92	0			1	370	
jun	3	109.17	46.79	0			6	148.75	74.34
jul	9	199.83	116.54	5	desconocida		6	181.42	123.61
ago	3	63	28.89	2	desconocida		3	136.17	92.79
oct	2	122.75	78.25	0			1	201	
nov	3	desconocida		3	desconocida		2	191.5	19.5
dic	1	141		0			3	167	18.38
ene 1986	1	75.5		3	106	0	2	201	14.5
feb	0			1	82		1	95	
mar	0			0			1	87	
abr	5	desconocida		2	52	0	2	35.5	19.5
may	4	desconocida		1	26		4	desconocida	
jul	7	desconocida		7	desconocida		7	desconocida	
ago	0			0			2	desconocida	
sep	2	desconocida		3	desconocida		0		

Tabla 28. Vida media (promedio aritmético) de las hojas marcadas de Myriocarpa longipes M4. Los valores están en días.

Cohorte	N	Promedio	Desviación estándar
abr 1984	2	331.25	236.25
jun	22	183.09	150.78
ago	6	182.83	130.09
dic	1	235	
ene 1985	5	418.90	53.64
mar	2	421.75	52.25
jun	1	374	

Tabla 29. Vida media (promedio aritmético) de las hojas marcadas de Myriocarpa longipes M5. Los valores están en días.

Cohorte	N	Promedio	Desviación estándar
abr 1984	5	129.60	70.2
may	1	238	
jun	71	150.37	82.76
ago	5	166.70	70.62
sep	3	149	64.88
oct	3	143.33	39.43
dic	18	111.14	49.43
ene 1985	5	85.30	52.60
mar	10	82.05	39.09
abr	2	57.50	37
jun	8	107.94	56.98
jul	2	128.50	14.5
ago	2	48	21

rales para los individuos hubiera producido informaci3n muy burda. Tomando en cuenta estas consideraciones, se observa que la vida media es mayor en M2, uno de los individuos creciendo en selva madura. Sin tomar en cuenta los datos de las hojas que se produjeron aislados, la mayoria de los promedios son superiores a los 200 dias, con la excepci3n de los de agosto y octubre de 1965 en el grupo de ramas 1 (Tabla 26).

Sin embargo, este valor de 200 dias parece ser la cota superior de los promedios de los otros individuos; ninguno lo rebasa en M3, s3lo una cohorte de cinco hojas de M4 y ninguna en M5. De cualquier manera, las desviaciones estandar asociadas a cada promedio son un claro reflejo de la variabilidad tan grande de la longevidad de las hojas en estas ramas. A partir de estos datos no es claro que la longevidad foliar en esta especie varie dependiendo del momento de producci3n de hojas (Tablas 27 a 29).

## SEGUNDA PARTE: CRECIMIENTO DE LAS HOJAS.

El objetivo que se perseguia en particular al hacer la descripci3n del crecimiento foliar era tener un criterio objetivo para determinar el momento en que las hojas pueden dejar de considerarse juveniles en cada rama. Aunque originalmente se pretendia hacer la descripci3n del crecimiento de las hojas de las tres especies, esto no tenia mucho sentido para Myriocarpa si las colectas se realizaban mensualmente, ya que muchas de las hojas no duraban vivas ni siquiera este periodo. Hubiera sido necesario aumentar la frecuencia de las colectas, por ejemplo, cada semana, pero esto no fue

posible.

#### A. Sapranthus microcarpus

Las Figuras 46 a 49 muestran las curvas de crecimiento de las hojas de Sapranthus en términos del área foliar ( $\text{cm}^2$ ), peso seco (g) y peso específico ( $\text{g}/\text{cm}^2$ ). Todas las gráficas están construidas a partir de dos tipos de datos. Los símbolos abiertos representan los datos de las hojas que fueron marcadas específicamente para esta parte de la investigación, es decir, las 120 hojas que fueron marcadas fuera de las ramas de estudio, de las cuales se colectaron al azar 20 hojas en cada fecha de observación. Esto significa que los datos se obtuvieron a partir de un muestreo destructivo, donde cada punto representa diferentes hojas. Los símbolos cerrados corresponden con las hojas que estaban en las ramas marcadas. Estas pertenecen a diferentes categorías de edad, dependiendo de la rama en cuestión. Si eran hojas de la cohorte de 1986, la posición en el eje horizontal es la misma que la de las hojas marcadas. En cambio, cuando eran hojas de cohortes más viejas, se ubicaron en una parte de la escala de tiempo que se distingue del resto de la gráfica por medio de líneas interrumpidas. Estos puntos representan hojas que tienen uno, dos o hasta tres años más que las hojas de los símbolos abiertos. En la parte baja de la gráfica, donde se encuentra la curva de crecimiento en términos de peso específico, no se han distinguido los dos tipos de datos con símbolos diferentes. Esto no era necesario porque la escala, siendo igual a la de la parte superior, no permitía esta confusión. El ajuste de las curvas se hizo a ojo.

Respecto al crecimiento en área foliar, en las cuatro gráficas se

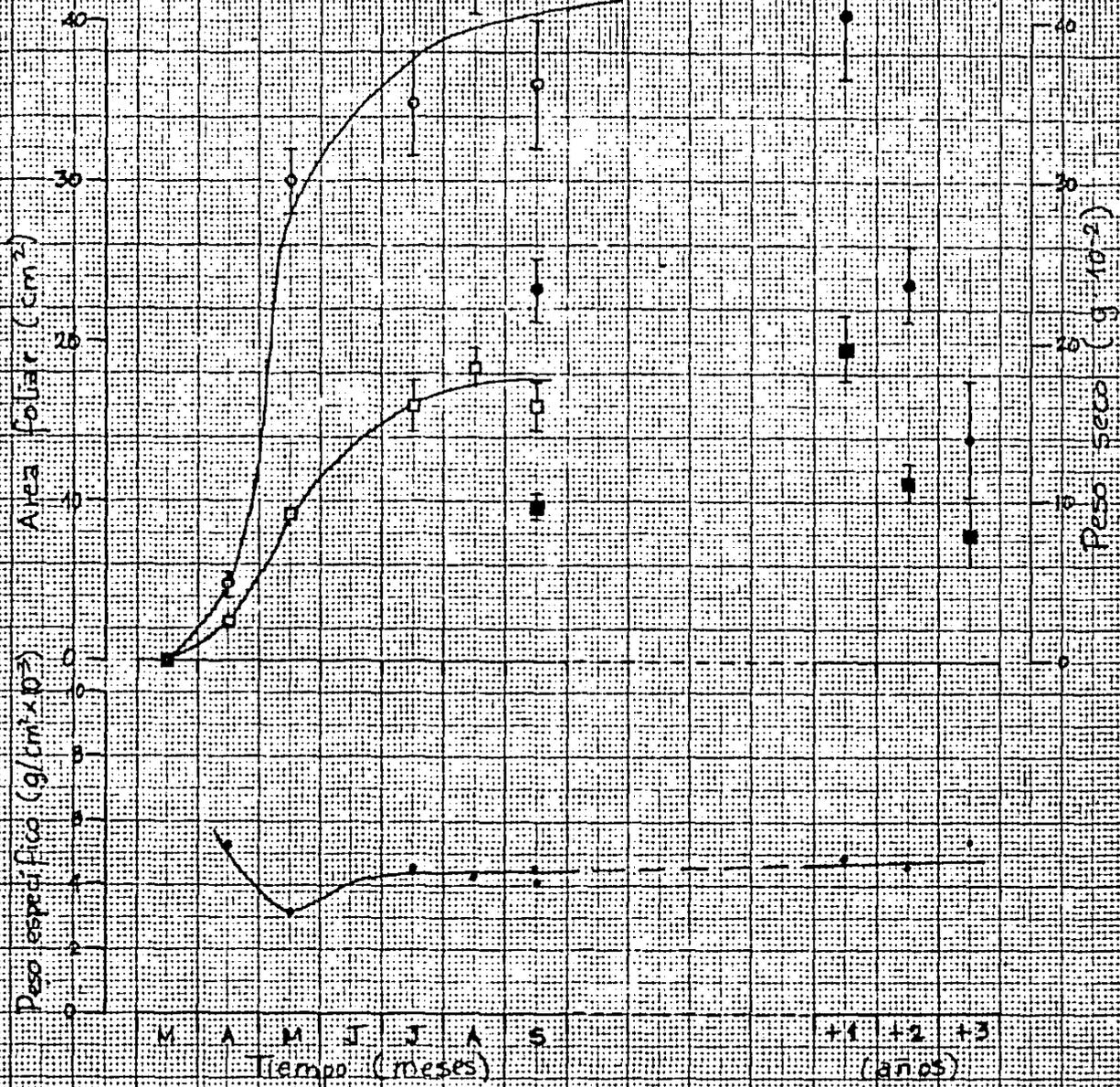


Figura 46. Curvas de crecimiento de las hojas de *Sabranthus microcarpus* SI en términos de su área foliar (o), peso seco (□) y peso específico (●). Las figuras abiertas en la parte superior corresponden a las hojas de la cohorte de 1986 que fueron marcadas para esta parte del estudio. Las figuras cerradas son de las hojas en las ramas marcadas que pertenecen a diferentes cohortes, incluyendo la de 1986. (Se graficaron los promedios y los errores estándar).

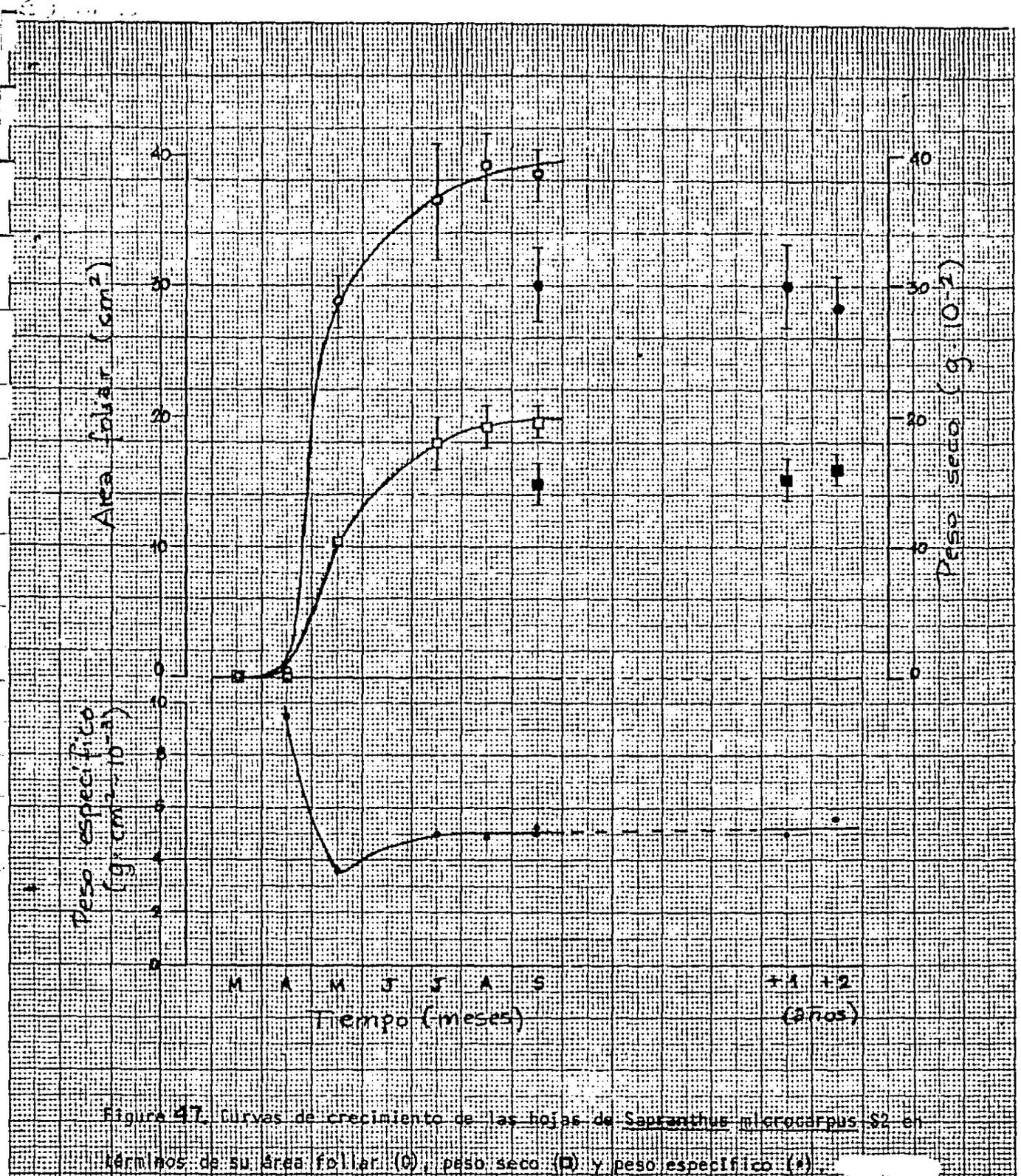


Figura 47. Curvas de crecimiento de las hojas de *Sapranthus microcarpus* S2 en términos de su área foliar (O), peso seco (□) y peso específico (▲).

Para la simbología ver la figura 46. (Se graficaron los promedios y los errores estándar).

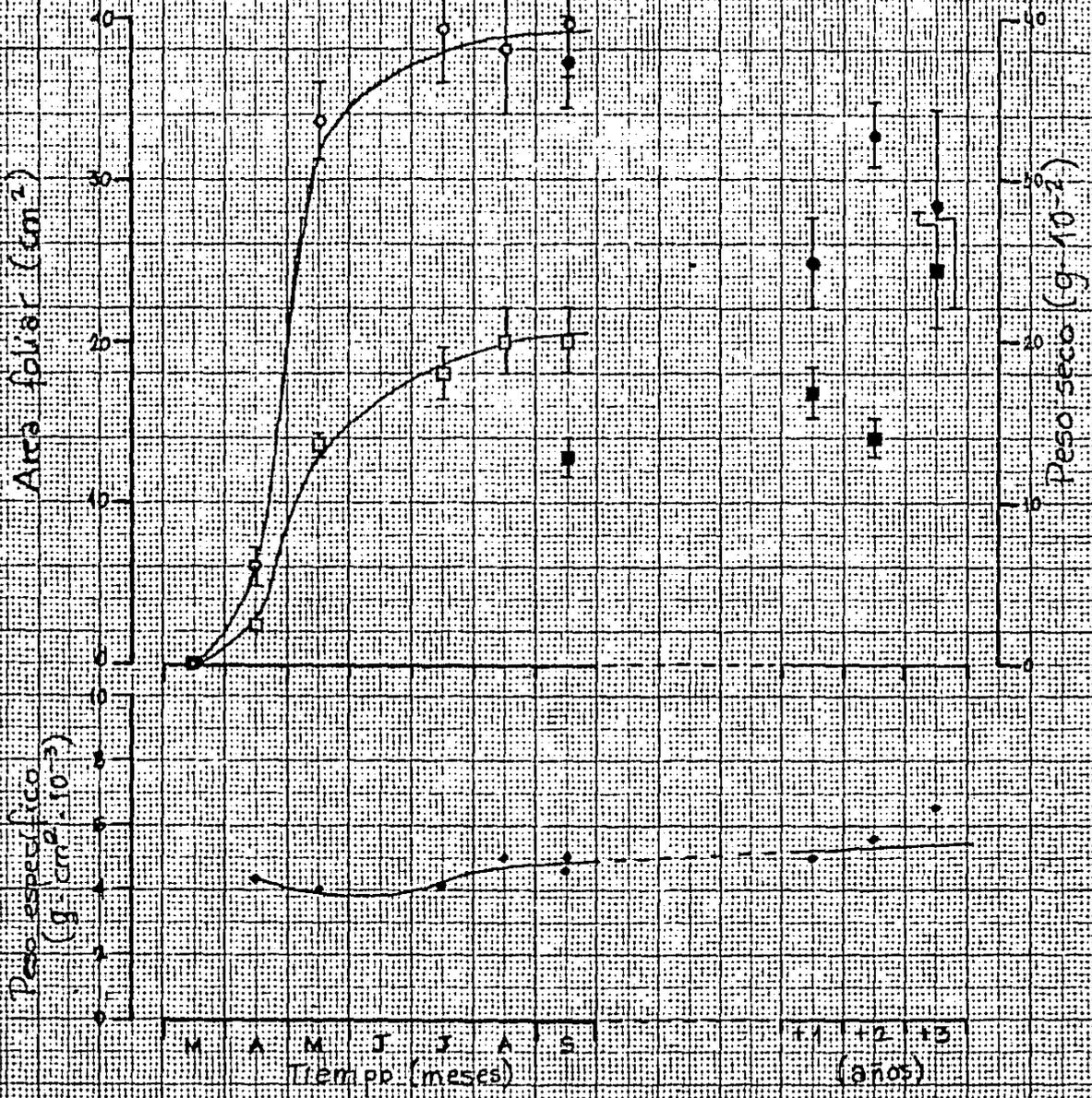


Figura 48. Curvas de crecimiento de las hojas de *Sabranthus microcarpus* S3 en términos de su área foliar (o), peso seco (□) y peso específico (Δ). Para la simbología ver la figura 46. (se graficaron los promedios y los errores estándar).

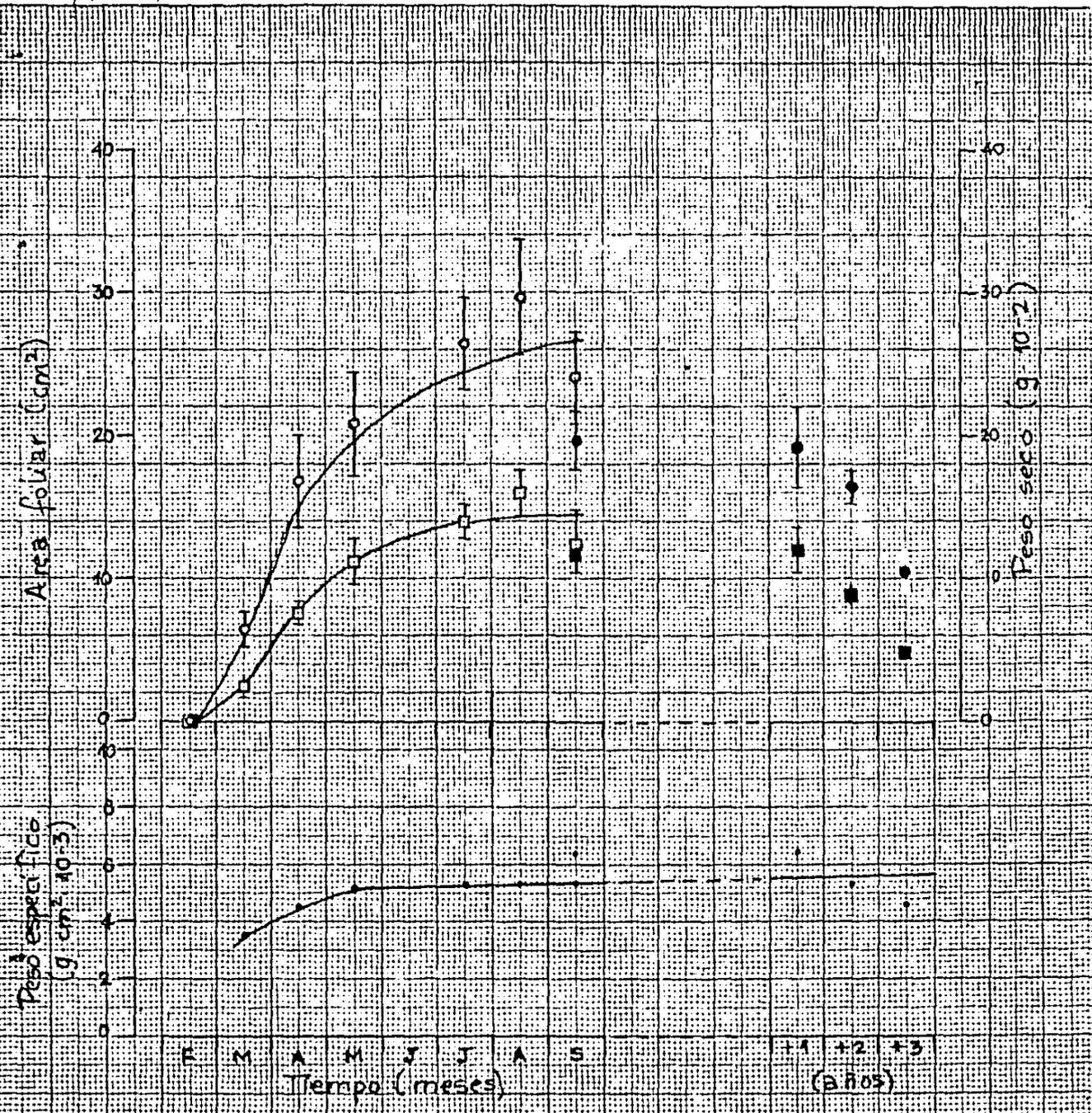


Figura 49. Curvas de crecimiento de las hojas de *Sapranthus microcarpus* S4 en términos de su área foliar (○), peso seco (□) y peso específico (●). Para la simbología ver la figura 46. (Se graficaron los promedios y los errores estándar).

observa que las curvas son de forma sigmoïdal, donde fue posible conocer el límite de crecimiento. En todos los individuos éste se encuentra alrededor de los 40 cm<sup>2</sup>, excepto en el caso de S4 donde aparentemente la estabilización se presenta alrededor de los 25 cm<sup>2</sup>.

Las formas de las curvas de crecimiento en peso seco son prácticamente iguales, ya que todas se estabilizaron entre los 15 y 20 centésimas de gramo en promedio por hoja. A pesar de que estas dos variables mostraron el mismo comportamiento de estabilización, **(es)** hay que notar que el periodo de crecimiento intenso no tuvo la misma duración en todos los casos: en S4 la estabilización se hizo aparentemente hasta el final de la gráfica.

El pico invertido inicial en las gráficas de crecimiento en peso seco indica que en determinado periodo juvenil de las hojas, el crecimiento en área foliar es más rápido que en peso seco. Pasado este periodo inicial, se alcanza un valor tan estable y poco variable a través del tiempo, que no fue posible graficar los errores estándar.

Casi en todos los casos, los valores promedio de las hojas de las ramas marcadas (símbolos cerrados) son más bajos que los últimos puntos de la curva de crecimiento, es decir, de hojas con menor edad que las primeras.

Si definiéramos de manera arbitraria la juventud de una hoja como el periodo en el que continúa creciendo antes de llegar a su tamaño o peso definitivo, a partir de estas gráficas puede decirse que la juventud de las hojas de Sapranthus dura entre tres y cinco meses, independientemente de que lleguen a vivir por uno, dos o tres años.

## B. Pseudolmedia oxyphyllaria

Las curvas de crecimiento de las hojas de Pseudolmedia se muestran en las Figuras 50 a 54. Al igual que en Sapranthus, en las gráficas se han incluido los datos de las cohortes más viejas de las ramas marcadas. Estos se reconocen por los símbolos negros que están a la derecha. En la mayoría de los casos sólo está representada la cohorte 1985, con excepción de la rama baja de P1, donde existen hojas de tres generaciones distintas.

La gráfica de P3 se hizo de manera un poco distinta. Los datos de las hojas más viejas (cohorte 1985) no fueron obtenidos al mismo tiempo que se colectaron las hojas de septiembre de 1986, cuando se finalizó el estudio, sino que fueron hojas colectadas en marzo de ese año, cuando ya habían brotado las hojas de la nueva cohorte. Estas son, por así decirlo, las últimas sobrevivientes de la cohorte 1985 y su tamaño es el que tenían exactamente antes de morir. Por esa razón la escala de tiempo está totalmente interrumpida y no unida por medio de línea punteada, como en los otros casos.

El crecimiento en peso seco y área foliar sigue un patrón sigmoide, con dos periodos cortos de crecimiento, uno lento y el otro rápido, seguidos por la meseta que representa el valor máximo promedio de las dos variables. La excepción a este comportamiento general ocurre en P3, ya que en este individuo el periodo de crecimiento rápido se prolonga por más tiempo y la etapa de estabilización no se percibe tan claramente. Además, estas son las hojas que alcanzaron un menor tamaño en septiembre de 1986, ya que el promedio apenas llegó a los 30 cm<sup>2</sup>, mientras que en todos los otros casos rebasó los 40 cm<sup>2</sup>. Estos resultados son curiosos, porque las

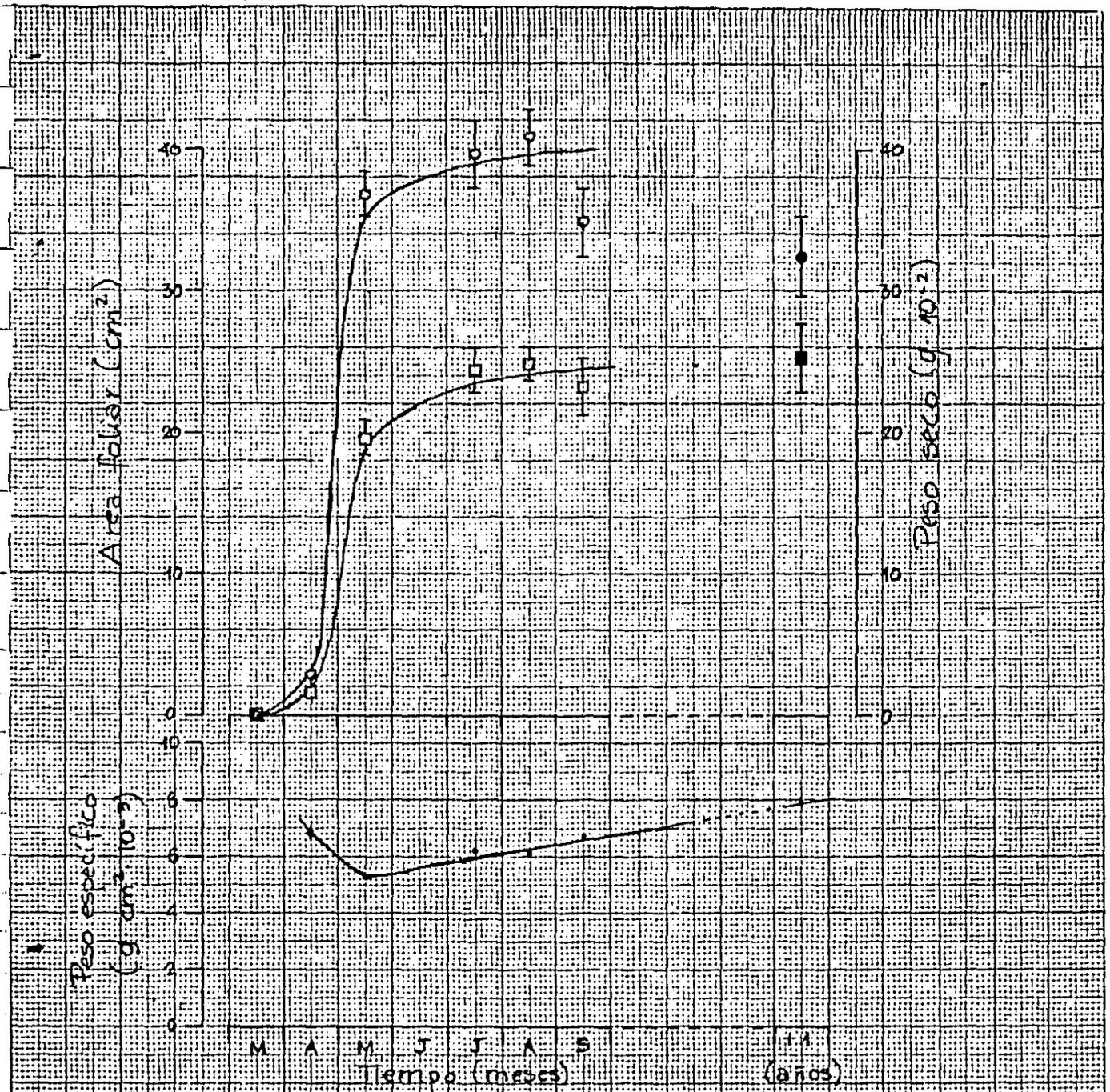


Figura 50. Curvas de crecimiento de las hojas de *Pseudotsedra oxyphyllaria* Pl (rama alta) en términos de área foliar (○), peso seco (□) y peso específico (●). Las figuras abiertas en la parte superior corresponden a las hojas de la cohorte de 1986 que fueron marcadas para esta etapa de estudio. Las figuras cerradas son de las hojas en las ramas marcadas que pertenecen a diferentes cohortes, incluyendo la de 1986. Se graficaron los promedios y los errores estándar.

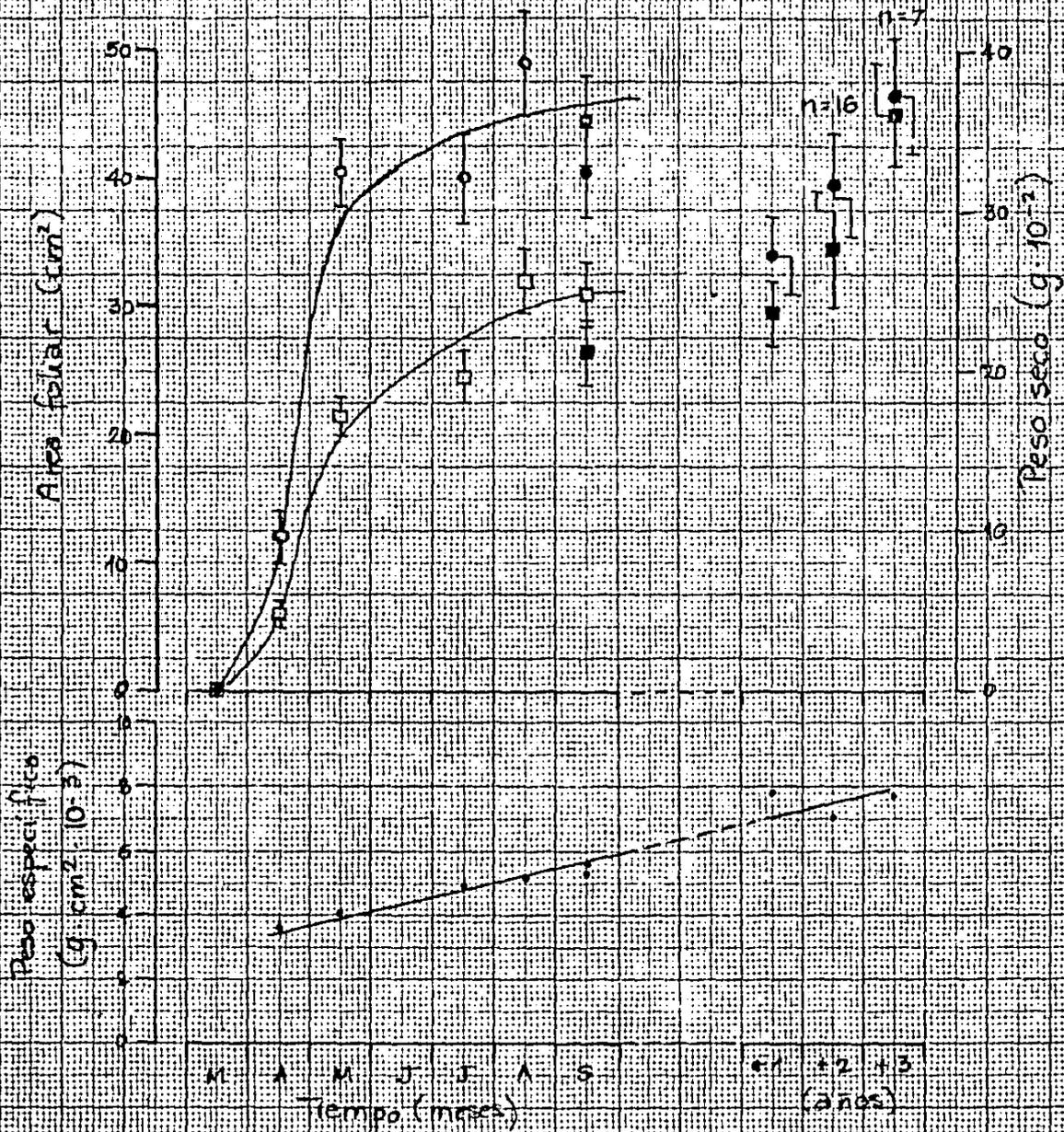


Figura 51. Curvas de crecimiento de las hojas de *Pseudotsedea oxyphylla* PI (rara baja) en términos de área foliar (o), peso seco (■) y peso específico (▲). Para la simbología ver la figura 50. Se graficaron los promedios y los errores estándar.

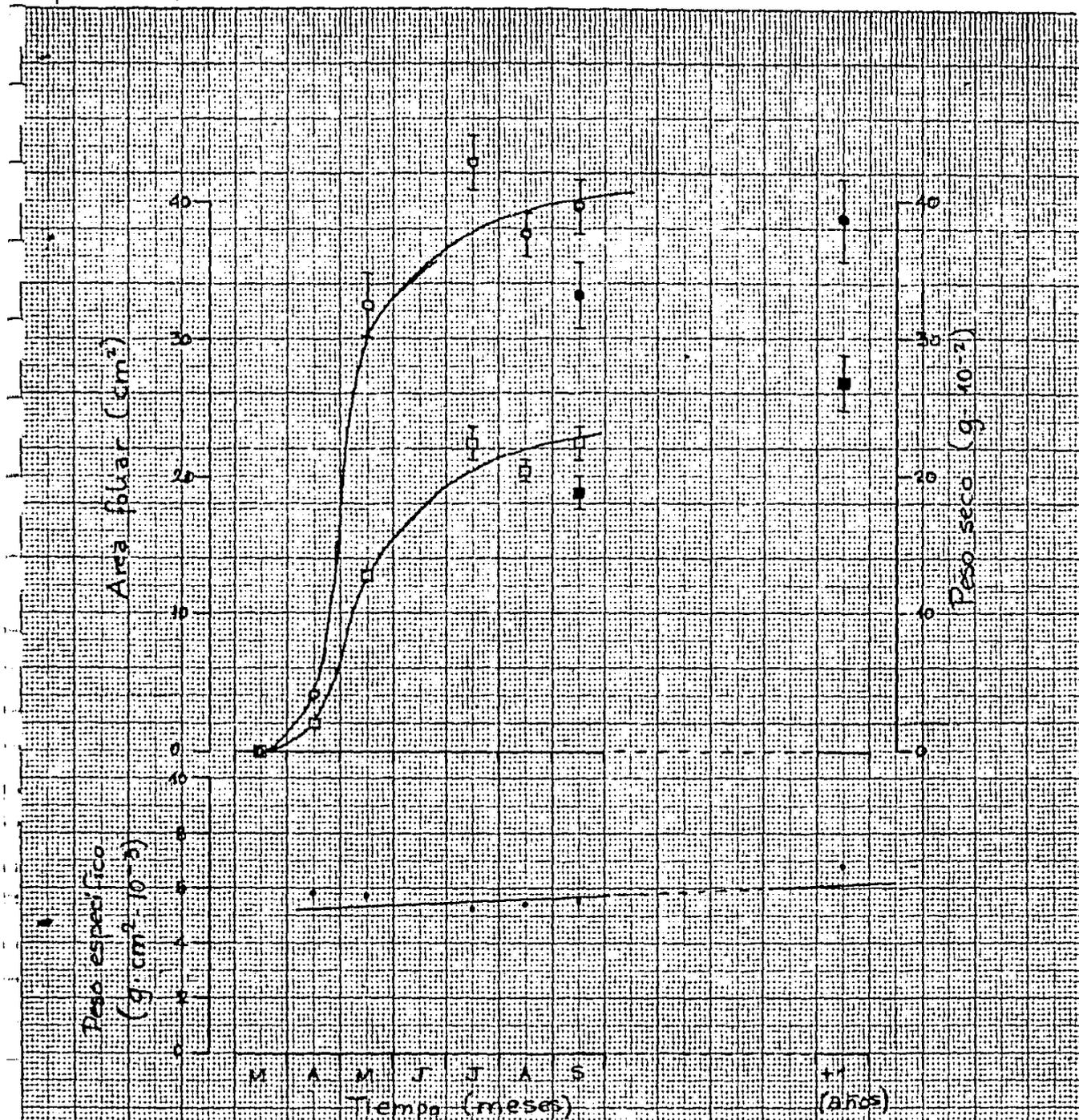


Figura 52. Curvas de crecimiento de las hojas de *Pseudocarya oxyphylla* L. PZ (rama alta) en términos de área foliar (○), peso seco (□) y peso específico (\*). Para la simbología ver la figura 50. Se graficaron los promedios y los errores estándar.

- Pseudo 2-bola

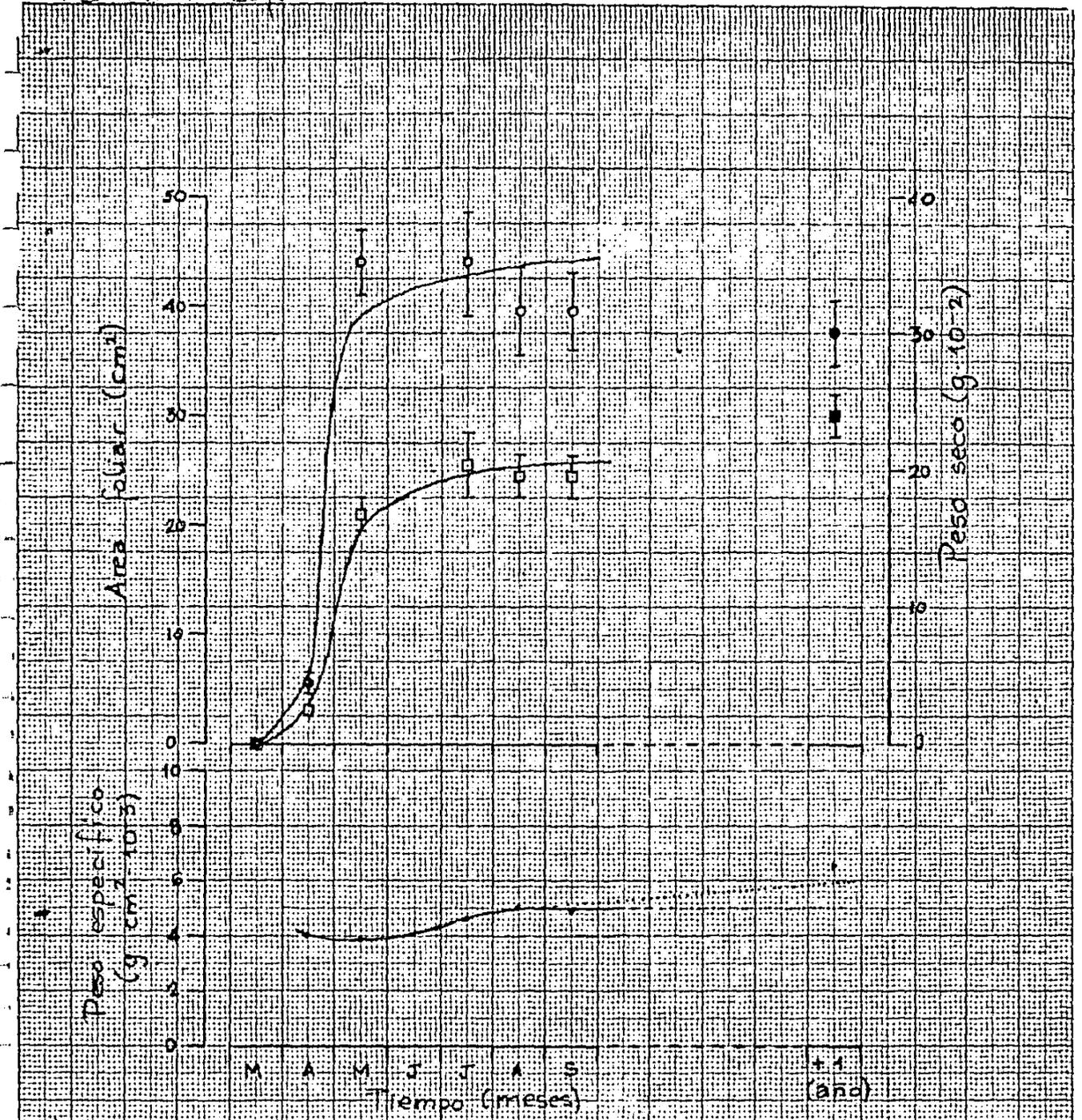


Figura 53. Curvas de crecimiento de las hojas de *Pseudonedia cyphyllaria* PZ (rama baja) en términos de área foliar (○), peso seco (◻) y peso específico (▲). Para la simbología ver la figura 50. Se graficaron los promedios y los errores estándar.

*Pseudoluedia* # 3

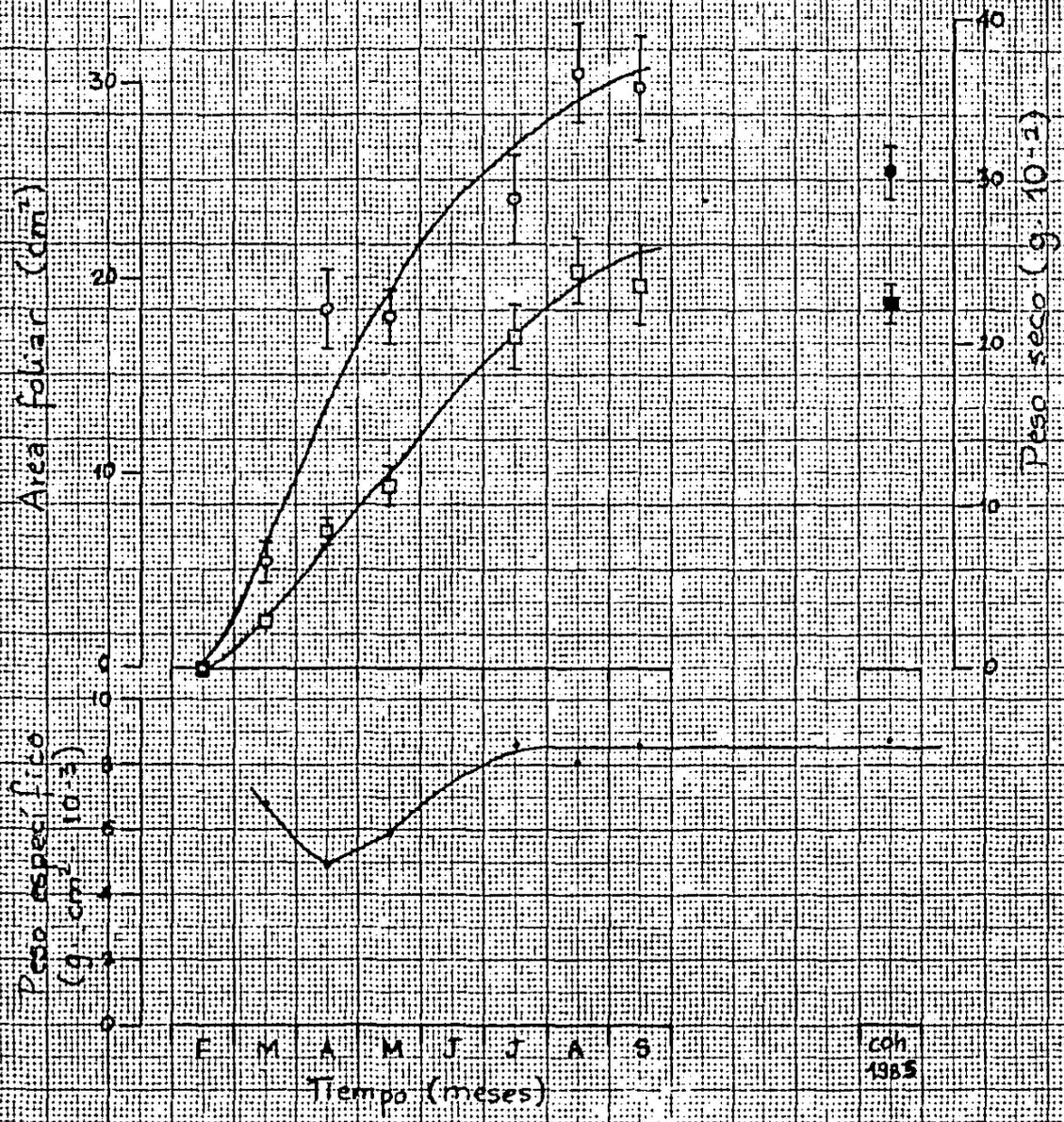


Figura 54. Curvas de crecimiento de las hojas de *Pseudoluedia oxyphyllaria* P3 en términos de área foliar (○), peso seco (□) y peso específico (●). Para la simbología ver la figura 50. Se graficaron los promedios y los errores estándar.

hojas más pequeñas y que vivirán más tiempo son las que tardan más tiempo en llegar a su tamaño final. Por otra parte, no se aprecia ninguna diferencia importante entre las curvas de las hojas en las ramas bajas y altas de P1 y P2.

→ El crecimiento en peso específico es diferente en algunos casos a los que sucedió en Sapranthus. En dicha especie, después de las fluctuaciones iniciales causadas por el crecimiento diferencial del área foliar y del peso seco, el peso específico se convirtió prácticamente en una función constante. En cambio, en las dos ramas de P1, la curva tuvo una pendiente positiva y constante, lo que indica que hay un aumento permanente de la cantidad de materia seca acumulada por cm<sup>2</sup> de hoja. En P2 sucede lo mismo, pero la pendiente es menor. En P3 el peso específico sí se estabiliza después de un periodo de aproximadamente 4 meses en los que la curva tiene un pico invertido muy amplio, donde el área foliar aumenta más rápidamente que el peso seco.

En P1 y P2, el periodo juvenil de la hoja no parece prolongarse por más de tres meses, independientemente del tiempo que vayan a durar vivas en el árbol. En P3 es difícil decidir en qué momento una hoja deja de ser joven, a menos que se utilice el peso específico como criterio.

### TERCERA PARTE: VARIACION EN LA LONGEVIDAD FOLIAR

En esta última sección de los resultados se exploran algunos factores que producen variabilidad en la longevidad de las hojas, y asimismo se prueban, con criterios estadísticos, las hipótesis planteadas al principio del trabajo. No se pudieron hacer todas las comparaciones que se hubiera deseado. En algunos casos hubo limita-

ciones por el número o tipo de los datos obtenidos, o por las características del diseño usado (número de individuos, de ramas y de hojas en cada caso).

En primer lugar se probó el efecto de la altura de las hojas en la copa. La prueba sólo se pudo aplicar a los datos de P1 y P2, los únicos individuos con ramas marcadas a dos alturas. El resultado no fue consistente en ambos individuos (Tabla 30). En P1, la longevidad fue significativamente menor en la rama alta que en la rama baja, pero en P2 la longevidad de las hojas de las dos ramas fue estadísticamente igual.

Otro aspecto que se investigó fue la variación de la longevidad entre años. Para esto, los datos impusieron serias limitaciones al hacer las comparaciones. De Sapranthus y Pseudolmedia prácticamente no se sabía nada de la longevidad de hojas que fueran de 1984. En Myriocarpa el tamaño de las cohortes fue en general muy pequeño. Por lo tanto, la comparación sólo se hizo entre las cohortes de 1984 y 1985 en P3 (Tabla 31). El resultado fue inesperado porque la diferencia entre ambos años fue altamente significativa, y eso que no se usaron para la comparación los datos de las hojas que estaban en la parte de la rama que se cayó a principios de 1984.

Una de las hipótesis más relevantes respecto a la longevidad de las hojas es la de su reducción por el efecto de los herbívoros. Esta hipótesis se probó comparando la longevidad de las hojas sanas con la de las que fueron registradas en algún momento como depredadas, enfermas (atacadas por patógenos), o ambas, tanto para Sapranthus como para Pseudolmedia.

Como en la primera especie hubo muchas hojas que no murieron, se hizo la comparación de categorías por medio de una tabla de contingencia de 2 X 2, con  $\chi^2$  como criterio de prueba. En ninguno de los

Tabla 30. Comparación entre la longevidad de hojas de las ramas altas y ramas bajas en Pseudolmedia oxyphyllaria (prueba de Mann-Whitney de dos colas, con  $\alpha = 0.05$ ).

Rama alta (n)	Rama baja (n)	U	U'	z	p
P 1					
30	30	693.5	606.5	3.61	0.0004
P 2					
18	18	206	218	1.41	ns

Tabla 31. Comparación entre hojas de las cohortes 1984 y 1985 en Pseudolmedia oxyphyllaria P3 (prueba de Mann-Whitney de dos colas, con  $\alpha = 0.05$ ).

Cohorte 1984 (n)	Cohorte 1985 (n)	U	U'	z	p
30	30	785	115	4.96	$< 10^{-5}$

Tabla 32. Comparación entre la longevidad de las hojas sanas vs. hojas depredadas y/o enfermas en Sapranthus microcarpus (prueba de  $\chi^2, \alpha = 0.05$ )

Sapranthus S1

Murieron

	SI	No		
Sanas	21 (20.6)	24 (24.4)	45	$\chi^2 = 0.06$ ns
Depredadas	6 (6.4)	8 (7.6)	14	
	27	32	59	

Sapranthus S2

Murieron

	SI	No		
Sanas	26 (24.7)	14 (15.3)	40	$\chi^2 = 0.53$ ns
Depredadas	11 (12.3)	9 (7.7)	20	
	37	23	60	

Sapranthus S3

Murieron

	SI	No		
Sanas	57 (53.4)	5 (8.6)	62	$\chi^2 = 3.35$ ns
Depredadas	55 (58.6)	13 (9.4)	68	
	112	18	130	

Sapranthus S4

Murieron

	SI	No		
Sanas	82 (84.4)	14 (11.6)	96	$\chi^2 = 3.31$ ns
Depredadas	20 (17.58)	0 (.241)	20	
	<del>120</del> 102	14	116	

cuatro individuos se obtuvieron resultados significativos (Tabla 32).

La prueba que se aplicó para las hojas de Pseudolmedia (Mann-Whitney) es más potente que <sup>la</sup> de  $\chi^2$ . Sin embargo, sólo en una de las ramas se detectó una diferencia significativa. El valor de significancia obtenido en esta comparación ( $0.05 > p > 0.01$ ) fue el único entre todos los otros resultados significativos que estuvo por arriba de  $p = 0.001$  (Tabla 33).

La otra hipótesis importante se refiere al efecto del ambiente en el que crece la planta en la longevidad foliar individual: se espera que la longevidad de las hojas disminuya conforme aumentan los niveles lumínicos. Para probar esta hipótesis se hicieron comparaciones entre las hojas de los árboles en cada uno de los ambientes considerados: selva madura, borde de claro, claro y sitio abierto. Antes de realizar las comparaciones, antes era necesario otro paso. Debido a que había dos ramas en tres de los cuatro individuos de Sapranthus, había que probar si la longevidad era igual en ambas antes de mezclar los datos respectivos. El resultado de estas comparaciones se muestra en la Tabla 34. No hubo diferencias entre las dos ramas de S1 y S3, pero sí entre las dos ramas de ... de S4. Esto fue tomado en cuenta para las siguientes pruebas.

Las comparaciones globales dentro de cada especie aparecen en la Tabla 36. Sólo se compararon las hojas de las ramas bajas de Pseudolmedia ya que no había ramas altas en P3. La prueba de Kruskal-Wallis tuvo un resultado significativo, y la comparación múltiple mostró que la longevidad foliar en los tres individuos es diferente. Es decir, no sólo hubo diferencias significativas entre el árbol del sitio abierto y los de la selva, sino que además las hubo entre los dos de la selva.

Tabla 33. Comparación entre la longevidad de las hojas sanas vs. depredadas/enfermas en Pseudolmedia oxyphyllaria (prueba de Mann-Whitney de dos colas con  $\alpha = 0.05$ ).

Individuo	Rama	n <sub>1</sub>	n <sub>2</sub>	U	U'	U <sub>0.05(2), n<sub>1</sub>n<sub>2</sub></sub>	P
P 1	alta	19	19	155.5	205.5	369	ns
	baja	8	14	41.5	70.5	86	ns
P 2	alta	8	20	31.5	128.5	119	.05 > p > .01 *
	baja	5	13	29.5	35.5	53	ns

\* en esta rama, la vida media de las hojas depredadas/enfermas fue 504.06, y la vida media de las hojas sanas fue 446.2 días.

Tabla 34. Comparación entre la longevidad de la rama 1 y la rama 2 en Sapranthus microcarpus S1, S3 y S4 (prueba de Mann-Whitney de dos colas, con  $\alpha = 0.05$ ).

rama 1 (n)	rama 2 (n)	U	U'	z	p
17	17	192	S 1 97	1.65	ns
30	30	452.5	S 3 447.5	4.43 X 10 <sup>-2</sup>	ns
30	30	298	S4 602	2.24	0.0252

Tabla 35. Comparación de la longevidad de las hojas de la parte proximal y distal de la rama 1 en Sapranthus S4 (prueba de Mann-Whitney de dos colas con  $\alpha = 0.05$ )

Proximal (n)	Distal (n)	U	U'	z	p
30	30	81	819	5.45	< 10 <sup>-5</sup>

Tabla 36. Efecto del ambiente en la longevidad de las hojas. Comparación entre la longevidad de las hojas en selva, claro y sitio abierto en las tres especies estudiadas (prueba de Kruskal-Wallis -análisis de varianza por rangos- y comparación múltiple por rangos). Los datos subrayados juntos no difieren significativamente.

<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>			
Individuo	Ambiente	n	
P1	selva	18	H = 34.24 p < 0.001
P2	selva	18	
P3	abierto	18	
	P1	---	*** = (p < 0.001) <u>P1</u> <u>P2</u> <u>P3</u>
	P2	*** ---	
	P3	*** *** ---	
		P1   P2   P3	

<u>Sapranthus microcarpus</u>			
Individuo	Ambiente	n	
S1	selva	30	H = 28.51 p < 0.001
S2	selva	30	
S3	borde claro	30	
S4-1	borde claro	30	
	S1	---	*** = (p < 0.001) <u>S1</u> <u>S2</u> <u>S3</u> <u>S4-1</u>
	S2	ns ---	
	S3	*** *** ---	
	S4	*** *** ns ---	
		S1   S2   S3   S4-1	

<u>Sapranthus microcarpus (cont.)</u>			
Individuo	Ambiente	n	
S1	selva	30	H = 54.39 p < 0.001
S2	selva	30	
S3	borde claro	30	
S4-2	borde claro	30	
	S1	---	*** = (p < 0.001) <u>S1</u> <u>S2</u> <u>S3</u> <u>S4-2</u>
	S2	ns ---	
	S3	*** *** ---	
	S4	*** *** ns ---	
		S1   S2   S3   S4-2	

Tabla 36. Continuación.

<u>Myriocarpa longipes</u>		
Individuo	Ambiente	n
M2	selva	22
M3	claro	22
M4	claro	22
M5	abierto	22
		H = 42.84
		p < 0.001
M2	---	
M3	***	---
M4	***	ns ---
M5	***	ns ns ---
	M2	M3 M4 M5

\*\*\* = (p < 0.001)    M2   M3   M4   M5

Tabla 37. Comparación entre la longevidad de las hojas de las tres especies, considerando solamente a los individuos de selva madura y la cohorte de junio 1984 para Myriocarpa longipes (prueba de Kruskal-Wallis - análisis de varianza por rangos- y comparación múltiple por rangos.

Especie	n
<u>Sapranthus microcarpus</u>	22
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	22
<u>Myriocarpa longipes</u>	22
	H = 23.41
	p < 0.001
SAP	---
PSE	ns ---
MYR	*** *** ---
	SAP   PSE   MYR

\*\*\* = (p < 0.001)    SAP   PSE   MYR

Para realizar las comparaciones entre los cuatro individuos de Sapranthus se consideró la diferencia entre las ramas de S4. La prueba de Kruskal-Wallis se repitió dos veces, cada una con los datos de una de las ramas de este individuo. En ambos casos hubo significancia, y al hacer la comparación múltiple, el resultado fue el mismo en ambos casos: son iguales S1 y S2, y también S3 y S4, pero ambos grupos difieren entre sí. Por lo tanto, la longevidad de las hojas en la selva madura es significativamente mayor que en el borde de claro.

Para hacer las pruebas con Myriocarpa no se tomó en cuenta el individuo M1. El resultado fue significativo y al comparar por pares se encontró que solamente el individuo M2 difirió significativamente de los otros tres. Es decir, las hojas de las dos plantas del claro y de la planta de la orilla del camino tuvieron longevidades similares.

Al hacer las descripciones de los patrones demográficos se observó que la estructura de edades en una de las ramas de Sapranthus era heterogénea. En la porción proximal se encontraban hojas de cuatro edades distintas, pero en la mitad distal solamente había hojas de dos cohortes (Figura 9, Metodología). En función de esta observación se decidió probar si era igual o no la sobrevivencia de las hojas en ambas partes. El resultado se muestra en la Tabla 35. La diferencia fue altamente significativa.

La última comparación que se realizó fue entre las tres especies. Aquí la pregunta era si la gran variabilidad que existe dentro de cada especie se reflejaba en la variabilidad entre especies. Sólo se usaron los datos de las hojas de los individuos creciendo en selva madura, porque era el único ambiente que tenía representantes de las tres especies. Los resultados se presentan en la Tabla 36. A

pesar de que se podía esperar que las tres especies fueran diferentes entre sí, este no fue el resultado. La longevidad foliar en la selva fue igual en Pseudolmedia y en Sapranthus, siendo Myriocarpa la única especie diferente en este sentido.

## DISCUSION

El estudio de la longevidad de las hojas con un enfoque demográfico permitió conocer una respuesta funcional de las tres especies estudiadas ante ambientes distintos, así como apreciar mejor las diferencias y semejanzas entre ellas. En otros estudios (Bazzaz y Harper 1977; Garbutt y Bazzaz 1983, Turkington 1983) se ha resaltado la ventaja de seguir detalladamente la demografía de una población de hojas, en lugar de limitarse a realizar censos repetidos. Si en Sapranthus y Pseudolmedia se hubiera realizado un censo anual, hubiera sido posible calcular la tasa de incremento poblacional pero se hubiera pasado por alto el número de hojas producidas y muertas en ese periodo. Esto es especialmente importante para las ramas donde el número poblacional fue muy constante al inicio de cada ciclo foliar.

La estabilidad numérica es uno de los resultados más notables para Sapranthus y algunos casos en Pseudolmedia. En cada año existe un sólo momento donde el número de hojas es máximo ¿Qué significado se le puede dar a este valor? Si se reconstruye mentalmente el crecimiento de la rama desde que brotó a partir del tronco principal, podemos suponer que al pasar los años, el número de hojas en la temporada de foliación aumentó paulatinamente hasta acercarse a un valor más o menos estable. La semejanza con el crecimiento logístico salta a la vista, de modo que se puede considerar que dicho número máximo de hojas representa la capacidad de carga de la rama. Otros autores han considerado que la capacidad de carga (K) es el total de hojas producidas por una planta <sup>(ditas)</sup> Ford (1982) ha criticado esta definición, ya que equivaldría a "considerar la K en poblaciones de individuos genéticos como el total de individuos producidos por un hábitat, que no es lo usual". Existen otras evidencias de la existencia de un límite en el

número de hojas que una rama o una planta puede soportar. Por ejemplo, Huiskes y Harper (1979) encontraron que cuando una rama saturada de hojas llegaba a encontrarse en una situación óptima para producir nuevas hojas, se forzaba la mortalidad de las hojas viejas.

La capacidad de carga de las ramas puede cambiar si se modifican las condiciones ambientales. Esto lo sugiere el aumento del número de hojas que se presentó en Sapranthus S4 en abril de 1985 respecto al año anterior (tasa de incremento = 1.33), alcanzando un número que se mantuvo constante por lo menos un año más.

¿Qué pasaría en el futuro, cuando se cierre el claro? Hay dos respuestas posibles.

La población puede mantenerse constante con una tasa de incremento alrededor de 1, o la capacidad de carga puede disminuir nuevamente. La primera alternativa es más probable. Cuando el ambiente es constante (como en S1 y S2), las ramas no crecen y el número de hojas al inicio del ciclo anual no se modifica año con año, a pesar de las fluctuaciones numéricas dentro del año.

Por otra parte, las ramas de Myriocarpa constituyen un ejemplo de disminución de la capacidad de carga, de modo que las nuevas cohortes van cubriendo un déficit de hojas el cual cada vez es menor, conforme aumenta el nivel de sombreado en las plantas.

Independientemente de los patrones de mortalidad, la producción de hojas fue notablemente sincrónica en Sapranthus y Pseudolmedia. Turkington (1983) obtuvo un resultado semejante y consideró que esto sugería la existencia de un componente genético o de un factor ambiental clave. En las dos especies mencionadas, la producción de hojas <sup>es</sup> en la corta estación de sequía. Esta es una época en la que muchas especies arbóreas manifiestan gran actividad vegetativa en la selva de Los Tuxtlas (Carabias Lillo y Guevara 1985), y en la que ocurre la mayor caída de hojarasca en el año (37% del total anual; Alvarez y Guevara 1985).

Producir hojas en la época más caliente y de menor nubosidad puede ser ventajoso

por varias razones. Las hojas nuevas disponen de muchos recursos para completar su expansión (Longman 1978) e inclusive puede representar un mecanismo de defensa contra herbívoros por saciación (Coley 1985). En todo caso, lo importante sería descubrir el mecanismo disparador del evento, que indudablemente marca un ritmo en la demografía foliar.

El hecho de que la producción de hojas se inicie cada año casi al mismo tiempo puede considerarse como una evidencia de la influencia del fotoperiodo: una vez rebasado un cierto número de horas de luz al día se dispara la brotación (Anderson 1974, Stubblebine et al. 1978).

Por supuesto es necesario buscar una explicación diferente para Myriocarpa. Borchert (1980) propuso que la producción de hojas depende de las correlaciones internas de la planta más que por factores externos. Los resultados en las curvas de sobrevivencia en Myriocarpa apoyan esta afirmación. Ahora bien, según este autor, no sería necesario recurrir a la explicación del fotoperiodo para explicar la sincronía en Sapranthus y Pseudolmedia, porque la sequía puede influir fuertemente en el equilibrio interno de la planta y así causar la sincronía. Aunque esta hipótesis sea cierta, el equilibrio interno de las plantas se está remitiendo a un ciclo climático externo.

En este estudio se encontró una gran variación en el número de hojas por brote en las ramas de Sapranthus y Pseudolmedia. A pesar de que parece haber cierta correlación entre esta variación y el ambiente, las explicaciones son distintas para ambas especies. En el caso de Sapranthus el número de hojas por brote parece estar limitado genéticamente en cuatro. En los ambientes más limitantes este potencial no se expresa totalmente y el promedio queda alrededor de dos hojas por brote. En S4, uno de los individuos junto al claro, aumentó la frecuencia de las clases con más hojas (tres y cuatro), pero al pasar los años y empezar a cerrarse

el claro, la distribución de frecuencias empezó a semejarse a la de las plantas en la selva madura. En Pseudolmedia, fue en las ramas creciendo en condiciones más limitantes donde fue mayor la frecuencia de la clases de cuatro hojas. Esto coincide con lo encontrado por Heichel y Turner (1984): el número de hojas por brote puede ser una respuesta compensatoria ante situaciones adversas. En varios casos se superó el límite de cuatro hojas por brote en las dos especies. Esto no parece ser una respuesta muy rara e incluso Borchert (1978) cita un ejemplo en el que a través de modificaciones experimentales, brotes de Hevea que normalmente llevan cuatro hojas llegaron a tener hasta veinte.

Diversos autores han demostrado que la longevidad de las hojas, en plantas que las producen continuamente, depende del momento del nacimiento. En ocasiones el valor de  $e_x$  es mayor para las hojas de invierno (Hulskes y Harper 1979, Peters 1980 citado en Turkington 1983), otras veces las de verano pueden ser más longevas (Gill y Tomlinson 1971) o los patrones pueden ser más complejos (Bazzaz 1984a, Boojh y Ramakrishnan 1983, Miyaji y Tagawa 1973, Turkington 1983). Esto tiene relevancia ecológica porque posiblemente representa una estrategia oportunista en la que las plantas captan los recursos y los asignan a sus nuevas hojas en función de su disponibilidad temporal. Así, si durante el crecimiento de una hoja se le asignan pocos recursos, se le podrá mantener durante poco tiempo pero aun así podrá hacer una contribución fotosintética a la planta que no tiene por qué ser despreciable. En el presente trabajo, Myriocarpa fue la única especie con producción continua de hojas. Aunque los datos sugieren que las hojas producidas al iniciarse en la época de lluvias y, en menor escala las producidas durante los nortes, son las más longevas, los números bajos de muchas cohortes impidieron la realización de un análisis más formal y concluyente.

En algunas investigaciones se ha encontrado que la longevidad, o más general, la actividad de hojas y meristemas no sólo depende de su edad ni del ambiente en el que se encuentra, sino más bien de su posición en la rama o en la planta (Bazzaz

1984a, Bazzaz y Harper 1977, Jones 1985, Porter 1984a). Aquí se detectaron diferencias en la estructura de edades y la longevidad de las hojas en las porciones proximal y distal de una de las ramas de S4. Esto fue muy sorprendente porque la longitud de la rama era muy pequeña en relación al tamaño global del árbol. Esta puede considerarse como una evidencia -quizá débil- de la independencia fisiológica de las hojas, al menos en su balance de carbono (Watson y Casper 1984). Las hojas tienen un comportamiento tan diferente dependiendo del microambiente, que pueden considerarse como módulos egoístas más que como módulos altruistas (White 1980).

Una cosa que ha quedado clara con este estudio es que los factores que disparan la producción de hojas no son forzosamente los mismos que inducen su caída. Esta afirmación se basa en que ambos eventos no coinciden siempre en el tiempo. La mortalidad de hojas debida a traumas físicos quedó prácticamente descartada; los vientos más fuertes en las épocas de nortes coincidieron casi siempre con los periodos de menor mortalidad. Por otra parte, la muerte foliar causada por el consumo de herbívoros no es clara (se regresará a este punto más adelante), de modo que parece que la principal causa de mortalidad se debe al desarrollo de la senectud mediada por controles internos, que a su vez varían por controles externos. Las diferencias en los patrones de sobrevivencia, valores de vida media y estructuras de edades apoyan esta afirmación.

Sin embargo, la muerte de las hojas no siempre depende de su estado interno sino que puede estar asociada a la mortalidad y dinámica de otras estructuras. Esto se refiere concretamente a la muerte de las ramas. Lo mismo había sido observado por Lovett-Doust (1981), quien detectó que la muerte de las rosetas en Ranunculus repens acarrea una importante proporción de la muerte foliares. En Pseudolmedia P3, la caída de una porción de la rama en 1984 ocasionó una alta mortalidad tem-

prana en la cohorte de ese año, que no se repitió en 1985 y 1986. Asimismo, la tendencia general de desaparición de las poblaciones de hojas en Myriocarpa sugiere que el periodo de estudio no sólo superó el tiempo que pueden vivir las hojas, sino que también superó la longevidad de las ramas.

Todas las curvas de sobrevivencia en las tres especies parecen ser de Tipo I o Tipo II según Deevey (1947). Las de Tipo I predominaron en Sapranthus y Pseudol-media, independientemente de la esperanza de vida de las hojas. En cambio, en Myriocarpa fueron más comunes las curvas de sobrevivencia de tipo II, con pendientes muy inclinadas. Curiosamente, ese tipo de curvas de sobrevivencia de hojas se han encontrado par plantas herbáceas como Linum usitatissimum y algunas gramíneas (Fournier 1984).

En este trabajo se obtuvieron algunos resultados interesantes sobre el papel de los herbívoros en la longevidad foliar. La segunda hipótesis considerada en este trabajo implica que las hojas que han sido atacadas viven menos tiempo. Los resultados de los análisis estadísticos practicados para probar esta hipótesis no apoyan su veracidad. Por supuesto, esta conclusión no puede generalizarse fuera de las especies y condiciones de estudio, tomando en cuenta que la metodología usada para analizar esta relación fue muy burda.

Algunos de los resultados que no coinciden con los de esta investigación se han obtenido a partir de experimentos de defoliación con niveles que no son muy comunes en la naturaleza (Rockwood 1973), de estudios con plántulas (Dirzo 1984a) o de estudios con plantas con recambio foliar muy elevado (Hartnett y Bazzaz 1984). Estos últimos autores demostraron que áfidos chupadores de floema se establecen únicamente en cierta región de la plantas de Solidago canadensis donde están las hojas que tienen una mayor contribución energética potencial a la siguiente generación ( $V_x$  máxima), y no donde están las hojas con mayor tasa fotosin-

tética actual. Por lo tanto, plantean que los insectos son sensibles a la demografía de las hojas y pueden llegar a afectarla.

La conclusión de que los insectos y otros organismos no tienen consecuencias en la longevidad de las hojas de individuos maduros de las dos especies estudiadas es injusta; no toma en cuenta dos resultados importantes. En primer lugar, la reducción del tamaño de la población de hojas en S3 no puede entenderse sino como una consecuencia del daño producido por folívoros (¿y quizá además por patógenos?), responsables de que un porcentaje elevado de las hojas de ambas ramas mostraran deformidades o pérdida de área foliar, o ambas. Por supuesto hay que tomar en cuenta que la longevidad <sup>de las hojas</sup> entre este árbol y el árbol S4, ambos en borde de claro, no difirió significativamente.

Por otra parte, la muerte de la rama alta en P1 se debió muy posiblemente a la invasión por hormigas. Estas no eran hormigas defoliadoras, pero prácticamente cada rama que quedó en contacto con el largo nido que las hormigas hicieron en el tronco, cayó después de un tiempo. ¿Qué tan comunes son eventos de este tipo en la selva de Los Tuxtlas? Desafortunadamente no se sabe. En una comunidad de otro tipo, Pritchard y James (1984a) encontraron que si bien las hojas atacadas por insectos minadores mueren antes que las no atacadas, su densidad es tan baja que su impacto en el follaje es trivial. Inclusive la mortalidad de los minadores causada por la caída de hojas fue tan pequeña que no llega a ser un factor regulador de las poblaciones de estos insectos (Pritchard y James 1984b).

Uno de los análisis que permitió observar más claramente el efecto del ambiente en la dinámica foliar fue el de la estructura de edades. La influencia del ambiente en la estructura de edades se observó en Pseudolmedia, en segundo lugar en Myriocarpa y en menor grado en Sapranthus. Esto es curioso porque la estructura de edades más diferente a las otras fue la de Myriocarpa, en cuyas ramas siem-

*¿De qué manera la estructura de edades refleja la influencia del ambiente? A qué ambiente te refieres, al físico al biótico o a ambos?*

pre coexisten hojas de muchas clases de edades.

En general, parece que la estructura poblacional de las hojas es una propiedad muy variable. Por ejemplo, Turkington (1983) encontró que la estructura poblacional de hojas en Trifolium repens/<sup>no</sup>sólo difirió entre tratamientos y en diferentes tiempos, sino también entre réplicas. A pesar de que en este trabajo se observaron diferencias a todos niveles, se puede describir el patrón de variación en función del ambiente. En Sapranthus y Pseudolmedia, el número de cohortes que coexistían aumentaba conforme el ambiente era más limitante; las ramas de sitios sombreados tenían hojas de más clases de edad. En Myriocarpa sucede lo contrario, y esto coincide con lo que han encontrado otros autores. Tanto en Linum usitatissimum (Harper 1981) como en Fuchsia (Porter 1983b), el rango de clases de edades fue menor en ambientes restrictivos. Las diferencias entre las tres especies estudiadas son difíciles de interpretar porque hay dos factores involucrados que pueden estar interactuando: la vida media foliar y la frecuencia de producción de hojas. La importancia del estudio de la estructura de edades radica principalmente en la variación fisiológica que hay en las hojas respecto a su edad (v. Introducción). En este momento no se sabe nada sobre la fisiología de estas especies. Sin embargo, lo que no es claro y valdría la pena averiguar, es si las hojas de la misma edad pero en diferentes ambientes son fisiológicamente equivalentes. Por lo menos para Pseudolmedia, ya existen evidencias de diferencias morfológicas (Veneklaas 1985).

El análisis del crecimiento de las hojas merece algunos comentarios. El aumento en peso seco y área foliar suelen seguir un patrón sigmoidal (Dale 1982, Denett et al. 1978) y a veces se ajusta bien a un modelo logístico (Arriaga Cabrera 1982). Sin embargo, la forma de la curva puede variar. Shukla y Ramakrishnan (1984) encontraron que el periodo de expansión foliar fue mayor para individuos bajo el dosel que para sus conoespecíficos del sitio abierto. Esta es una respuesta espe-

rada, porque en el ambiente lumínico la división celular es más rápida, así como la tasa de crecimiento celular; además, conforme la hoja se desdobla, en un sitio iluminado se hace progresivamente más autosuficiente respecto a sus requerimientos para continuar su crecimiento (Dale 1982). Sin embargo, los resultados de este trabajo no coinciden con esta argumentación. Las hojas de S4 y P3 tardaron más en llegar a su máximo tamaño, aunque son hojas más pequeñas. En este momento no se puede ofrecer una explicación satisfactoria a esto.

Por otra parte, Veneklaas (1985) opinó que el cambio más importante en la estructura de la hoja en Pseudolmedia es el aumento en peso foliar específico. Esto es consecuencia del aumento en grosor por extensión de las células del mesófilo en empalizada (Dale 1982). Esta tendencia ocurre también en las especies estudiadas, pero ¿por qué a veces se mantiene constante? Esta pregunta es difícil de responder, sobre todo porque este es el caso de Pseudolmedia P3, un árbol que crece donde los recursos lumínicos son permanentemente altos.

Una última observación respecto al crecimiento de las hojas es el siguiente. El periodo juvenil de las hojas, definido como el tiempo que tarda antes de llegar a su tamaño máximo, no es muy corto y aun así el ataque por herbívoros es bajo (v. arriba). Quizá sea necesario buscar otro concepto o medida de juventud de las hojas, que probablemente dependerá de aspectos fisiológicos o químicos más que morfológicos.

¿De qué manera contribuye el conocimiento de la dinámica foliar de las especies para definir su ubicación en grupos ecológicos? En esta investigación se usó la clasificación de Martínez-Ramos (1985), eligiendo una especie representativa (no típica) de cada grupo propuesto por él. Una serie de resultados sugieren grandes semejanzas entre Pseudolmedia y Sapranthus. Por ejemplo, están los ritmos de producción estacional de hojas, los rangos de longevidad promedio, las tasas de incremento que son semejantes. El patrón de producción foliar en Myriocarpa hace a esta

especie muy diferente, sobre todo porque no presenta un patrón fenológico anual. Además, las hojas tienen en general una longevidad más corta y su estructura de edades de hojas es más compleja. ¿Significa esto que la segregación de Pseudolmedia y Sapranthus no está plenamente justificada, al menos en función de su dinámica foliar? Para responder hay que tomar en cuenta más elementos de juicio. En ninguno de los individuos de Sapranthus se pudo conocer la longevidad promedio de la cohorte 1984. En cambio, esto sí fue posible en muchas ramas de Pseudolmedia, de la cual inclusive hubo un individuo que cambió de hojas casi por completo cada año. La dinámica foliar parece ser más flexible ante condiciones de vida diferentes. Podría argumentarse que esta conclusión no es válida porque no se estudiaron individuos de Sapranthus en sitio abierto. Sin embargo, hay que recordar que no se encontraron individuos creciendo en esta condición (v. Metodología).

Otro elemento importante es la predominancia de tasas de incremento menores a 1, aun en las ramas altas, de Pseudolmedia. En primer lugar, no debe descartarse un error metodológico como posible causa. Sin embargo, Maillette (1982a) llegó al mismo resultado en árboles de Betula pendula y sugirió una explicación que parece ser válida para Pseudolmedia. En estas especies, el crecimiento del líder (meristemo apical) permite que el árbol gane altura y llegue a mejores niveles lumínicos. Las ramas de la punta mantienen un alto ritmo de crecimiento durante poco tiempo y luego entran a una fase negativa que se traduce en un incremento constante del déficit de hojas. Indudablemente este es el comportamiento que se esperaría en una especie demandante de luz. En cambio, en Sapranthus el crecimiento vertical no es lo más importante y en las condiciones oscuras en las que crece, el tirar una hoja puede ser una pérdida costosa (Janzen 1975).

De todas maneras, esto no evita que Sapranthus tenga una respuesta clara ante un

cambio ambiental. Según Martínez-Ramos, las especies tolerantes presentan un crecimiento apical intenso al abrirse un claro, de manera que éstos, aunque sean efímeros, juegan un papel importante en la producción y caída de hojas. ¿Cuál de las posibles respuestas planteadas en la Figura 5 es la verdadera para esta especie? A juzgar por el cambio temporal de la estructura de edades en S4, parece que la vida de las hojas que se habfan producido en condiciones de sombra se acorta, quizá después de haber acelerado su tasa fotosintética.

Shukla y Ramakrishnan (1984) encontraron que la dinámica foliar de dos especies tropicales sucesionales tempranas se asemejan a la de Myriocarpa. El patrón exhibido por esta especie se acopla perfectamente con lo que Tinoco-Ojanguren y Vázquez-Yanes (1983) concluyeron para Piper hispidum, otra especie pionera de Los Tuxtlas: esta especie se puede establecer y desarrollar en claros hasta que se cierra el dosel. Entonces permanece tolerando la sombra como planta estéril, aunque puede recuperar la capacidad de reproducirse si ocurre nuevamente una perturbación. Queda por determinar el tiempo que cualquiera de estas especies, o de otras con el mismo comportamiento, pueden permanecer en esta situación. De cualquier manera, esto tiene que ver con la relación entre la forma arbustiva y la capacidad para explotar distintas posiciones sucesionales que se ha detectado en otras especies (Kempf y Pickett 1981).

No es conveniente tratar de decidir si cierta respuesta particular de una especie ante un ambiente es mejor que otra; todas deben ser entendidas como parte integral de la biología de cada especie (Turkington 1983).

Quizá el siguiente paso significativo en este tipo de investigaciones sería la incorporación de la demografía foliar a los modelos poblacionales generales, para entender mejor la relación entre los mecanismos de captación de luz y los de producción de progeñe (Ford 1982). Las diferencias internas deberán ser tomadas

en cuenta, ya que la descendencia de un genet es la suma de los cigotos dejados por todos los módulos (Harper 1981). Sin embargo, esto debe ser difícil de hacer con muchas especies. No todos los individuos estudiados florecieron en el periodo de estudio; la única Pseudolmedia que lo hizo fue P3, que resultó ser un individuo masculino.

Para terminar, vale la pena hacer un pequeño comentario de naturaleza metodológica. Harper (1982) planteó que todo trabajo ecológico se acerca más a uno de tres vértices alternativos: precisión, realismo y generalidad. Parece que los trabajos de demografía foliar realizados en campo se acercan más al realismo. La falta de precisión es evidente y el nivel de generalidad (que no es necesariamente una meta a seguir) que se logró es bajo.

REFERENCIAS

- Abul-Fatih, H.A. y F.A. Bazzaz. 1980. The biology of Ambrosia trifida L. IV. Demography of plants and leaves. *New Phytol.* 84: 107-111.
- Addicott, F.T. 1978. Abscission strategies in the behavior of tropical trees. En: P.B. Tomlinson y M.H. Zimmerman (eds.) Tropical Trees as Living Systems. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 381-398.
- Addicott, F.T. y J.L. Lyon. 1973. Physiological ecology of abscission. En: T.T. Kozlowski (ed.) Shedding of Plant Parts. Academic Press, Nueva York, pp. 85-124.
- Alvarez, J. y S. Guevara S. 1985. Caída de hojarasca en la selva. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.) Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México, Vol. II. INIREB-Alhambra, México, D.F. pp. 171-189.
- Alvarez-Buylla Rocas, M.E. 1986. Demografía y dinámica poblacional de Cecropia obtusifolia Bertol. (Moraceae) en la selva de Los Tuxtlas, México. Tesis (Maestro en Ciencias) Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Alvarez del Castillo, C. 1977. Estudio ecológico y florístico del cráter del Volcán San Martín Tuxtla, Ver., México. *Biótica* 2(3): 3-54.
- Anderson, R.C. 1974. Seasonality in terrestrial primary producers. En: H. Lieth (ed.) Phenology and Seasonality Modeling. Ecological Studies 8. Springer Verlag, Nueva York, pp. 103-111.
- Arriaga Cabrera, L.B. 1982. Análisis demográfico de la copa de Pinus hartwegii. Tesis (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Ashton, P.S. 1958. Light intensity measurements in rain forest near Santarem, Brazil. *J. Ecol.* 46:65-70.
- Aubréville, A. 1938. La forêt coloniale; les forêts d'Afrique Equatoriale. *Boise & For. Trop.* 2:24-35.
- Bazzaz, F.A. 1984a. Demographic consequences of plant physiological traits: some case studies. En: R. Dirzo y J. Sarukhán (eds.) Perspectives On Plant Population Ecology. Sinauer, Sunderland, pp. 324-346.
- Bazzaz, F.A. 1984b. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. En: E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.) Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Junk. La Haya. pp. 233-243.
- Bazzaz, F.A. y J.L. Harper. 1977. Demographic analysis of the growth of Linum usitatissimum. *New Phytol.* 78:193-208.
- Bazzaz, F.A., R.W. Carlson y J.L. Harper. 1979. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature, London* 279:554-555.
- Bazzaz, F.A. y S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287-310.
- Beard, J.S. 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25: 127-158.
- Becerra, R. 1986. Descomposición foliar de cuatro especies arbóreas. Tesis profesional. (Biólogo) Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bentley, B.L. 1979. Longevity of individual leaves in a tropical rainforest understory. *Ann. Bot.* 43: 119-121.

- Bongers, F. J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias. En prensa. Structure and composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico.
- Boojh, R. y P.S. Ramakrishnan. 1983. The growth pattern of two species of Schima. Biotropica 15: 142-147.
- Borchert, R. 1978. Feedback control and age-related changes of shoot growth in seasonal and no seasonal climates. En: P.B. Tomlinson y M.H. Zimmerman (eds.) Tropical Trees as Living Systems. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 497-515.
- Borchert, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: Erythrina poeppigiana O.F. Cook. Ecology 61: 1065-1074.
- Brokaw, N.V.L. 1982. The definition of treefall gaps and its effect on measures of forest dynamics. Biotropica 14: 158-160.
- Camerik, A.M. y M.J.A. Werger. 1981. Leaf characteristics of the flora of the high plateau of Itatiaia, Brasil. Biotropica 13:39-48.
- Carabias Lillo, J. 1979. Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de esta en una zona cálida-húmeda de México, Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 68 p.
- Carabias Lillo, J. y S. Guevara. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.) Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México, Vol. II. INIREB-Alhambra, México, D.F. pp. 27-66.
- Coley, P.D. 1985. Rates of herbivory on different tropical trees. En: E.G. Leigh, Jr., A. Standley Rand y D.M. Windsor (eds.) The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., pp. 123-132.
- Chabot, B.F. y D.J. Hicks. 1982. The ecology of leaf life spans. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 229-259.
- Chazdon, R. y N. Fetcher. 1984a. Light environmental of tropical forests. En: E. Medina, H.A. Mooney y C. Vazquez-Yanes (eds.) Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Junk. La Haya. pp. 27-36.
- Chazdon, R. y N. Fetcher. 1984b. Photosynthetic light environment in a lowland rain forest in Costa Rica. J. Ecol.
- Chiariello, N. 1984. Leaf energy balance in the wet lowland tropics. En: E. Medina, H.A. Mooney y C. Vazquez-Yanes (eds.) Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Junk, La Haya, pp: 85-98.
- Chizón S., E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. (Un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelos en relación con la cubierta vegetal que soportan). Tesis (Biología), ENEP-Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., 66 p.
- Dale, J.E. 1982. The growth of leaves. The Institute of Biology's Studies in Biology No. 137, Arnold, Londres.
- Dawkins, H.C. 1965. The time dimension of tropical forest trees. J. Ecol. 53: 837-838.
- Deevey, E.S. 1947. Life tables for natural population of animals. Quart. Rev. Biol. 22: 283-314.

- Dennett, M.D., B.A. Auld y J. Elston. 1978. A description of leaf growth in Vicia faba L. Ann. Bot. 42: 223-232.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. Biotropica 12: 47-55.
- Dirzo, R. 1984a. Herbivory: a phytocentric overview. En: R. Dirzo y J. Sarukhán (eds.) Perspectives on Plant Population Ecology. Sinauer, Sunderland, pp. 141-165.
- Dirzo, R. 1984b. Insect plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. En: E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.) Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Junk. La Haya. pp. 209-224.
- Ebel, F., F. Kummel y H. Walther. 1980. Beobachtungen über die Jahresrhythmik des Laubfalls und die Lebensdauer der Blätter bei einigen immergrünen Gehölzen. Mitteil. Bot. Gar. Sek. Biowissenschaften 41: 101-115.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y M. Martínez-Ramos. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.) Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México, Vol. II. INIREB-Alhambra, México, D.F. pp. 379-393.
- Flores, J.S. 1971. Estudios de la vegetación del Cerro El Vigía de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Fournier, A. 1984. Dynamique foliaire chez deux espèces de Graminées en savane preforestière (Lamto, Côte d'Ivoire). Vegetatio 57: 177-188.
- Ford, H. 1982. Leaf demography and the plastochron index. Biol. J. Linn. Soc. 17: 361-373.
- Franco, M. 1983. A modular approach to tree production. In: J. White (ed.) Studies on Plant Demography. A Festschrift for John L. Harper. Academic, Florida, pp. 257-272.
- Freeland, R.O. 1952. Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers. Plant Phys. 27: 685-690.
- Garbutt, K. y F.A. Bazzaz. 1983. Leaf demography, flower production and biomass of diploid and tetraploid populations of Phlox drummondii Hook. on a soil moisture gradient. New Phytol. 93:129-141.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM.
- Gill, A.A. y P.B. Tomlinson. 1971. Studies on the growth of red mangrove (Rhizophora mangle L.) 3. Phenology of the shoot. Biotropica 3: 109-124.
- Givnish, T.J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. En: E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.) Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Junk. La Haya, pp. 51-84.
- Gómez-Pompa, A. 1977. Ecología de la vegetación del estado de Veracruz. CECSA, México D.F. 91 p.
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol.

- Rev. 52: 107-145.
- Guevara, S. y A. Gómez-Pompa. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, México. *J. Arnold Arboretum* 53: 312-335.
- Hallé, F. R.A.A. Oldeman y P.B. Tomlinson. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer Verlag, Berlin.
- Harper, J.L. 1968. The regulation of numbers and mass in plant populations. En: R.C. Lewontin (ed.) *Population Biology and Evolution*. Syracuse University Press, New York, pp. 139-158.
- Harper, J.L. 1977. The population biology of plants. Academic Press, Londres. 898 p.
- Harper, J.L. 1981. The concept of populations in modular organisms. En: R.M. May (ed.) *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, Blackwell, Oxford, pp. 53-77.
- Harper, J.L. 1982. After description. En: E.I. Newman (ed.) *The Plant Community as a Working Mechanism*. Blackwell, Oxford, pp. 11-26.
- Harper, J.L. 1986. Modules, branches and the capture of resources. En: L. Buss, J. Jackson y R.E. Cook (eds.) *Biology of Clonal Organisms*. Yale University Press, New Haven, pp. 1-33.
- Harper, J.L. y J. White. 1974. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 419-463.
- Hartnett, D.C. y F.A. Bazzaz. 1984. Leaf demography and plant insect interactions: goldenrods and phloem-feeding aphids. *Am. Nat.* 124: 137-142.
- Hartnett, D.C. y F.A. Bazzaz. 1985. The regulation of leaf, ramet and genet densities in experimental populations of the rhizomatous perennial *Solidago canadensis*. *J. Ecol.* 73: 429-443.
- Hartshorn, G.S. 1978. Tree falls and tropical dynamics. En: P.B. Tomlinson y M.H. Zimmerman (eds.) *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, Londres, pp. 617-638.
- Heichel, G.H. y N.C. Turner. 1984. Branch growth and leaf numbers of red maple (*Acer rubrum* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.): response to defoliation. *Oecologia (Berl.)* 62: 1-6.
- Howard, R.A. 1969. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico. 8. Studies on stem growth and form of leaf structure. *J. Arnold Arboretum* 50: 225-267.
- Huiskes, H.L. y J.L. Harper. 1979. The demography of leaves and tillers of *Ammophila arenaria* in a dune sere. *Oecologia Plantarum* 14: 435-446.
- Hunt, R. 1978. Demography versus plant growth analysis. *New Phytol.* 80: 269-272.
- Hunt, R. y F.A. Bazzaz. 1980. The biology of *Ambrosia trifida*. V. Response to fertilizer with growth analysis at the organismal and suborganismal level. *New Phytol.* 84: 111-113.
- Ibarra Manriquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Janzen, D.H. 1970. *Jacquinia pungens*, a heliophile from the understory of tropical deciduous forest. *Biotropica* 2: 112-119.
- Janzen, D.H. 1975. Ecology of plants in the tropics. The Institute of Biology's Studies in Biology 58, Arnold, Londres.
- Jones, M. 1985. Modular demography and form in silver birch. En: J.

- White (ed.) Studies on Plant Demography: a Festschrift for John L. Harper. Academic, Orlando, pp. 223-237.
- Jordan, C.F. 1969. Derivation of leaf-area index from quality of light in the forest floor. *Ecology* 50: 663-666.
- Kinerson, R.S. K.O. Higginbotham y R.C. Chapman. 1974. The dynamics of foliage distribution within a forest canopy. *J. Appl. Ecol.* 11: 347-353.
- Kempf, J.S. y S.T.A. Pickett. 1981. The role of branch length and angle in branching pattern of forest shrubs along a successional gradient. *New Phytol.* 88:111-116.
- Kozlowski, T.T. 1973. Extent and significance of shedding of plant parts. En: T.T. Kozlowski (ed.) *Shedding of Plant Parts*. Academic, Nueva York, pp. 1-44.
- Leigh, E.G.Jr. y D.M. Windsor. 1985. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. En: E.G. Leigh, Jr., A. Standley Rand y D.M. Windsor (eds.) *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., pp. 111-122.
- Leigh, G.L. 1975. Structure and climate in tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 67-86.
- Longman, K.A. 1978. Control of shoot extension and dormancy: external and internal factors. En: P.B. Tomlinson y M.H. Zimmerman (ed.) *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, Londres, pp. 465-495.
- Longman, K.A. 1978. Control of shoot extension and dormancy: external and internal factors. En: P.B. Tomlinson y M.H. Zimmerman (eds.) *Tropical Trees as Living Systems*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 351-380.
- Longman, K.A. y J. Jenik. 1974. *Tropical forest and its environment* Longman, Londres.
- Lot Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. En: A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (eds.) *Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. CECSA México D.F., pp. 31-69.
- Lovett Doust, L. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*) II. The dynamics of leaves, in a reciprocal transplant-replant experiment. *J. Ecol.* 69: 757-768.
- Maillette, L. 1982a. Structural dynamics of silver birch. I. The fates of buds. *J. Appl. Ecol.* 19: 203-218.
- Maillette, L. 1982b. Structural dynamics of silver birch. II. A matrix model of the bud population. *J. Appl. Ecol.* 19: 219-238.
- Marín, D. y E. Medina. 1981. Leaf duration, nutrient content and sclerophylly of very dry tropical. *Acta Cient. Venez.* 32: 508-514.
- Martínez-Ramos, M. 1980. Aspectos sincológicos del proceso de sucesión en una selva alta perennifolia. Tesis (Biología), Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.) *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México, Vol. II*. INIREB-Alhambra, México, D.F. pp. 191-239.
- Medina, E. 1984. Nutrient balance and physiological processes at

- the leaf level. En: E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.). *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. Junk, La Haya. pp. 85-98.
- Mendoza O., A.E. 1981. Modificaciones del equilibrio foliar y sus efectos en el comportamiento reproductivo y vegetativo en *Astrocaryum mexicanum*. Tesis profesional (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. México* 29:29-179.
- Miyaji K.-I y H. Tagawa. 1973. A life table of the leaves of *Tilia japonica* Simonkai. Reports of the Ebino Biol. Lab. Kyushu Univ. 1:98-108 (en japonés, con resumen y pies de figuras y tablas en inglés).
- Mooney, H.A., O. Björkman, A.E. Hall, E. Medina y P.B. Tomlinson. 1980. The study of the physiological ecology of tropical plants. Current status and needs. *BioScience* 30: 22-26.
- Mooney, H.A., C. Field y C. Vázquez-Yanes. 1984. Photosynthetic characteristics of wet tropical forest plants. En: E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.) *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. Junk, La Haya, pp. 113-128.
- Mooney, H.A. y S.L. Gulmon. 1982. Constraints of leaf structure and function in reference to herbivory. *BioScience* 32: 198-206.
- Monk, C.D. 1966. An ecological significance of evergreenness. *Ecology* 47:504-505.
- Morrow, P.A. 1984. Assessing the effects of herbivory. En: E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.) *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. Junk. La Haya. pp. 225-231.
- Njoku, E. 1963. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. I. Observations on mature trees. *J. Ecol.* 51: 617-624.
- Núñez Farfán., J.S. 1985. Aspectos ecológicos de especies pioneras en una selva húmeda de México. Tesis (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Odum, H.T., A. Lugo, G. Cintron y C.F. Jordan. 1970. Metabolism and evapotranspiration in some rain forest plants and soils. En: H.T. Odum y R.F. Pigeon (eds.) *A Tropical Rain Forest*. Oak Ridge U.S. Atomic Energy Commission, pp. 103-163.
- Orians, G.H. 1982. The influence of tree-falls in tropical forests in tree species richness. *Trop. Ecol.* 23:255-279.
- Orians, G.H. y O.T. Solbrig. 1977. A cost income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. *Am. Nat.* 111: 677-690.
- Oyama N., K.A. 1984. Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de *Chamaedora tepejilote* (Palmae). Tesis (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., 228 p.
- Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1968. Manual para la investigación de campo de los principales árboles tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y FAO. México, D.F.
- Peñalosa, J. 1983. Shoot dynamics and adaptive morphology of *Ipomoea phillomega* (Vell) House (Convolvulaceae), a tropical rain forest liana. *Ann. Bot.* 52: 737-754.
- Peñalosa, J. 1985. Dinámica de crecimiento de lianas. En: A. Gómez-

- Pompa y S. del Amo (eds.) Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México, Vol. II. INIREB-Alhambra México, D.F. pp. 147-169.
- Piñero, D., J. Sarukhán y E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas. Astrocaryum mexicanum Liebm. I. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. México 37: 69-118.
- Popma, J., F. Bongers y J. Meave del Castillo. Inédito. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico.
- Porter, J.R. 1983a. A modular approach to analysis of plant growth. I. Theory and principles. New Phytol. 94: 183-190.
- Porter, J.R. 1983b. A modular approach to analysis of plant growth. II. Methods and results. New Phytol. 94: 191-200.
- Prévost, M.F. 1967. Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. Mem. Soc. Bot. France, 114: 23-36.
- Prévost, M.F. 1978. Modular construction and its distribution in tropical woody plants. En: P.B. Tomlinson y M.H. Zimmerman (eds.) Tropical Trees as Living Systems. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 223-231.
- Pritchard, I.M. y R. James. 1984. Leaf mines: their effect on leaf longevity. Oecologia (Berl.) 64:132-139.
- Pritchard, I.M. y R. James. 1984. Leaf fall as a source of leaf miner mortality. Oecologia (Berl.) 64:140-141.
- Purata V. S.E. 1986. Studies on secondary succession in Mexican tropical rain forest. Tesis Doctoral. Uppsala Universitet, Suecia.
- Rabinovich, J. 1980. Introducción a la ecología de poblaciones animales. C.E.C.S.A, México D.F., 313 pp.
- Richards, P.W. 1952. The tropical rain forest. Cambridge University Press, Cambridge, 454 p.
- Rico Bernal, M. 1972. Estudio de la sucesión secundaria en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Rockwood, L.L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. Ecology 54: 1363-1369.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México D.F.
- Salmerón Estrada, R. 1984. Germinación de semillas acumuladas en el suelo de una selva húmeda tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, Mexico. Tesis (Biología) Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F.
- Sarukhán, J. 1968. Análisis sinecológico de las selvas de Terminalia amazonia en la planicie costera del Golfo de México. Tesis (Maestro en Ciencias), Colegio de Posgraduados, Chapingo, México.
- Shukla, R.P. y P.S. Ramakrishnan. 1984. Leaf dynamics of tropical trees related to successional status. New Phytol. 97:697-706.
- Sobrado, M.A. y E. Medina. 1980. General morphology, anatomical structure and nutrient content of sclerophyllous leaves of the "Bana" vegetation of Amazonas. Oecologia (Berl.) 45: 341-345.
- Soto Esparza, M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de los Tuxtlas, Ver. En: A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (eds.) Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. CECSA, México D.F., pp. 70-110.
- Sousa, M. 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Ver. An. Inst. Biol., Univ. Nac. Aut. México 1:121-160.

- Stubblebine, W., J.H. Langenheim y D. Lincoln. 1978. Vegetative response to photoperiod in a tropical leguminous tree Hymenaea courbaril L. *Biotropica* 10:18-29.
- Tinoco-Ojanguren, C. y C. Vázquez-Yanes. 1983. Diferencias en poblaciones de Piper hispidum bajo condiciones de luz contrastantes en una selva alta perennifolia. *Biótica* 8:281-293.
- Torquebiau, E. 1981. Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz), Mexique. Tesis (Doctorado del Tercer Ciclo). Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- Turkington, R. 1983. Leaf and flower demography of Trifolium repens L. I. Growth in mixture with grasses. *New Phytol.* 93:599-616.
- Valentine, H.T. y S.J. Hilton. 1977. Sampling oak foliage by the randomized-branch method. *Can. J. For. Res.* 7: 295-298.
- Van Steenis, C.G.G.J. 1958. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. *Proc. Kandy Symp. UNESCO, Humid Tropics*: 212-215.
- Vázquez-Yanes, C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. *Trop. Ecol.* 21: 103-112.
- Vázquez-Yanes, C. y S. Guevara. 1985. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds). *Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México, Vol. II.* INIREB-Alhambra-México, D.F. pp. 671-678.
- Veneklaas, E. 1985. Morphological variation in leaves of three ecologically different tree species from tropical rain forest. Tesis (Maestría en Ciencias), Department of Plant Ecology, State University Utrecht, Holanda.
- Watkinson, A.R. y J. White. 1985. Some life history consequences of modular construction in plants. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 313: 31-51.
- Watson, M.A. y B.B. Casper. 1984. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution of plants. *Ann Rev Ecol. Syst.* 15:233-258.
- White, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 109-145.
- White, J. 1980. Demographic factors in populations of plants. En: O.T. Solbrig (ed.) *Demography and Evolution in Plant Populations Botanical Monographs* 5, Blackwell, Oxford, pp. 21-48.
- White, J. 1984. Plant metamerism. En: R. Dirzo y J. Sarukhán (eds.) *Perspectives in Plant Population Ecology.* Sinauer, Sunderland, pp. 15-47.
- Whitmore, T.C. 1975. *Tropical rain forest of the Far East.* Oxford Clarendon Press, Londres.
- Whitmore, T.C. 1982. On pattern and process in forests. En: E.I. Newman (ed.) *The plant community as a working mechanism.* Blackwell, Londres, pp. 45-59.
- Wint, G.R.W. 1983. Leaf damage in tropical rain forest canopies. En: S.L. Sutton, T.C. Whitmore y A.C. Chadwick (eds.) *Tropical Rain Forest: Ecology and Management.* Blackwell, Londres, pp. 229-239.
- Zar, J. 1974. *Biostatistical Analysis.* Prentice Hall, Nueva Jersey.
- Whitmore, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy En: *Tropical Trees as Living Systems* Ed. por P.B. Tomlinson y M.H. Zimmerman. Cambridge University Press, Cambridge, pp.639-655.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (Suppl.):23-30.