



171
202

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

“MICROAMBIENTE Y FENOLOGIA DE
ESPECIES ARBOREAS DE LA SELVA,
EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ.”

T E S I S

Que para obtener el título de

B I O L O G O

presenta

ARIEL ROJO CURIEL



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 está 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.

INDICE.

INTRODUCCION.

| | | |
|-------|-------------------------------------|----|
| I.- | Antecedentes teóricos. | 1 |
| II.- | Antecedentes y Objetivo. | 10 |
| III.- | Antecedentes en el área de estudio. | 11 |

MATERIALES Y METODO.

| | | |
|-------|-----------------------------|----|
| I.- | Area de estudio. | 13 |
| II.- | Trabajo de campo. | 16 |
| III.- | Registro fenológico. | 17 |
| IV.- | Registro del microambiente. | 17 |
| V.- | Tratamiento de registros. | 18 |

RESULTADOS.

| | | |
|-------|--|----|
| I.- | Resultados 1. de floración y fructificación especie por especie. | 22 |
| II.- | Resultados 2. de floración y fructificación para el conjunto de individuos. | 38 |
| III.- | Resultados 3. relación entre los parámetros microambientales y el evento fenológico. | 41 |

DISCUSION Y CONCLUSIONES.

| | | |
|-------|----------------------------|----|
| I.- | Discusión de resultados 1. | 59 |
| II.- | Discusión de resultados 2. | 68 |
| III.- | Discusión de resultados 3. | 70 |
| IV.- | Discusión general. | 75 |

ANEXO.

78

BIBLIOGRAFIA.

96

en particular para especies de importancia económica, aunque debido a que éstas últimas son cultivadas, no se consideran otros factores que actúan en estado natural, de posible influencia en el comportamiento estacional.

La fenología es la rama de la ecología que se ocupa del estudio de estos ciclos. Surge como posibilidad de conocimiento que permite explicar algunos aspectos de la dinámica en un individuo, en una población o en una comunidad. Aunque se apoya en estudios realizados desde una perspectiva agrícola, aporta una visión ecológica y evolutiva en su interpretación, que incluye tanto agrosistemas como ecosistemas naturales.

La fenología ha sido descrita como: "estudio de las fenofases del ciclo de vida o actividades de las plantas" (Lieth 1974) "estudio de los fenómenos periódicos buscando su relación con factores bióticos y abióticos, con el fin de lograr predicciones" (Levin 1975) "estudio de la periodicidad de eventos relacionados con crecimiento y reproducción" (Carabias Guevara 1985). En conjunto, estas definiciones señalan el estudio de eventos periódicos, su relación con otros factores, y la posibilidad de establecer predicciones. Ahora bien, ¿cuáles son los eventos periódicos?, ¿con qué factores se relacionan?, y ¿cuál es la importancia de establecer predicciones?.

EVENTOS PERIODICOS.

Dentro del ciclo de vida de una planta, y en la dinámica de una población, tienen lugar una serie de procesos o fenofases claramente distinguibles, mismos que pueden ser periódicos o únicos. Ejemplos de esto son: la floración, fructificación, caída y renuevo de hojas, etapas de crecimiento, etc. Por otro lado, en una población, además de las fenofases mencionadas,

se observan períodos recurrentes de polinización, dispersión, formación de banco de semillas, períodos de germinación, etc. (Harper 1980; Silvertown 1984). De esto se desprende la posibilidad de llevar a cabo observaciones y estudios fenológicos tanto a nivel individual como de población.

Relacionado con el calendario, una serie de fenofases con forma un fenograma o calendario de eventos cíclicos. Estas fenofases son diferentes procesos de un mismo fenómeno, por lo que se encuentran relacionadas unas con otras en el mismo individuo, frecuentemente se observa una sincronía con la población, y algunas veces con la comunidad. Esto es claro en las comunidades templadas, donde cambia la fisonomía de la vegetación de acuerdo a las estaciones del año. No ocurre así en las comunidades tropicales, donde los cambios en temperatura y precipitación, no son muy marcados a lo largo del año. Los fenogramas expresan la secuencia de procesos o fenofases y pueden considerarse como la manifestación de la estrategia de la especie o población, para sucederse temporalmente. Ayudándonos a definir el nicho de la especie en este aspecto. (Grubb 1977).

La floración y la fructificación son procesos de un mismo fenómeno: la reproducción. Si bien todas las fenofases son relevantes en la supervivencia del individuo y permanencia de la población, determinando en parte su adecuación, sólo la fructificación y la floración representan el aspecto netamente reproductivo de la especie, de especial importancia en el proceso evolutivo. Estos dos procesos o fenofases presentan gran diversidad de formas y estrategias, a veces muy complejas ya que involucran la participación de otras especies; "la mayoría de las especies tropicales dependen de los animales en al menos una

fase de su ciclo reproductor"(Frankie et al. 1974). De la estrategia seleccionada en la especie para enfrentar estos dos aspectos depende en gran medida su abundancia y distribución.

RELACIONES PARAMETRO-FENOFASE.

Cualquier evento fenológico está determinado por dos componentes, uno exogeno y otro endógeno. El primero se refiere a las relaciones del individuo con su entorno o medio externo, el segundo a las propiedades intrínsecas del organismo o especie, o medio interno.

El individuo y la población mantienen constantemente dos tipos de relaciones con su medio externo, con el medio abiótico y con el medio biótico. Como parámetros abióticos se pueden enumerar la temperatura, precipitación, fotoperíodo, latitud, viento, suelo, etc. La respuesta del individuo al medio abiótico está relacionada con el balance energético, y en muchos casos involucra una respuesta inmediata. Por ejemplo, la temperatura puede ser el factor que inicie la germinación en varias especies arbóreas tropicales, tal es el caso de Heliocarpus donnell-smithii que presenta respuestas óptimas cuando existen oscilaciones de temperatura de por lo menos 5°C (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1986). En otro caso en una comunidad riparia en Indiana se observó que las gramíneas dependen de la temperatura para la floración (Jackson 1966). Con respecto al fotoperíodo se observó que este es un mecanismo disparador bien establecido para algunas especies (Njoku 1963, Hallé et al. 1978, Jackson 1966) siendo frecuente que la disminución de horas de luz por día vaya acompañado de absición foliar (Opler 1976). "Garner y Allard probaron en 1920, que el salto desde el crecimiento vegetativo al crecimiento floral en algunas plantas

respuesta. Esto se aprecia en las variaciones de frecuencia, intensidad, duración y sincronía de las distintas fenofases. Estas presiones son bióticas, de tal modo algunos sugieren que a falta de evidencia fisiológica la floración y la fructificación se deben más bien a la presión ejercida por la competencia por dispersores y polinizadores (Janzen 1967).

Son conocidas las complejas interacciones entre plantas y animales, llegándose a consolidar relaciones particulares o especializadas que pueden dar lugar, o son producto, de un proceso coevolutivo. Un ejemplo extremo se da entre las orquídeas del género Orchis y las abejas del género Eucera. Entre las plantas existe una atracción diferencial por parte de las flores hacia los insectos, esto es resultado de la competencia por el polinizador, el cual provee la fuerza que lleva a la segregación de períodos de floración (Frankie et al. 1974, Mosquin 1971). La secuencia de floración implica una cantidad más o menos constante de alimento para polinizadores, y esto es relevante desde una perspectiva energética (Frankie et al. 1974).

En otros casos la competencia por el dispersor puede ser otro factor relevante que provoque desfase en los períodos de fructificación (Smythe 1970). Los distintos períodos de fructificación pueden actuar como controladores de la distribución de vertebrados frugívoros e insectívoros (McClure 1965), y se ha demostrado en observaciones en selvas, que los dispersores juegan un papel muy importante en el procesamiento de frutos y en la dispersión de semillas (Van Dorp 1985).

La acción conjunta de factores bióticos y abióticos determina en gran medida el comportamiento y respuestas de la especie. Cody (1985) sugiere que los factores abióticos son

presiones selectivas que favorecen la convergencia en la forma de vida, debido a que imponen límites similares en el conjunto de plantas de un hábitat. Contrariamente, las fuerzas bióticas promueven la divergencia en la forma de vida. De este modo, diferentes formas de vida en un mismo hábitat, reflejan diferencias en la utilización de los recursos.

El elemento endógeno, o medio interno, es también importante para la iniciación de una fenofase. Factores tales como la edad fisiológica, reloj intrerno, plasticidad ante el medio, estrategias de vida, dinámica poblacional y otros, pueden ser determinantes en la respuesta fenológica. Borchert(1980) encuentra que la repetición de ciclos es una característica inherente a las plantas, en tanto sean grandes y perennes, y por tanto, es el factor endógeno el que regula la actividad de las plantas. De este modo, la intensidad y duración de cualquier fenofase está relacionada con cambios funcionales internos, los que a su vez dependen del ambiente externo. La relación entre el ambiente externo y el ambiente interno puede sintetizarse bajo la siguiente frase: "hay una relación estrecha entre el reloj interno y el medio externo, este último pone a tiempo el reloj" (Baker y Baker 1936).

Se tienen entonces una serie de elementos, complejos en sí mismos y en su relación con los factores que los regulan, esto nos da cuenta de las fenofases observadas. El trabajo fenológico consiste en discernir los factores y procesos de los fenómenos cíclicos, en su descripción y en su interpretación de conjunto, semejante al proceso de armar un rompecabezas, solo que en este caso no se tiene de antemano la imagen final, sino las reglas que determinan su construcción.

PERIODICIDAD.

Conocer un recurso natural, sea cual sea, implica desentrañar tanto su estructura como su funcionamiento, así como el modo en que se hallan acoplados "para realizar estudios de productividad es necesario definir el período de crecimiento y reproducción en relación al calendario, conocer como están relacionadas las fenofases entre si y con el medio ambiente." (Lieth 1974). Es por esto que la posibilidad de hacer predicciones acerca de un evento, en cualquier recurso, nos permite su óptimo manejo y conservación.

En las zonas tropicales los trabajos revelan que es difícil considerar patrones fenológicos claramente establecidos. Por ejemplo, Croat (1969) en un estudio llevado a cabo en Panamá, reporta 19 clases de periodicidad, siendo la clase que más especies contiene la de periodicidad desconocida. Medaway (1972) reporta una baja periodicidad reproductiva en la selva de Malasia, señala que de 61 especies observadas por 10 años, solo 10 especies pueden considerarse estacionales.

Sin embargo, resulta posible establecer ciertas generalidades, Varios autores (Baker y Baker 1936, Njoku 1963, Medaway 1972, Frankie et al. 1974, Richards 1976, Carabias y Guevara 1985, Ibarra 1985) coinciden en señalar que en la selva se observa una mayor intensidad en la floración durante la época de secas, y una mayor intensidad de la fructificación durante la época de lluvias.

Establecer predicciones en los trópicos resulta difícil ya que se observa una alta variabilidad en la ocurrencia de los eventos fenológicos. Esta variabilidad se da no solo entre especies sino entre individuos de la misma especie, y aún entre

las partes de un mismo individuo. Una posible interpretación a esto es la influencia del microambiente, en tanto que representa una calidad y cantidad de recurso distinto para cada individuo. Podemos interpretar al microambiente como el entorno inmediato en el cual se desarrolla y reproduce un individuo. Harper(1977) sugiere que la reacción de las plantas a una condición limitante se manifiesta a través de la variación en el número de sus partes, esto nos permite suponer que las variaciones microambientales entre un individuo y otro de la misma especie, se manifestarán en las diferencias de producción de flores y frutos. La aproximación a este nivel permitirá evaluar su influencia sobre los eventos fenológicos.

II.- Antecedentes y Objetivo.

Ubicados en el proyecto de regeneración de ecosistemas tropicales, el conocimiento fenológico en su ocurrencia temporal y espacial nos permite conocer mejor a las poblaciones y de la comunidad, la accesibilidad y el potencial regenerativo, además de información básica sobre el ciclo de vida de las especies.

Carabias y Guevara(1985) realizaron observaciones fenológicas en la selva de los Tuxtlas, por un período de cinco años (1878-1982), registrando tres fases fenológicas: foliación, floración y fructificación, reconociendo para cada fase tres estados: juvenil, maduro y senil. Una de las conclusiones que se desprende de este trabajo es que existe una alta variabilidad de los patrones fenológicos, y que esto ocurre no solo entre especies, sitios y años, sino también y de manera muy notable, entre los individuos.

La alta variación fenológica intraespecífica sugiere como posible explicación la influencia del microambiente en el desarrollo fenológico del individuo. Esto condujo al planteamiento del objetivo de la presente tesis: evaluar la relación entre el microambiente y los eventos fenológicos.

III.- Antecedentes en el área de estudio.

Se han desarrollado observaciones fenológicas por parte de Carabias y Guevara (1985), y de Ibarra (1985), mismos que se utilizaron como referencias para establecer comparaciones. Carabias y Guevara (1985) realizaron observaciones en tres localidades, dos en selva primaria y una en acahual; registraron foliación, floración y fructificación de 41 especies de selva primaria, y 31 de vegetación secundaria. Los autores reconocen floración abundante en temporada de secas, y distinguen dentro de la floración anual en árboles cuatro clases; con respecto a la fructificación, distinguen tres clases de especies arbóreas con periodicidad anual. Las clases señalan períodos en el tiempo durante el cual las especies presentan flor o fruto. (ver figura 1 del anexo). Se observan también períodos de floración y fructificación no anuales, además reportan que un factor importante por su influencia sobre ambos procesos es la precipitación, hallando que para la floración se da una correlación negativa (esto es, a menor lluvia mayor floración), y para la fructificación una correlación positiva.

Ibarra (1985) reporta observaciones fenológicas sobre algunas de las especies consideradas en la presente tesis, y coincide con los autores anteriores al señalar que el período de mayor intensidad de floración es durante la temporada de secas, y de mayor intensidad de la fructificación en la estación lluviosa.

En las figuras 2 y 3 del anexo se presentan los comportamientos de floración y fructificación que reportan Carabias y Guevara (1985) e Ibarra (1985).

Esta periodicidad de estructuras, flor en secas y fruto en lluvias, se observa también en otras selvas americanas, es el caso del reporte de Croat (1969) para la isla de Barro Colorado en Panamá (figura 4 del anexo). Esta relación entre los períodos del año y la presencia de estructuras, parece estar en función de los cambios en la precipitación y temperatura del lugar.

MATERIALES Y METODO.

Area de estudio:

Localización.- En los alrededores del volcán San Martín Tuxtla a 33.5 km de Catemaco y rumbo a Montepío, se encuentra la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas de la UNAM. Su localización esta dada por las coordenadas 95°04' y 95°09' de longitud Oeste, y por 18°34' y 18°36' de latitud Norte. Se encuentra a una altitud de 150 a 350 msnm. La estación tiene una superficie de 700 has y se halla cercana a la vertiente del Golfo de México, en el Sureste del Estado de Veracruz.

Geología.- El macizo de San Andrés Tuxtla es un alto estructural de diorita con extrusiones recientes andesíticas y basálticas, cubiertas casi todas por depósitos piroclásticos y derrames de lava, con ventanas de sedimentos marinos del terciario. El material geológico subyacente más antiguo que aflora corresponde a la formación-depósito La Laja, del oligoceno; compuesto por arcillas tobáceas y areniscas de grado medio a grueso con alto porcentaje de material volcánico.

Suelo.- Aunque existe un conocimiento superficial, se puede afirmar que el suelo de esta región es joven y poco desarrollado, por efecto de la erosión intensa, y con grandes cantidades de materia orgánica. Chizom (1984) divide al suelo en cuatro unidades cartográficas, hallando que el 80% del área corresponde a feozem húmico, regasol eútrico, feozem lúmico o humitropept, eutropept, udorthenth y argiudol; se caracteriza por tener pendientes pronunciadas con horizontes orgánicos de 5 cm, y debido a la pendiente y juventud geológica no ha desarrollado todos sus horizontes, aunque destacan el A y el B.

Clima.- En 1976 Soto reporta para la región de Los Tuxtlas, basándose en Köppen modificado por García, un clima correspondiente al grupo Aw o cálido húmedo con lluvias en verano. Se caracteriza por tener una temperatura del mes más frío superior a los 18°C. Para la región de Los Tuxtlas los datos son: temperatura media anual de 24.3°C, temperatura máxima de 32.1°C temperatura mínima de 16.4°C, y oscilación media mensual de entre 5° y 7°C. La clasificación climática está basada en datos de la estación meteorológica de Coyame (a 15 km de la estación) por un período que va de 1953 a 1971 y se reporta como del tipo Af(m)w''(i)g. Se caracteriza por tener una precipitación del mes más seco mayor de 60mm, concentrándose la lluvia en meses de verano, con canícula en la mitad caliente y lluviosa del año. La precipitación media anual es de 4638.5mm para Coyame y de 4725.2mm para la estación, siendo que el porcentaje de lluvia invernal es menor de 18% con presencia de nortes en este período. Figuras 5 y 6 del anexo.

Vegetación.- Esta región ha sido descrita como tropical evergreen forest (Leopold 1950), selva alta siempre verde (Miranda 1951), selva alta perennifolia (Miranda y Hernández X. 1963), bosque tropical perennifolio (Rzedowski 1978). Miranda y Hernández X. lo describen como un mosaico de piezas de vegetación en diferentes etapas serales, sujeta a una elevada tasa de perturbación en la que predominan etapas serales iniciales, influidas por pendientes abruptas, escasez de suelo, y fuerte acción de los vientos. El listado florístico más reciente de la estación comprende a 97 familias y 436 especies, de las cuales más de 200 son árboles. Ibarra (1985) reporta 36 casos de especies dioicas, 17 monoicas y las restantes como monoclinas. Las flores

de la mayoría de las especies son de colores pálidos y menores de 5 mm lo que dificulta la observación fenológica; con respecto a los frutos, la mayoría de las especies de árboles presentan infrutescencias carnosas con síndrome de dispersión zoocora.

Trabajo de campo.-

Se realizó el registro fenológico de 14 especies arbóreas cubriendo las estaciones del año, de agosto de 1984 a. septiembre de 1985, con un intervalo de 40 días promedio (9 observaciones), entre observación y observación.

Elección de especies.-

Se eligieron aquellos árboles de la selva primaria que fueron reportados con periodicidad anual (Carabias y Guevara 1985), con valores de importancia altos en los distintos estratos de vegetación (Carabias 1979); como dominantes (Flores 1971, Piñeiro 1977), o como típicos (comisión de Dioscoreas 1961). Tablas 9 y 10 del anexo. Las especies seleccionadas fueron:

| | |
|-----------------------------------|-----|
| <u>Allophylus campostachis</u> | 08n |
| <u>Cymbopetalum baillonii</u> | 25n |
| <u>Dendropanax arboreus</u> | 24n |
| <u>Dialium guianense</u> | 04n |
| <u>Faramea occidentalis</u> | 33n |
| <u>Ficus insipida</u> | 05n |
| <u>Guarea bijuga</u> | 08n |
| <u>Guarea glabra</u> | 22n |
| <u>Guarea grandifolia</u> | 06n |
| <u>Nectandra ambigens</u> | 55n |
| <u>Poulsenia armata</u> | 15n |
| <u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u> | 85n |
| <u>Stemmadenia donell-smithii</u> | 09n |
| <u>Trichila martiana</u> | 14n |

Los números a la derecha corresponden al número de individuos observados de cada especie, mismos que se encontraron en las áreas de observación, en la hctfea atrás de las instalaciones de la estación, y aquellas que se encontraron en el camino que asciende al cerro el vigía (vigía 5). Datos referentes a las especies en anexo.

Registro fenológico.-

Se registraron las estructuras flor y fruto, distinguiendo tres estados para cada estructura: juvenil, maduro y senil. Los porcentajes para cada estado de cada estructura fueron relacionados con una escala del 1 al 4 del siguiente modo:

1= 1-25%; 2= 26-50%; 3= 51-75%; y 4= 76-100%.

Esta escala califica el desarrollo de las estructuras y estima la proporción de cada estadio. La aplicación de la escala debe sumar en cada registro fenológico de cada individuo el valor de 4, que se divide según los distintos estadios. Por ejemplo: la secuencia 4,0,0, para la flor de un individuo, indica que del 76 al 100% de las flores se hallan en estado juvenil; la secuencia 2,2,0, indica que hay igual abundancia de flores juveniles y maduras pero ninguna senil. Existen trece combinaciones que se observan en el campo, son las siguientes: 400, 310, 220, 211, 040, 130, 031, 121, 022, 004, 013, 112, y 000 que representa al árbol sin flores o frutos. La apreciación para aplicar la escala es subjetiva ya que depende del observador.

Registro del microambiente.-

A cada individuo observado se le aplicó una evaluación o caracterización microambiental cualitativa. Los parámetros considerados fueron: pendiente del suelo, agua y luz. En el primero se distinguieron tres clases: terreno plano (0-10°), pendiente suave (10-25°), y pendiente inclinada (25° o más). Para el agua se reconocieron dos clases: cerca del agua en cualquier momento del año y lejos del agua. El parámetro luz consta de 4 clases que son resultado de la combinación de dos medidas: el porcentaje de la copa expuesto a la luz, y los filtros sobre la copa, figuras 11 y 12 del anexo.

Tratamiento de los registros.-

El tratamiento estadístico de los registros fenológicos y microambientales se llevó a cabo en IBM de México. Los registros fueron tratados de tres formas distintas, en función de esto los resultados se presentan con las claves R1, especie por especie. R2, conjunto de individuos. Y R3, relación con las variables microambientales.

A) Tratamiento especie por especie. R1.

A los valores del registro fenológico se les aplicó un programa estadístico, el cual obtiene para cada especie, para cada fecha de observación y para cada fase de las estructuras, los siguientes valores: media estadística, varianza, desviación estándar, error estándar y coeficiente de variación. Esto nos permite observar los valores de floración y fructificación para cada especie a lo largo del año.

B) Tratamiento para el conjunto de individuos. R2.

A los valores del registro fenológico del conjunto de los individuos se les aplicó el mismo programa estadístico que a los registros especie por especie. Esto nos permite observar los valores de floración y fructificación para el conjunto de los individuos a lo largo del año.

C) Tratamiento de registros fenológico y microambiental. R3.

En este tratamiento se trabajó a dos niveles: especie por especie y conjunto de los individuos. Asimismo, se trabajó en dos etapas: parámetro por parámetro y combinación de parámetros.

Para evaluar la relación entre cada parámetro microambiental y el evento fenológico de cada especie y del conjunto de individuos, se aplicó un análisis de varianza y regresión ti-

po Duncan, el cual nos forma grupos afines con una P mayor de 0.05. Además, para evaluar la relación entre los parámetros y el evento fenológico del conjunto de individuos, se realizó una sustitución de la escala fenológica de campo por otra menos fina, del siguiente modo:

| Valores de Campo. | Valores de sustitución. |
|--------------------------|-------------------------|
| 400, 310, 211, 220. | 1 |
| 130, 040, 121, 031, 022. | 2 |
| 113, 013, 004. | 3 |
| 000. | 4 |

La clase 1 refleja valores de desarrollo juvenil para la flor y el fruto, la clase 2 valores maduros, la clase 3 valores seniles, y la clase 4 ninguna estructura. Estos valores fueron comparados con las clases de los parámetros microambientales, para esto se empleó un modelo log-lineal simple no paramétrico.

En la segunda etapa de los resultados se presentan la acción conjunta de los parámetros microambientales, agua, pendiente y luz, sobre los eventos fenológicos. Para el manejo simultáneo de los parámetros se realizó una sustitución de las clases microambientales por valores numéricos del siguiente modo:

| Parámetro. | Clases. | Valores de sustitución. |
|------------|---------|-------------------------|
| Agua. | Y | =1.00 |
| | N | =0.50 |
| Pendiente. | P | =1.00 |
| | S | =0.50 |
| | A | =0.25 |
| Luz. | A(I) | =1.00 |
| | B(II) | =0.50 |
| | C(III) | =0.25 |
| | D(IV) | =0.12 |

La asignación de valores en el caso del parámetro luz, está basado en un criterio energético que sostiene que los fenómenos productivos se expresan en ecuaciones de tipo logarítmico, "la luz decae exponencialmente a medida que atraviesa el dosel multiestratificado de una selva alta perennifolia, llegando al suelo con solo 0.1 a 2% de su radiación solar total" (Martínez-Ramos 1985). La asignación de valores a los parámetros agua y pendiente fué arbitrario, tomando como referencia al parámetro luz.

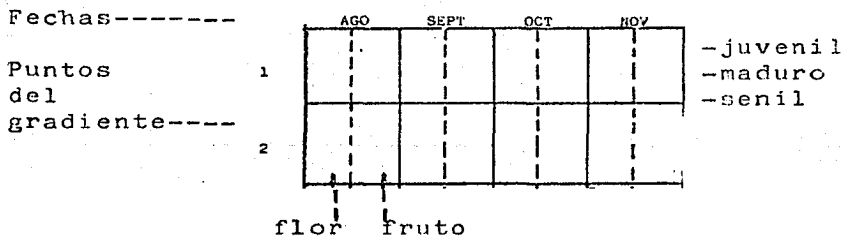
La combinación de los parámetros y de sus valores es la siguiente:

| | | |
|-------------------|---|-------------|
| <u>Y + P + I</u> | = | <u>3.00</u> |
| Y + P + II | = | 2.50 |
| Y + P + III | = | 2.25 |
| <u>Y + P + IV</u> | = | <u>2.12</u> |
| <u>Y + S + I</u> | = | <u>2.50</u> |
| Y + S + II | = | 2.00 |
| Y + S + III | = | 1.75 |
| <u>Y + S + IV</u> | = | <u>1.62</u> |
| Y + A + I | = | 2.25 |
| Y + A + II | = | 1.75 |
| Y + A + III | = | 1.50 |
| <u>Y + A + IV</u> | = | <u>1.37</u> |
| <u>N + P + I</u> | = | <u>2.50</u> |
| N + P + II | = | 2.00 |
| N + P + III | = | 1.75 |
| <u>N + P + IV</u> | = | <u>1.62</u> |
| N + S + I | = | 2.00 |
| N + S + II | = | 1.75 |
| N + S + III | = | 1.25 |
| <u>N + S + IV</u> | = | <u>1.12</u> |
| N + A + I | = | 1.75 |
| N + A + II | = | 1.25 |
| N + A + III | = | 1.00 |
| <u>N + A + IV</u> | = | <u>0.87</u> |

Cada individuo está definido por alguna de las combinaciones anteriores. El número obtenido de la combinación es arbitrario y no representa ninguna característica de los individuos, sino una aproximación al microambiente. Algunos valores se repiten por dos o más combinaciones, por lo que los valores obtenidos finalmente son solo trece. La expresión gráfica de esto se encuentra en la figura 13 del anexo.

Se forma así un gradiente de trece puntos en el cual podemos ubicar a los individuos registrados. La parte de este gradiente con valores altos se caracteriza por tener luz, pendientes suaves o planos y presencia de agua; la parte media del gradiente posee valores intermedios y bajos de luz, ausencia o presencia de agua, y pendiente inclinada o abrupta; la parte de valores bajos del gradiente representa, ausencia de agua, poca luz y pendiente abrupta.

Este gradiente microambiental fué comparado con los eventos fenológicos de los individuos y se trató para cada especie y para el conjunto de individuos. Para lo anterior se aplicó el programa estadístico que proporciona: media estadística, desviación estándar, varianza, error estándar, y coeficiente de variación; además se realizó el análisis de varianza y regresión para pruebas no paramétricas tipo Duncan. Los resultados se presentan del siguiente modo:



RESULTADOS 1.- Resultados de floración y fructificación
especie por especie.

Se presentan las medias estadísticas para cada estado, juvenil, maduro y senil, de las estructuras, flor y fruto, de cada fecha de observación. los resultados se reportan especie por especie utilizando la escala de campo que va de 0 a 4. ver metodología. A la derecha de cada tabla se reportan el número de individuos para cada especie. Al final de esta sección se presenta el fenograma obtenido a partir de estos resultados. Los valores de la media que se presentan indican sincronía si los valores son altos (cercanos a 3 o 4), y variabilidad de respuesta si los valores son bajos (menores de 1).

Allophylus campostachis

Promedios de floración y fructificación.

| | FlJ | FlM | FlS | FrJ | FrM | FrS | (8n) |
|--------|------|------|-----|------|------|------|------|
| 01 ago | 0.50 | - | - | - | - | - | |
| 02 sep | - | - | - | - | - | - | |
| 03 oct | - | - | - | - | - | - | |
| 04 nov | - | - | - | - | - | - | |
| 05 ene | 1.70 | 0.70 | - | - | - | - | |
| 06 mar | 0.50 | - | - | - | 1.62 | 1.37 | |
| 07 may | - | - | - | - | - | - | |
| 08 jul | 1.00 | 1.00 | - | 0.62 | 0.37 | - | |
| 09 sep | - | - | - | - | 1.75 | 1.25 | |

Se distinguen dos períodos de floración, el primero en enero a marzo, y el segundo de julio a agosto, en temporadas del año en que la precipitación decreció (figura 6, anexo). Se distinguen también dos períodos de fructificación, el primero en marzo y el segundo en julio a septiembre. De los ocho individuos observados, seis produjeron flores y frutos.

Cymbopetalum baillonii

Promedios de floración y fructificación.

| | FlJ | FlM | FlS | FrJ | FrM | FrS | (25n) |
|--------|------|------|------|------|------|------|-------|
| 01 ago | 0.66 | 1.22 | 0.11 | 1.11 | - | - | |
| 02 sep | 0.16 | 0.80 | - | 0.64 | - | - | |
| 03 oct | - | 0.44 | 0.04 | 0.64 | 0.32 | - | |
| 04 nov | 0.60 | 0.64 | 0.04 | 0.48 | 0.56 | 0.56 | |
| 05 ene | - | - | - | - | - | - | |
| 06 mar | 1.52 | 0.40 | 0.16 | - | - | - | |
| 07 may | 1.40 | 1.24 | 0.08 | 0.48 | 0.32 | - | |
| 08 jul | - | 0.48 | 1.12 | 0.44 | 1.08 | 1.04 | |
| 09 sep | 0.16 | 0.60 | 0.36 | 0.12 | 1.12 | 0.84 | |

Se distingue floración y fructificación a lo largo de año, con un descenso en época de nortes de diciembre a febrero, y una mayor concentración de floración en época de secas, y de fructificación en época de lluvias de julio a septiembre. Todos los individuos observados produjeron flores y frutos.

Dendropanax arboreus

Promedios de floración y fructificación.

| | FlJ | FlM | FlS | FrJ | FrM | FrS | (24n) |
|--------|------|------|------|------|------|------|-------|
| 01 ago | 1.18 | 0.54 | - | - | - | - | |
| 02 sep | - | - | - | 1.00 | - | - | |
| 03 oct | 0.08 | 0.08 | - | 0.33 | 0.50 | - | |
| 04 nov | - | - | - | - | - | - | |
| 05 ene | - | - | - | - | - | - | |
| 06 mar | - | - | - | - | - | - | |
| 07 may | - | - | - | - | - | - | |
| 08 jul | 2.04 | 0.37 | 0.08 | - | - | - | |
| 09 sep | 0.29 | 0.58 | 0.79 | 0.66 | 0.79 | 0.54 | |

Se observa un período de floración en julio-agosto, y un período de fructificación en los meses de septiembre-octubre a finales de la época de secas. Todos los individuos observados produjeron flores y frutos.

Dialium guianense

Promedios de floración y fructificación.

| | FlJ | FlM | FlS | FrJ | FrM | FrS | (4n) |
|--------|------|------|------|-----|------|------|------|
| 01 ago | - | 2.00 | - | - | 3.00 | - | |
| 02 sep | - | 2.00 | 1.00 | - | 1.00 | - | |
| 03 oct | 1.00 | 1.00 | - | - | - | - | |
| 04 nov | - | - | - | - | - | - | |
| 05 ene | - | - | - | - | - | - | |
| 06 mar | - | - | - | - | 1.00 | - | |
| 07 may | 0.50 | 1.50 | - | - | 1.75 | 0.25 | |
| 08 jul | 0.25 | 1.50 | 0.25 | - | 1.25 | 0.75 | |
| 09 sep | - | - | - | - | 1.50 | 0.50 | |

Se observan flores en el período de lluvias comprendido entre mayo y octubre, y frutos en el mismo período. Las medias estadísticas son altas pero el número de la muestra es muy bajo. Solo tres individuos presentaron flores y frutos.

Faramea occidentalis

Promedios de floración y fructificación.

| | F1J | F1M | F1S | FrJ | FrM | FrS | (33n) |
|--------|------|------|------|------|------|------|-------|
| 01 ago | - | - | - | 3.73 | - | - | |
| 02 sep | - | 0.12 | - | 2.21 | 1.24 | 0.06 | |
| 03 oct | - | - | - | 1.24 | 2.51 | - | |
| 04 nov | - | - | - | - | - | - | |
| 05 ene | - | - | - | - | - | - | |
| 06 mar | 0.36 | - | - | - | - | - | |
| 07 may | - | - | - | - | - | - | |
| 08 jul | 1.24 | 0.09 | - | - | - | - | |
| 09 sep | - | 0.57 | 0.51 | 0.63 | 1.06 | 0.24 | |

Se observa un período de floración que se inicia en julio y se extiende hasta septiembre, y un período de fructificación de agosto a octubre. Se observa un comportamiento altamente sincrónico en la producción de frutos en agosto (01), aunque en esta ocasión solo se observaron 15 individuos. Todos los individuos presentaron flores y frutos.

Ficus insipida

Promedios de floración y fructificación.

| | FlJ | FlM | FlS | FrJ | FrM | FrS | (5n) |
|--------|------|------|-----|------|------|------|------|
| 01 ago | - | - | - | - | - | - | |
| 02 sep | - | - | - | - | - | - | |
| 03 oct | - | 1.60 | - | - | - | - | |
| 04 nov | 0.80 | - | - | 0.80 | 1.60 | - | |
| 05 ene | - | - | - | 1.20 | 1.20 | 0.80 | |
| 06 mar | - | - | - | - | - | - | |
| 07 may | - | - | - | - | - | - | |
| 08 jul | - | - | - | - | - | - | |
| 09 sep | - | - | - | - | - | - | |

Se observa un período de floración en octubre-noviembre y un período de fructificación en noviembre-enero. Cuatro de los cinco individuos observados presentaron flores y frutos.

Guarea bijuga

Promedios de floración y fructificación.

| | FlJ | FlM | FlS | FrJ | FrM | FrS | (8n) |
|--------|------|------|------|------|------|------|------|
| 01 ago | - | - | - | 0.80 | - | - | |
| 02 sep | - | - | - | - | - | 0.50 | |
| 03 oct | - | - | - | - | - | 0.50 | |
| 04 nov | - | - | - | - | - | - | |
| 05 ene | - | - | - | - | - | - | |
| 06 mar | 1.25 | 1.00 | 0.25 | - | - | - | |
| 07 may | - | 0.50 | 1.00 | 0.50 | 1.50 | - | |
| 08 jul | - | - | - | 0.50 | - | 0.50 | |
| 09 sep | - | - | - | - | 0.25 | 0.25 | |

Se observa un período de floración de marzo a julio, y un período de fructificación de mayo a octubre. Siete de los ocho individuos presentaron flor y fruto.

Guarea glabra

Promedios de floración y fructificación.

| | FlJ | FlM | FlS | FrJ | FrM | FrS | (22n) |
|--------|------|------|------|------|------|------|-------|
| 01 ago | - | 0.44 | - | 0.44 | - | - | |
| 02 sep | - | 0.36 | - | 0.36 | 0.18 | - | |
| 03 oct | - | - | - | - | - | - | |
| 04 nov | - | - | - | - | - | - | |
| 05 ene | - | - | - | - | - | - | |
| 06 mar | 0.18 | 0.31 | 0.04 | - | - | - | |
| 07 may | 0.40 | 0.18 | 0.31 | 0.18 | 0.45 | 0.27 | |
| 08 jul | - | 0.27 | 0.09 | 0.40 | 0.95 | 0.27 | |
| 09 sep | 0.18 | - | - | - | 0.72 | 0.36 | |

Se observa un periodo de floración de marzo a julio, y un periodo de fructificación de mayo a octubre. Doce de veintidos individuos presentaron flor y fruto.

Guarea grandifolia

Promedios de floración y fructificación.

| | FlJ | FlM | FlS | FrJ | FrM | FrS | (Gn) |
|--------|------|------|------|------|------|------|------|
| 01 ago | - | - | - | - | - | - | |
| 02 sep | - | - | - | - | - | - | |
| 03 oct | - | - | - | - | - | - | |
| 04 nov | - | 0.66 | - | 1.50 | 0.50 | - | |
| 05 ene | - | - | - | - | 1.16 | 0.83 | |
| 06 mar | 1.66 | 0.33 | - | - | - | - | |
| 07 may | - | 0.66 | 0.66 | 0.16 | 1.16 | - | |
| 08 jul | 1.33 | - | - | 0.33 | 0.33 | - | |
| 09 sep | - | - | 0.66 | 0.66 | - | - | |

Se distingue un período de floración que se inicia en marzo y se extiende hasta septiembre-noviembre, y un período de fructificación que va de mayo a enero. Tres de seis individuos presentaron flores y frutos.

Nectandra ambigens

Promedios de floración y fructificación.

| | FlJ | FlM | FlS | FrJ | FrM | FrS | (55n) |
|--------|------|------|------|------|------|------|-------|
| 01 ago | 0.09 | 0.09 | - | 1.33 | - | - | |
| 02 sep | - | - | - | 1.70 | 1.81 | - | |
| 03 oct | - | - | - | 0.65 | 1.60 | - | |
| 04 nov | - | - | - | - | - | - | |
| 05 ene | - | - | - | - | - | - | |
| 06 mar | - | - | - | - | - | - | |
| 07 may | 1.78 | 0.18 | - | - | - | - | |
| 08 jul | 0.63 | 1.69 | 0.14 | - | - | - | |
| 09 sep | - | - | - | 1.40 | 1.14 | 0.07 | |

Se distingue un período de floración que va de mayo a septiembre y un período de fructificación de agosto a octubre. Cuarenta y siete de los cincuenta y cinco individuos presentaron flores y frutos.

Poulsenia armata

Promedios de floración y fructificación.

| | FlJ | FlM | FlS | FrJ | FrM | FrS | (15n) |
|--------|------|------|-----|------|------|------|-------|
| 01 ago | - | - | - | 0.28 | - | - | |
| 02 sep | - | - | - | 0.80 | - | - | |
| 03 oct | - | - | - | - | 0.26 | - | |
| 04 nov | - | - | - | - | - | - | |
| 05 ene | - | - | - | - | - | - | |
| 06 mar | 1.33 | 0.26 | - | - | - | - | |
| 07 may | - | - | - | - | 1.40 | 0.46 | |
| 08 jul | - | - | - | - | - | - | |
| 09 sep | - | - | - | - | - | - | |

Se observa un período de floración en marzo y un período de fructificación que va de mayo a octubre. Solo ocho de los quince individuos observados produjeron flores y frutos.

Pseudolmedia oxyphyllaria

Promedios de floración y fructificación.

| | FlJ | FlM | FlS | FrJ | FrM | FrS | (85n) |
|--------|------|------|------|------|------|------|-------|
| 01 ago | - | - | - | - | - | - | |
| 02 sep | - | - | - | - | - | - | |
| 03 oct | - | - | - | - | - | - | |
| 04 nov | - | - | - | - | - | - | |
| 05 ene | - | - | - | - | - | - | |
| 06 mar | 1.57 | 0.72 | 0.18 | 0.09 | 0.09 | - | |
| 07 may | 0.04 | 0.30 | 0.40 | 0.54 | 1.38 | 0.28 | |
| 08 jul | - | 0.02 | 0.70 | 0.17 | 0.54 | 0.74 | |
| 09 sep | - | - | - | - | - | - | |

Se observa una época de floración de marzo a mayo y de fructificación de marzo a julio. Cincuenta y ocho de ochenta y cinco individuos presentaron flores y frutos.

Stemmadenia donell-smithii

Promedios de floración y fructificación.

| | FlJ | FlM | FlS | FrJ | FrM | FrS | (9n) |
|--------|------|------|------|------|------|------|------|
| 01 ago | 0.50 | - | - | - | - | - | |
| 02 sep | 0.44 | - | - | 0.44 | - | - | |
| 03 oct | - | - | - | 0.44 | - | - | |
| 04 nov | - | - | - | - | - | - | |
| 05 ene | - | - | - | - | - | - | |
| 06 mar | 1.11 | 0.22 | - | - | - | - | |
| 07 may | 1.44 | 1.44 | 0.22 | - | - | - | |
| 08 jul | 0.11 | 1.55 | - | 0.11 | 0.33 | - | |
| 09 sep | - | - | - | 0.55 | 1.66 | 0.88 | |

Se observa un período de floración de marzo a septiembre y un período de fructificación de julio a octubre. Siete de los nueve individuos presentaron flores y frutos.

Trichila martiana

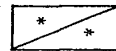
Promedios de floración y fructificación.

| | FlJ | FlM | FlS | FrJ | FrM | FrS | (14n) |
|--------|------|------|-----|-----|-----|-----|-------|
| 01 ago | - | - | - | - | - | - | |
| 02 sep | - | - | - | - | - | - | |
| 03 óct | - | - | - | - | - | - | |
| 04 nov | 0.28 | 0.28 | - | - | - | - | |
| 05 ene | - | - | - | - | - | - | |
| 06 mar | - | - | - | - | - | - | |
| 07 may | - | - | - | - | - | - | |
| 08 jul | - | - | - | - | - | - | |
| 09 sep | - | - | - | - | - | - | |

Se observaron flores en un solo individuo de los registrados.

| | AGOSTO | SEPTIEM. | OCTUBRE | NOVIEMBRE | ENERO | MARZO | MAYO | JULIO | SEPTIEM. |
|------------------------------------|---------|----------|---------|-----------|--------|-------|------|---------|----------|
| <u>Phylus camptostachis.</u> (8n) | * | | | | * | | | * | |
| <u>Popetalum baillonii</u> (25n) | * | * | | * | | * | * | * | * |
| <u>Propanax arboreum.</u> (24n) | * | * | * | * | | | | * | * |
| <u>ium guianense.</u> (4n) | * | * | * | | | * | * | * | * |
| <u>inea occidentalis.</u> (33n) | * | * | * | | | * | | * | * |
| <u>is insipida.</u> (5n) | | | * | * | * | | | | |
| <u>ea bijuga.</u> (8n) | * | * | | | | * | * | * | * |
| <u>ea glabra.</u> (22n) | * | * | * | | | * | * | * | * |
| <u>ea grandifolia.</u> (6n) | | * | * | * | * | * | * | * | * |
| <u>andra ambigens.</u> (55n) | * | * | * | * | | | * | * | * |
| <u>senia amata.</u> (15n) | * | * | * | | | * | * | | |
| <u>comedia oxyphyllaria.</u> (85n) | | | | | | * | * | * | * |
| <u>adenia donell-smithii.</u> (9n) | * | * | * | * | | * | * | * | * |
| <u>nila martiana.</u> (14n) | | | | * | * | | | | |
| | LLUVIAS | | | | NORTES | SECAS | | LLUVIAS | |

FLOR
FRUTO



LOGRAMA DE LAS ESPECIES DE AGOSTO DE 1984 A SEPTIEMBRE DE 1985. EN LOS TUXTLAS VERACRUZ.

RESULTADOS 2.- Resultados de floración y fructificación
para el conjunto de los individuos.

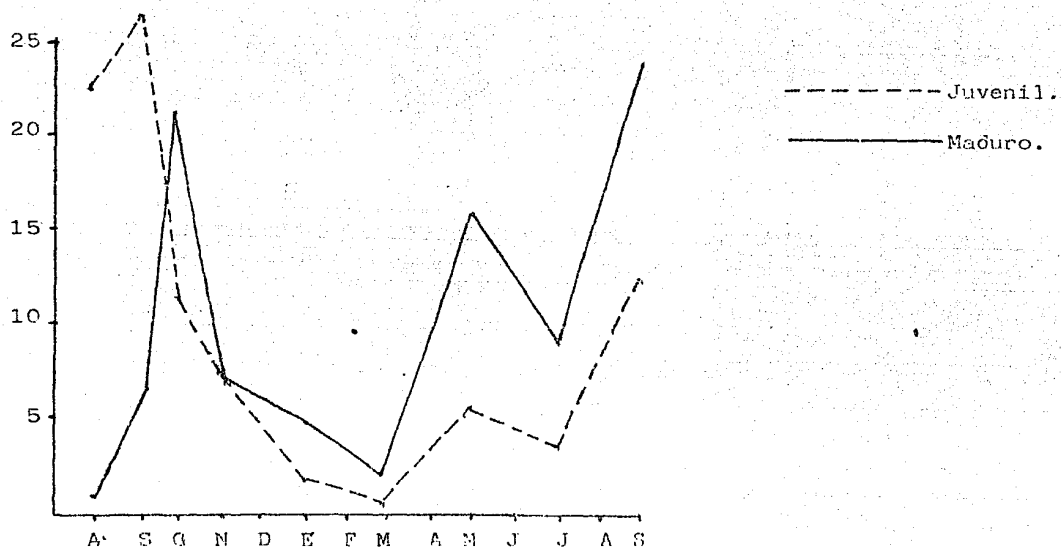
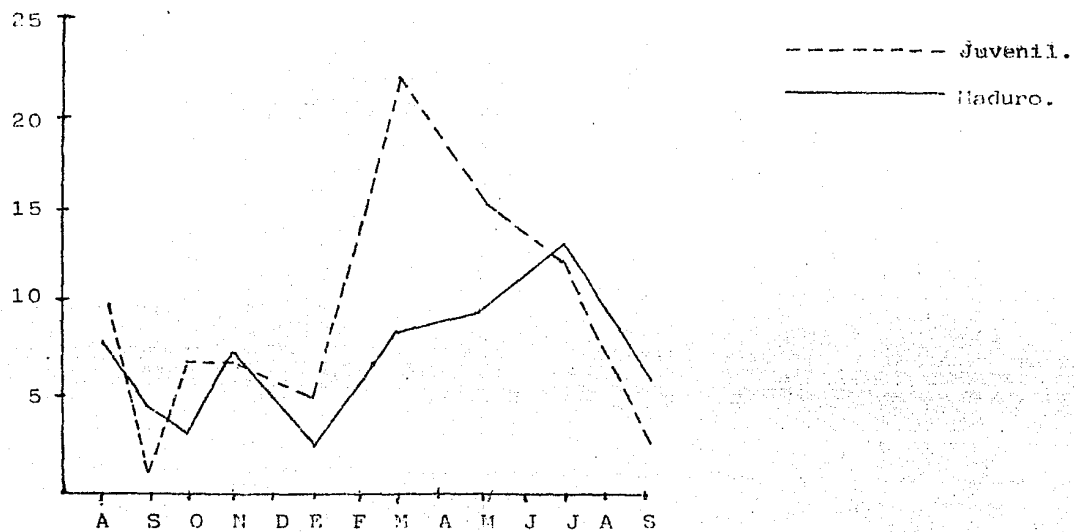
Se presentan las medias estadísticas para cada estado (juvenil, maduro, senil), de cada estructura Flor y Fruto), de cada fecha de observación. En la tabla A se presentan los valores obtenidos con la escala de campo (de 0 a 4, ver metodología). La tabla B presenta los mismos valores pero en una escala porcentual. Los números a la derecha de las tablas indican el número de individuos de cada observación. Con los valores de la tabla B se construyeron las gráficas de floración y fructificación de la figura C.

TABLA A. RESULTADOS DE FLORACION Y FRUCTIFICACION PARA EL CON-
JUNTO DE LAS ESPECIES EN ESCALA 0-4.

| | FJ | FM | FS | FrJ | FrM | FrS | |
|--------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 01 ago | 0.397 | 0.330 | 0.012 | 0.919 | 0.074 | / | 161 n |
| 02 sep | 0.038 | 0.194 | 0.019 | 1.121 | 0.286 | 0.029 | 206 n |
| 03 oct | 0.280 | 0.116 | 0.004 | 0.490 | 0.850 | 0.018 | 214 n |
| 04 nov | 0.270 | 0.280 | 0.011 | 0.297 | 0.297 | 0.166 | 84 n |
| 05 ene | 0.194 | 0.083 | / | 0.083 | 0.180 | 0.125 | 75 n |
| 06 mar | 0.880 | 0.340 | 0.060 | 0.043 | 0.090 | 0.040 | 275 n |
| 07 may | 0.614 | 0.374 | 0.217 | 0.255 | 0.698 | 0.145 | 262 n |
| 08 jul | 0.486 | 0.520 | 0.190 | 0.159 | 0.363 | 0.346 | 294 n |
| 09 sep | 0.088 | 0.224 | 0.228 | 0.588 | 0.925 | 0.355 | 214 n |

TABLA B. RESULTADOS DE FLORACION Y FRUCTIFICACION PARA EL CON-
JUNTO DE LAS ESPECIES EN ESCALA PORCENTUAL.

| | FJ | FM | FS | FrJ | FrM | FrS | |
|--------|-------|-------|------|-------|-------|------|---------------|
| 01 ago | 9.92 | 8.25 | 0.30 | 22.90 | 1.85 | / | 161 n (51.4%) |
| 02 sep | 0.95 | 4.85 | 0.47 | 28.02 | 7.15 | 0.72 | 206 n (65.8%) |
| 03 oct | 7.00 | 2.90 | 0.10 | 12.25 | 21.25 | 0.45 | 241 n (68.3%) |
| 04 nov | 6.75 | 7.00 | 0.27 | 7.42 | 7.42 | 4.15 | 84 n (26.8%) |
| 05 ene | 4.85 | 2.01 | / | 2.07 | 4.50 | 3.12 | 72 n (23.0%) |
| 06 mar | 22.00 | 8.50 | 1.50 | 1.07 | 2.25 | 1.00 | 275 n (87.8%) |
| 07 may | 15.35 | 9.35 | 5.42 | 6.37 | 17.45 | 3.62 | 262 n (83.7%) |
| 08 jul | 12.15 | 13.00 | 4.75 | 3.97 | 9.07 | 8.62 | 294 n (93.9%) |
| 09 sep | 2.20 | 5.60 | 5.70 | 14.70 | 23.12 | 8.87 | 214 n (68.3%) |



Gráfica C. Gráficas de floración (arriba) y de Fructificación (abajo). De agosto de 1984 a septiembre de 1985. En Los Tuxtlas, Veracruz.

RESULTADOS 3.- Relación entre los parámetros microambientales y el evento fenológico.

Se presenta la distribución de los individuos de cada especie en las clases de los parámetros ambientales, y su relación estadística con los mismos. Se presentan los resultados del evento fenológico en el gradiente microambiental, para cada especie. En la segunda parte se presentan los mismos resultados para el conjunto de los individuos.

El gradiente de trece puntos en el que se ubican los individuos de las especies indica en los puntos cercanos al valor trece presencia de luz, agua y terreno plano, en los puntos cercanos al valor 1, ausencia de luz, de agua y con pendiente abrupta.

Nectandra ambigua.

Distribución en los parámetros microambientales:

| N | Pendiente | | | Agua | | Luz | | | |
|----|-----------|----|---|------|----|-----|---|---|---|
| | P | S | A | Y | N | A | B | C | D |
| 55 | 36 | 13 | 6 | 4 | 51 | 42 | 5 | 2 | 6 |

Las pruebas estadísticas no muestran ninguna relación entre el evento fenológico y cualquier parámetro ambiental.

Distribución y fenología de individuos en el gradiente microambiental:

| | | Nectandra ambigua | | | | | | | | | | | |
|----|--|-------------------|-----------------|-----------------|-----|-----|-----|-----------------|--------------------|------|--|--------------------|-----|
| | | AGO | SEPT | OCT | NOV | ENE | MAR | MAY | JUL | SEPT | | | |
| 1 | | | | 1.0 3.0 2 | | | | 4.0 - - | 1.0 2.0 | | | 3.0 4.0 | 1m |
| 2 | | | | | | | | | | | | | |
| 3 | | | | | | | | 4.0 - - | 4.0 - | | | 4.0 - - | 1m |
| 4 | | | | | | | | | | | | | 1m |
| 5 | | | | | | | | | | | | | |
| 6 | | | | | | | | - 2.0 | 1.0 3.0 | | | - 4.0 | 2m |
| 7 | | 1.0 - | 1.0 - | | | | | 1.0 - | - 1.0 | | | - 2.0 | 4m |
| 8 | | | 1.2 1.2 - | 1.0 1.2 - | | | | 1.3 0.7 - | 0.8 1.3 0.5 | | | 2.7 0.5 0.2 | 6m |
| 9 | | - 2.0 0.0 - | 2.7 - | 0.5 2.1 - | | | | 2.2 - | 2.0 1.0 - | | | 1.7 1.0 - | 9m |
| 10 | | | | | | | | | | | | | |
| 11 | | | | | | | | | | | | | |
| 12 | | 0.11 - - | 1.0 0.3 - | 0.0 1.0 - | | | | 1.9 - - | 0.31 1.9 0.1 | | | 0.2 - - 10.1 | 30m |
| 13 | | 4.0 - - | 4.0 - | 1.0 3.0 - | | | | 2.0 2.0 - | - 4.0 - | | | 4.0 - - | 1m |

Poulsenia armata.

Distribución en los parámetros microambientales:

| N | Pendiente | | | Agua | | Luz | | | |
|----|-----------|---|---|------|----|-----|---|---|---|
| | P | S | A | Y | N | A | B | C | D |
| 15 | 8 | 6 | 1 | 4 | 11 | 6 | 2 | - | 7 |

Las pruebas estadísticas no muestran ninguna relación entre el evento fenológico y cualquier parámetro ambiental.

Distribución y fenología de individuos en el gradiente microambiental:

| <i>Poulsenia armata</i> | | AGO | SEPT | OCT | NOV | ENE | MAR | MAY | JUL | SEPT | |
|-------------------------|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|----|
| 1 | | | | | | | | | | | |
| 2 | | | | | | | | | | | |
| 3 | | | | | | | | | | | 3n |
| 4 | | | | | | | | | | | |
| 5 | | | | | | | | | | | 1n |
| 6 | | | | | | | | | | | 1n |
| 7 | | | | | | 2.0 | | - | | | 3n |
| | | | | | | 0.7 | | 2.3 | | | |
| | | | | | | - | | 1.7 | | | |
| 8 | | | | | | | | | | | |
| 9 | | | | | | 1.0 | | - | | | 2n |
| | | | | | | 1.0 | | 2.0 | | | |
| | | | | | | - | | - | | | |
| 10 | | | | | | | | | | | |
| 11 | | | | | | | | | | | |
| 12 | 1.3 | 2.7 | | | | 2.7 | | - | | | 3n |
| | - | - | | | | - | | 2.0 | | | |
| | - | - | | | | - | | 0.7 | | | |
| 13 | 2.0 | - | | | | 2.0 | | - | | | 2n |
| | - | 2.0 | | | | - | | 2.0 | | | |
| | - | - | | | | - | | - | | | |

Distribución de individuos por clases:

| | Pendiente | | | Agua | | Luz | | | |
|-----------------------------------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|
| | P | S | A | Y | N | A | B | C | D |
| <u>Allophylus campostachis</u> | 4 | 4 | - | - | 8 | - | 1 | - | 7 |
| <u>Cymbopetalum baillonii</u> | 10 | 11 | 4 | 4 | 21 | 1 | 5 | 5 | 14 |
| <u>Dendropanax arboreus</u> | 15 | 6 | 3 | 3 | 21 | 8 | 5 | - | 11 |
| <u>Dialium guianense</u> | 4 | - | - | - | 4 | 3 | - | - | 1 |
| <u>Faramea occidentalis</u> | 11 | 14 | 8 | 2 | 31 | 1 | 1 | 9 | 22 |
| <u>Ficus insipida</u> | 1 | 2 | 1 | 1 | 4 | 4 | - | - | 1 |
| <u>Guarea bijuga</u> | 5 | 2 | 1 | - | 8 | - | 1 | 1 | 6 |
| <u>Guarea glabra</u> | 10 | 8 | 4 | 4 | 18 | 4 | 2 | 6 | 10 |
| <u>Guarea grandifolia</u> | 4 | 2 | - | - | 6 | 1 | 1 | 1 | 3 |
| <u>Nectandra ambigens</u> | 36 | 13 | 6 | 4 | 51 | 42 | 5 | 2 | 6 |
| <u>Poulsenia armata</u> | 8 | 6 | 1 | 4 | 11 | 6 | 2 | - | 7 |
| <u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u> | 53 | 25 | 7 | 4 | 81 | 16 | 12 | 26 | 31 |
| <u>Stemmadenia donell-smithii</u> | 8 | 1 | - | 2 | 7 | 1 | 3 | 1 | 4 |
| <u>Trichila martiana</u> | 4 | 2 | 8 | 1 | 13 | - | 1 | 6 | 7 |
| Total: | 44 | 173 | 96 | 284 | 29 | 87 | 39 | 57 | 130 |

Las pruebas estadísticas con la sustitución de valores de la escala fenológica, si muestran relación entre el parámetro luz y los procesos de floración y fructificación.

Distribución y fenología del conjunto de individuos en el gradiente microambiental:

| | | CONJUNTO DE LAS ESPECIES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----|--|--------------------------|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|--|
| | | AGO | | SEPT | | OCT | | NOV | | ENE | | MAR | | MAY | | JUL | | SEPT | | | |
| 1 | | 1.0 | 2.0 | | 1.2 | | 0.4 | 0.4 | 0.3 | | 0.6 | | 0.9 | 0.3 | 0.7 | 0.6 | 0.2 | 0.2 | 0.2 | 20n | |
| | | - | - | | 0.3 | | 1.0 | - | 0.1 | | - | | - | 0.9 | 0.3 | 0.6 | 0.3 | 0.2 | 1.2 | 9sp | |
| | | - | - | | - | | - | - | - | | - | | - | 0.3 | - | 0.5 | 0.3 | - | 0.2 | | |
| 2 | | | | | 1.7 | | 1.7 | | - | | 1.2 | | 0.2 | 0.5 | 0.5 | 1.0 | - | - | - | 9n | |
| | | | 0.7 | 0.3 | | 1.0 | 2.0 | 1.0 | | | | 0.2 | | 0.2 | 0.5 | - | 0.5 | 0.2 | 1.5 | 5sp | |
| | | | - | - | | - | - | - | | | | - | | - | 0.5 | - | 0.5 | 0.5 | | | |
| 3 | | 0.2 | 0.5 | | 1.2 | | 0.4 | 0.5 | 0.4 | 1.2 | 1.0 | | 0.3 | 0.2 | 0.4 | 0.1 | 0.3 | 0.2 | 0.2 | 37n | |
| | | 0.5 | - | 0.2 | 0.3 | | 0.7 | 0.2 | 0.3 | 0.4 | 0.2 | 0.2 | 0.4 | 0.7 | 0.2 | 0.5 | 0.2 | 0.5 | 9sp | | |
| | | - | - | - | - | | - | - | 0.1 | - | 0.2 | 0.2 | 0.2 | 0.2 | 0.2 | - | 0.3 | 0.2 | 0.6 | | |
| 4 | | 2.0 | | 0.7 | | 0.4 | | 0.4 | | | 1.2 | | 0.2 | 0.7 | 0.4 | 0.7 | - | 0.9 | 16n | | |
| | | - | 0.4 | 0.9 | | 0.7 | | 0.6 | | 0.2 | 0.7 | | 0.2 | 0.7 | - | 0.5 | - | 1.4 | 6sp | | |
| | | - | - | 0.2 | | - | | 0.7 | | 0.7 | 0.1 | | 0.1 | - | - | 0.7 | 0.4 | 0.2 | | | |
| 5 | | 2.0 | | | | 1.0 | | | | | | | | | 2.0 | | | - | 2n | | |
| | | - | | 2.0 | | 1.0 | | | | | | | | | - | | | 1.5 | 2sp | | |
| | | - | | - | | - | | - | | | | | | | - | | | 0.5 | | | |
| 6 | | 1.0 | | | 1.0 | | 0.5 | 1.3 | | | 0.8 | | 0.1 | 0.2 | 0.7 | 0.1 | - | 0.7 | 19n | | |
| | | - | | - | - | - | - | - | - | | 0.4 | | 0.8 | 0.4 | 0.9 | 0.7 | 0.7 | 2.0 | 8sp | | |
| | | - | | - | - | - | - | - | - | | - | | 0.3 | 0.2 | 0.7 | 0.2 | 0.7 | 0.2 | | | |
| 7 | | 0.5 | 0.9 | 0.1 | 0.8 | 0.1 | 0.5 | 0.3 | 0.2 | 0.1 | 0.8 | 0.1 | 0.4 | 0.2 | 0.5 | 0.1 | - | 0.2 | 68n | | |
| | | 0.2 | - | 0.2 | 0.3 | 0.1 | 0.4 | 0.2 | - | 0.1 | 0.4 | 0.1 | 0.3 | 0.4 | 0.2 | 0.2 | 0.2 | 0.5 | 13sp | | |
| | | - | - | - | - | - | 0.1 | - | 0.2 | - | - | - | - | 0.2 | 0.2 | 0.2 | 0.4 | 0.6 | | | |
| 8 | | - | 1.2 | 0.2 | 0.8 | - | 0.4 | 0.4 | | 0.3 | 1.3 | 0.1 | 0.6 | 0.5 | 0.5 | 0.1 | - | 1.4 | 38n | | |
| | | 0.6 | - | - | 0.4 | 0.2 | 1.0 | 0.1 | | 0.3 | 0.3 | 0.1 | 0.7 | 1.0 | 0.8 | 0.5 | 0.5 | 0.8 | 10sp | | |
| | | 0.2 | - | - | - | - | - | 0.3 | | - | 0.1 | - | 0.5 | 0.1 | 0.3 | 0.7 | 0.2 | 0.6 | | | |
| 9 | | 0.3 | 1.2 | - | 1.1 | - | 0.2 | - | 0.2 | | 0.8 | 0.1 | 0.8 | 0.1 | 0.6 | - | - | 1.0 | 38n | | |
| | | 0.5 | - | 0.3 | - | 0.3 | 1.1 | 0.3 | 1.0 | | 0.4 | 0.6 | - | 0.2 | 1.1 | 0.4 | 0.3 | 0.3 | 0.8 | 12sp | |
| | | - | - | - | 0.2 | 0.1 | - | 0.1 | 0.1 | | 0.6 | 0.1 | 0.1 | 0.4 | - | 0.2 | 0.2 | 0.1 | | | |
| 10 | | 1.0 | | | 1.0 | | 1.0 | 2.0 | | | 1.8 | | 0.5 | - | - | - | - | - | 6n | | |
| | | - | | - | - | - | - | - | - | | 0.2 | | 0.7 | 1.2 | 0.7 | 0.3 | 2.0 | 4sp | | | |
| | | - | | - | - | - | - | - | - | | - | | 0.2 | 0.2 | 0.4 | 0.3 | - | - | | | |
| 11 | | - | | | 4.0 | | | | | | - | | - | - | - | - | - | - | 1n | | |
| | | 4.0 | | - | - | - | - | - | - | | 3.0 | | | 4.0 | | | | | 1sp | | |
| | | - | | - | - | - | - | - | - | | 1.0 | | | - | | | | | | | |
| 12 | | 0.3 | 0.7 | - | 1.4 | 0.1 | 0.5 | 0.4 | 0.5 | | 0.5 | 0.4 | - | 1.2 | 0.1 | 0.4 | - | 0.2 | 0.8 | 59n | |
| | | 0.3 | 0.3 | 0.2 | 0.3 | 0.2 | 1.1 | 0.4 | 0.3 | | 0.9 | 0.1 | 0.1 | 0.2 | 0.6 | 1.2 | 0.1 | 0.1 | 1.0 | 8sp | |
| | | - | - | - | 0.1 | - | - | - | - | | 0.1 | 0.1 | - | 0.1 | 0.3 | 0.1 | 0.5 | 0.1 | 0.1 | | |
| 13 | | 1.3 | | | 2.6 | | 0.3 | | | | 1.0 | | 0.5 | - | - | - | - | 1.3 | 4n | | |
| | | - | | - | - | - | 2.3 | | | | - | | 0.5 | 1.0 | 1.0 | | - | - | 3sp | | |
| | | - | | - | - | - | - | | | | - | | - | - | - | - | - | - | | | |

DISTRIBUCION DE LAS ESPECIES EN EL GRADIENTE.

| 9sp | 5sp | 9sp | 6sp | 2sp | 8sp | 13sp | 10sp | 12sp | 4sp | 1sp | 8sp | 3sp | |
|------------|-----|---------------|--------------|-----|------|------------------------------|-------------------------|----------------------|-----|-----|---|------------|-------------------|
| XXXXX X | X | | | | XX | X | XXX | | | | | | T. martiana |
| | | | | | X | XXX | X | X | X | | XX | | S. donnell-smithi |
| XXX | XX | XXXXX XXXX | XXXXX XXX | | XXXX | XXXXX XXXXX XXXXX X | XXXXX XXXXX XXXXX | XXXXX XXXXX XX | XXX | | XXXXX XXXX | X | P. oxyphyllaria |
| | | XXX | X | X | X | XXX | XXX | XX | | | | XX | P. armata |
| X | | X | X | | XX | XXXX | XXXXX X | XXXXX XXXXX | | | XXXXX XXXXX XXXXX XXXXX XXXXX | X | N. ambigens |
| | | X | X | | | XX | | X | | | X | | G. grandifolia |
| XX | XX | XXX | XX | | | XXXX | X | XXX | X | X | XXX | | G. glabra |
| X | | XX | | | | XXX | X | X | | | | | G. bijuga |
| X | | | | | | | X | X | | | XX | | F. insipida |
| XXXX | XXX | XXXXX XXX | XXX | X | X | XXXXX XXXXX X | XXX | X | | | | | F. occidentalis |
| X | | X | X | | XX | XXXXX XX | X | XXX | X | | XXX | XXXXX X | D. guianense |
| X | X | XXXXX | | | X | XXXXX XX | XXX | XXX | | | | | D. arboreum |
| | | XXXX | | | | XXX | | X | | | | | C. baillonii |
| | | | | | | | | | | | | | A. campostachii |

| | | | | | | | | | | | | |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | | | | | | | | Y,a,4 | Y,a,3 | Y,a,2 | Y,a,1 |
| | | | | | | | Y,b,4 | Y,b,3 | Y,b,2 | | Y,b,1 | |
| | | | Y,c,4 | Y,c,3 | | | Y,c,2 | | | Y,c,1 | | |
| | | | | | | N,a,4 | N,a,3 | N,a,2 | | | N,a,1 | |
| | | N,b,4 | N,b,3 | | N,b,2 | | | N,b,1 | | | | |
| N,c,4 | N,c,3 | | N,c,2 | | | | N,c,1 | | | | | |

0.87 1.00 1.12 1.25 1.37 1.50 1.62 1.75 2.00 2.12 2.25 2.50 3.00

Resultados 1.

En estos resultados se expresa la respuesta fenológica especie por especie. En la figura D de la siguiente página se muestran los datos de Carabias y Guevara (1985), los datos de Ibarra (1986) y los datos de la presente tesis. Se puede observar que existen algunas coincidencias respecto a las fechas en que se reportan flores y frutos, sin embargo, hay varias observaciones de flores y frutos que no coinciden con fechas reportadas en estos trabajos.

En lo general, las especies mostraron medias estadísticas bajas, y varianza y coeficiente de variación altos. Esto sugiere una alta variabilidad intraespecífica en lo que respecta a los eventos de floración y fructificación. Es decir que los valores obtenidos para cada especie distan de reflejar el momento fenológico de la población muestreada. En los casos en que los valores de la media estadística eran altos, lo cual sucedió en pocas fechas y especies, se dan en muestreos de la especie de pocos individuos.

No obstante esta variación intraespecífica, es posible observar algunas especies con un comportamiento altamente sincrónico, o asociado con alguna época del año.

A continuación se presenta el análisis del evento fenológico especie por especie. Al final se presenta una relación de los períodos de floración y fructificación con las distintas especies.

| | | FLOR | | | | | | | | | | | | FRUTO | | | | | | | | | | | |
|------------------------|---|------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|-------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | E | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D | E | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D |
| <u>A. campostachis</u> | C | * | | | | | | | * | * | * | | | * | * | * | | | | * | * | * | * | * | |
| | I | | | | | | | | * | * | * | | | * | * | * | | | | * | * | * | * | * | |
| | T | * | | | | | | | * | * | | | | | | * | | | | * | * | | | * | |
| <u>C. baillonii</u> | C | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | I | | * | * | * | * | * | | | | | | * | * | * | * | | | | * | * | * | * | | |
| | T | * | | * | | | * | * | * | * | | * | | | | | * | | | * | * | * | * | | |
| <u>D. arboreus</u> | C | | | | | | | | * | * | * | * | * | | | | | | * | * | * | * | * | | |
| | I | | | | | | | | * | * | * | * | * | * | | | | | * | * | * | * | * | | |
| | T | | | | | | | | * | * | * | * | | | | | | | * | * | * | * | * | | |
| <u>D. guianense</u> | C | | | | | | | | | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | I | | | | | | | | | * | * | | | | | | * | * | | | | | | | |
| | T | | | * | | * | * | * | * | * | | | | | * | | * | * | * | * | * | * | * | | |
| <u>F. occidentalis</u> | C | | | | | | | | * | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | I | | * | * | * | | | | | | | | * | * | | | | | | * | * | * | * | | |
| | T | | * | | | * | | * | | | | | | | | | | | * | * | * | * | * | | |
| <u>F. insipida</u> | C | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | I | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | T | | | | | | | | * | | | | * | | | | | | * | | | | * | | |
| <u>G. bijuga</u> | C | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | I | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | T | * | * | * | * | * | | | | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| <u>G. glabra</u> | C | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | I | * | * | * | | | | | | | | | * | * | * | | | | | | | | | | |
| | T | * | * | * | * | * | * | * | | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| <u>G. grandifolia</u> | C | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | I | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | T | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| <u>N. ambigens</u> | C | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | | | | | | | * | * | * | * | * | | |
| | I | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | | | | | | | * | * | * | * | * | | |
| | T | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | | | | | | | * | * | * | * | * | | |
| <u>P. armata</u> | C | | | | | | | | | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | I | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | T | | * | | | | | | | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| <u>P. oxyphyllaria</u> | C | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | I | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | T | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| <u>S. donelsmithii</u> | C | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | I | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| | T | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | |
| <u>T. martiana</u> | C | | | | | | | | * | * | | | | | | | | | | | * | * | | | |
| | I | | | | | | | | * | * | * | | * | | | | | | | | * | * | | | |
| | T | | | | | | | | * | * | * | | * | | | | | | | | * | * | | | |

Figura D.- Comparación de los fenogramas de Carabias y Guevara (1985) (C); Ibarra (1985) (I); y la presente tesis (T).

Allophylus campostachis.-

Seis de ocho individuos presentaron flore y frutos en dos ocasiones distintas a lo largo del año, de enero a marzo, y de julio a septiembre. En ambas ocasiones la respuesta fue sincrónica en su inicio y desarrollo. Los momentos de inicio de la floración coinciden con períodos de decremento de precipitación. Los individuos con medias mas altas fueron aquellos ubicados en pendiente suave, mientras que los que no floraron fueron los más pequeños de la muestra.

Carabias y Guevara(1985) observaron flores en en julio-a-agosto e inclusive enero, esto es, en temporada de lluvias y nortes; frutos de julio a marzo, en lluvias y nortes. Ibarra reporta floración de julio a septiembre, en lluvias, y frutos de septiembre a marzo, en lluvias y nortes.

Esta especie parece iniciar la floración en período de lluvias, y nuevamente en nortes, sin presentar flores en la estación seca. El período de fructificación se concentra en los meses de lluvias y nortes y escasamente en secas. La transición de flor a fruto se da en aproximadamente mez y medio, y la permanencia del fruto abarca de tres a cinco meses, por lo que representa un alimento regular para aves.

Cymbopetalum baillonii.-

Veintidos de veinticinco individuos presentaron flores y frutos a lo largo del año. Existen dos momentos para la floración con una amplitud de dos o tres meses, en la mitad de la temporada de lluvias y a final de la temporada de secas. Los frutos están presentes todo el año, pero con mayor abundancia al final de las lluvias. La flor se observa por casi dos meses y el fruto hasta cuatro meses.

Carabias y Guevara(1985) reportan flores en la estación seca (marzo-mayo) y en la estación de lluvias (junio-noviembre) y frutos todo el año. Ibarra(1985) reporta flores y frutos principalmente en temporada de secas y principio de lluvias.

Esta especie presenta mayor intensidad de floración durante la estación seca, aunque se pueden observar flores y frutos todo el año.

Dendropanax arboreus.-

En esta especie todos los individuos (24), presentaron estructuras en un solo momento del año. Flor de julio a septiembre, y fruto de agosto a octubre, todo al final de la temporada de lluvias. Se observó que los individuos más altos, y por lo mismo más expuestos a la luz, presentaron una mayor intensidad en la floración.

Tanto Carabias y Guevara(1985) como Ibarra(1985) reportan flores y frutos en el mismo período, aunque con una amplitud mayor que la registrada por mí.

El comportamiento de esta especie parece ser sincrónico y periódico, con abundancia de flores y frutos hacia el final de la estación de lluvias y principio de la de nortes.

Dialium guianense.-

Tres de cuatro individuos presentaron flores y frutos, el individuo que no produjo era un árbol muy pequeño (6 mts) comparado con la talla media de los individuos restantes (29 mts), además de encontrarse en condiciones de sombra, siendo que el carácter ecológico de esta especie es de demandante de luz.

Las medias que se reportan en la tabla de resultados (pág 26) son altas, esto se debe al bajo número de la muestra de esta especie. Se distinguen flores en el período de lluvias, de mayo a

octubre, y frutos en el mismo período. Aunque no parecen muy regulares sus períodos de floración.

Carabias y Guevara(1985) reportan frutos principalmente en la estación seca y ocasionalmente a lo largo del año. Ibarra(1985) reporta flores al final de la estación de lluvias, y frutos a fin de secas y principio de lluvias.

Faramea occidentalis.-

En esta especie todos los individuos presentaron estructuras en una sola temporada del año, y de modo bastante sincrónico. El período de floración va de marzo a septiembre, aunque se concentra en los meses con lluvia, el período de fructificación va de agosto a octubre, al final de la estación lluviosa. Esta especie, a pesar de su notable sincronía, es muy irregular en su periodicidad.

Carabias y Guevara(1985) reportan a esta especie como irregular en su floración y fructificación, observando flores en lluvias y nortes, y frutos casi todo el año. Ibarra(1985) reporta flores de abril a junio y frutos de octubre a febrero.

Ficus insipida.-

Los cinco individuos observados produjeron flores y frutos en la misma época del año, flor de octubre a noviembre, y frutos de noviembre a enero, en temporada de nortes.

Carabias y Guevara(1985) la reportan como no anual, con flores en la temporada de lluvias, y frutos de febrero a septiembre en secas y lluvias. Ibarra(1985) la reporta con flores de febrero a septiembre en secas y lluvias, y frutos en el mismo período, aunque del siguiente año. Esta especie parece ser muy irregular en su comportamiento, y es posible encontrar flores y frutos en cualquier momento del año.

Guarea bijuga, Guarea glabra.-

Estas especies pueden considerarse una sola especie ya que Pennington(1981) argumenta en Ibarra(1985) que "existe una variación gradual de sus características taxonómicas dentro de las áreas de distribución de las razas, de manera que no pueden separarse claramente como especies diferentes, si bien pueden darse variaciones muy marcadas en localidades particulares, este es el caso de las plantas de la estación".

En ambas especies se observaron los mismos períodos de floración de marzo a octubre, y de fructificación de mayo a octubre, aunque con diferente intensidad y duración. Siete de ocho individuos de G. bijuga presentaron flores y frutos, mientras que solo cinco de veintidos lo hicieron en G. glabra, en estos últimos, los cercanos a cuerpos de agua fueron sincrónicos en su respuesta.

Carabias y Guevara(1985) reportan para G. bijuga floración en secas y fructificación todo el año, lo cual es similar a lo observado en este estudio. Ibarra(1985) reporta para G. bijuga floración y fructificación todo el año, y para la otra especie unicamente en secas (marzo-mayo).

Guarea grandifolia.-

Los seis individuos observados produjeron flores y frutos. El período de floración se inicia en marzo y se extiende hasta noviembre, el período de fructificación va de mayo a enero. Es interesante señalar que un período tan amplio se debe a que son distintos individuos los que aportan en distintos momentos. Los individuos de mayor estatura inician antes la floración, esto parece estar relacionado con la cantidad de luz recibida, ya que los individuos en condiciones de poca luz iniciaron después la floración.

Carabias y Guevara(1985) reportan para esta especie floración concentrada en la temporada seca de marzo a mayo, y fructificación irregular a lo largo del año. Ibarra(1985) reporta flores de marzo a julio y frutos de enero a junio.

Nectandra ambigens.-

En esta especie, cuarenta y siete de cincuenta y cinco individuos presentaron flores y frutos. Floración de mayo a septiembre, a finales de la temporada seca y primera mitad de lluvias. Fructificación de agosto a octubre, en la segunda mitad de la temporada de lluvias. Estos mismos períodos de floración y fructificación fueron reportados por Carabia y Guevara(1985) y por Ibarra(1985).

Esta especie parece ser regular en su comportamiento estacional, la presencia de estructuras se manifiesta principalmente en la estación lluviosa, de junio a noviembre. La transición de flor a fruto es bastante sincrónica entre los individuos y toma alrededor de dos o tres meses, mientras que la permanencia de frutos es de tres a cuatro meses. Se observó además que los individuos con mayor exposición a la luz presentaron medias e fructificación ligeramente más altas.

Poulsenia armata.-

En esta especie, ocho de quince individuos presentaron flores y frutos. Un período de floración de marzo a mayo, durante la estación seca. Y un período de fructificación en la temporada de lluvias, de mayo a octubre.

Carabias y Guevara(1985), reportan a esta especie con floración irregular y frutos de abril a octubre, en temporada de lluvias. Ibarra(1985) reporta flores de abril a octubre, en secas y lluvias, y frutos de mayo a octubre.

Esta especie no parece ser muy regular ni sincrónica en su respuesta, aunque la floración y fructificación se dan siempre en temporada de secas y lluvias. Se observó además que los individuos expuestos a la luz aportaron más a la muestra de árboles con flores y frutos.

Pseudolmedia oxyphyllaria.-

De ochenta y cinco individuos, cincuenta y ocho de ellos presentaron flor y fruto. Floración de marzo a mayo en época de secas y frutos de marzo a julio, principalmente al inicio de la estación de lluvias. Esto coincide con las observaciones de Carabias y Guevara(1985) que reportan flores de febrero a mayo, en la estación seca, y frutos de febrero a agosto; Ibarra (1985) reporta flores de febrero a mayo y frutos de abril a mayo. Esta especie parece ser periódica en la floración, en secas, y en la fructificación, en lluvias. Además se observó comportamiento sincrónico en el desarrollo de estructuras.

Stemmadenia donel-smithii.-

En esta especie, siete de nueve individuos presentaron estructuras. Flores de marzo a septiembre, principalmente en la temporada húmeda, y frutos de julio a octubre, durante lluvias. La permanencia de la flor es de alrededor de dos meses y la del fruto de tres a cuatro meses.

Carabias y Guevara(1985) reportan floración en secas y principio de lluvias, principalmente en lluvias; y fructificación a lo largo del año. Ibarra(1985) reporta floración de mayo a agosto, y frutos de marzo a julio del siguiente año. Esta especie, no parece ser muy regular en sus periodos de floración y fructificación, aunque la flor se observa en mayor abundancia a principio de la estación lluviosa, junio, julio.

Trichila martiana.-

En esta especie solo dos de catorce individuos presentaron estructuras, sin embargo, otros individuos no registrados presentaron flores y frutos en la misma fecha de mis observaciones (noviembre), a finales del período lluvioso del año.

Carabias y Guevara(1985) reportan floración de julio a agosto, y fructificación de noviembre a enero. Ibarra(1985), reporta floración de junio a agosto, y fructificación de noviembre a enero.

Grupos de especies.-

En función de las observaciones realizadas, y de la comparación con los trabajos de Carabias y Guevara(1985) y de Ibarra (1985), se forman los siguientes grupos:

Floración en secas: Pseudolmedia oxyphyllaria

Floración en secas e inicio de lluvias: Guarea grandifolia,
G. glabra, Poulsenia armata, Nectandra ambigens,
Stemmadenia donell-smithii, Faramea occidentalis,
G. bijuga,

Floración en lluvias: Allophylus campostachis, Cymbopetalum baillonii, Dendropanax arboreus, Trichila martiana,
Dialium guianense.

Floración irregular: Cymbopetalum baillonii, Faramea occidentalis, Ficus insipida, Trichila martiana.

Fructificación en secas y lluvias: Dialium guianense, Guarea glabra, Poulsenia armata, Pseudolmedia oxyphyllaria.

Fructificación en lluvias y nortes: Allophylus campostachis
Dendropanax arboreus, Nectandra ambigens, Trichila martiana

Fructificación irregular: Cymbopetalum baillonii, Ficus insipida, Faramea occidentalis.

Resultados 2.-

Para el conjunto de árboles se distinguen tres momentos en la floración: un ascenso de enero a marzo, cuando se alcanzan los más altos porcentajes de flores juveniles; otro momento de marzo a junio, cuando aumenta la proporción de flores maduras aunque sin alcanzar los valores juveniles; y un tercer momento de julio a diciembre, en que descienden los porcentajes de floración, con un pequeño aumento en noviembre.

La floración parece estar relacionada con las condiciones climáticas, siendo el período de fin de secas y principio de lluvias cuando mayormente está representada la estructura flor.

Carabias y Cuevara(1985) reportan (figuras 1 y 2 anexo) un mayor porcentaje de flores juveniles, un seguimiento por parte de las flores maduras con dos picos de producción de flores, en la temporada de secas de marzo a mayo, y otro posterior en junio-agosto probablemente asociado con la canícula. La fructificación tiene sus valores más altos en la temporada de lluvias, agosto-octubre, con disminución en los meses de noviembre-marzo, durante la temporada de nortes y secas.

Ibarra(1985) reporta (figura 3, anexo) un mayor número de especies con flor en la temporada de secas, y un mayor número de especies con fruto en la temporada de lluvias.

La mayoría de los autores coinciden con este tipo de observaciones en que la flor está asociada con la temporada de secas y el fruto con la temporada de lluvias. Por ejemplo Croat (1978) reporta (Figura 4, anexo), para la isla de Barro Colorado, Panamá, mayor cantidad de especies en flor durante la estación seca, con un claro descenso en la temporada de lluvias, aconteciendo lo inverso con la fructificación.

Smythe(1970) también en la isla de Barro Colorado, reporta un pico de fructificación en abril-julio, y un descenso en diciembre-abril. Estos períodos están relacionados con la temporada de lluvias y con el mecanismo dispersor de los frutos.

Baker y Baker (1935) reportan para las islas Nuevas Hébridas, un período reproductivo definido que va de septiembre a enero. El inicio de este período coincide con un ligero incremento de la temperatura, cuando los meses lluviosos tienen lugar. En mayo y junio hay otro período de fructificación y floración, cuando la lluvia es escasa y la temperatura baja. Para Baker y Baker, el fenómeno estacional depende parcialmente de un ritmo interno, y parcialmente del medio externo.

Otros autores (Frankie et al. 1974, Jones 1967) reportan el mismo tipo de comportamiento, floración en la temporada seca y fructificación en la temporada húmeda del año. Otros estudios como el de Toledo(1975) asocian el período de floración con la disponibilidad de néctar para especies de colibrís en la selva de los tuxtlas, este estudio reporta floración de febrero a junio, con máxima abundancia en abril durante la estación de secas.

Atendiendo los registros de precipitación y temperatura (figura 6, anexo) observamos que los meses de mayor porcentaje de floración, coinciden con los meses de menor precipitación y aumento de la temperatura. En cambio el período de fructificación tiene lugar en los meses de mayor temperatura y precipitación. Esto reafirma una relación entre los eventos fenológicos y los cambios climáticos, así como una asociación con los períodos de abundancia de polinizadores y dispersores.

Los porcentajes presentados en los resultados, distan de reflejar a la comunidad, Sin embargo, muchas de las especies observadas son abundantes o típicas de esta selva, como lo muestran los trabajos de Carabias (1979) y otros autores que han realizado trabajos en la misma área de estudio. (figuras 9 y 10 del anexo).

Resultados 3.-

Estos resultados representan la relación entre los parámetros microambientales y el evento fenológico. En ningún caso las pruebas estadísticas mostraron que hubiese relación alguna entre algún parámetro y los eventos de floración y fructificación. Sin embargo, cuando consideramos al conjunto de las especies, las pruebas estadísticas muestran relación entre el parámetro luz y la calidad de la respuesta fenológica. La diferencia se debe a la escala empleada en la descripción del evento fenológico, ya que para el conjunto de especies se realizó una sustitución (ver metodología), que hacía menos fina la descripción de los procesos, y que agrupa en una sola clase varios estadios de desarrollo de estuctras. Esto revela que gran parte del trabajo fenológico recae sobre la correcta definición de los procesos de floración y fructificación.

Por otro lado, las especies en el gradiente microambiental tampoco muestran relación estadísticamente significativa entre algún punto del gradiente y el evento fenológico. En el gradiente microambiental (página 58), el número de individuos en cada punto es independiente del número de combinaciones que hayan dado lugar a cualquier punto, por ejemplo, el valor 1.62 (punto 7) está compuesto por dos combinaciones distintas y presenta sesenta y ocho individuos, el valor 2.25 (punto 11) está

compuesto también por dos combinaciones y presenta un solo individuo. Los puntos del gradiente (1 a 13) representan las combinaciones de los parámetros microambientales (luz, pendiente y agua), el punto 13 (valor 3.00) representa árboles con buena exposición a la luz, en pendiente plana o suave, y cercanos a un cuerpo de agua; por el contrario los árboles situados en el punto 1 (valor 0.87) fueron aquellos ubicados en lugares con poca exposición a la luz, en pendiente abrupta, y lejos de un cuerpo de agua.

A continuación se presenta un análisis del evento fenológico para cada especie dentro del gradiente microambiental.

Allophylus campostachis.— Esta especie tiene su distribución orientada hacia el extremo de valores bajos del gradiente (puntos 3, 7 y 9) donde hay poca luz, en ese mismo sentido se observa que la representación de flores es mayor a lo largo del año.

Cymbopetalum baillonii.— Para esta especie se pueden distinguir dos grandes grupos, en la parte de valores bajos y en la parte de valores medios del gradiente. Se observa mayor floración y fructificación en el grupo de valores medios, es decir aquellos que se hallan en condiciones de sombra, pero no totalmente, sino con pocas capas de vegetación encima. En este grupo se observaron medias de floración más altas durante la estación de secas.

Dendropanax arboreus.— Esta especie se halla distribuida en todo el gradiente, aunque se concentra en la parte media y alta del mismo, donde se encuentran casi todos los individuos a excepción de uno, localizado en la parte media y que no presenta flor o fruto en ningún momento. La situación de este individuo indica una clase de luz baja, en este caso expresión de

la altura del árbol (6.50 mts), asociado con la edad y sus posibilidades de reproducción.

Faramea occidentalis.- Esta especie se encuentra distribuida en la parte media y baja del gradiente, hallándose respuestas fenológicas similares en cualquier punto de esta zona, se aprecia un período de floración bien definido y de fructificación largo, esto refleja una sincronía alta en la sucesión de eventos fenológicos independiente de su distribución en el gradiente microambiental.

Ficus insipida.- La mayoría de sus individuos se encuentran en la parte de valores altos del gradiente, aunque podemos hallar un individuo en la parte baja, mismo que presentó frutos pero con menor intensidad y duración que los individuos de la parte alta del gradiente, se observa además sincronía en los eventos fenológicos de algunos individuos.

Guarea bijuga.- Tiene su distribución en la parte media y baja del gradiente, en todas las clases presentó flor y fruto, aunque se observa mayor abundancia de frutos en la parte media del gradiente microambiental.

Guarea glabra.- Se encuentra distribuida prácticamente en todo el gradiente, y se observa que la floración es más larga en los individuos que se hallan en la zona de valores altos, independientemente del número de individuos en cada punto. Esto podría señalar el inicio o consecución de una diferencia fenológica con respecto a la especie anterior.

Guarea grandifolia.- Esta especie tiene una distribución amplia en el gradiente, se observa una mayor floración en los individuos que se hallan en la zona de valores bajos, aunque las diferencias no son grandes.

Nectandra ambigens.- Se encuentra distribuida en todo el gradiente, aunque tiene mayor número de individuos en la zona media y especialmente en la zona alta del gradiente. Esta distribución refleja también diferencias en la intensidad y duración de la floración y fructificación, siendo mayores en los puntos altos del gradiente, aunque sin afectar la sincronía de eventos.

Poulsenia armata.- La distribución de los individuos es amplia y es posible observar, que los individuos orientados hacia la zona baja no presentan flor ni fruto, independientemente del número que constituya cada clase, además se observa que la fructificación es mayor en los puntos de valores altos del gradiente microambiental.

Pseudolmedia oxyphyllaria.- Esta especie se encuentra distribuida por todo el gradiente, y su mayor número de individuos orientados hacia la parte media y baja del gradiente. No se aprecian diferencias fenológicas entre los distintos puntos.

Stemmadenia donnell-smithii.- Esta especie se encuentra distribuida en la parte media y alta del gradiente, notándose más flores en las clases de valores medios, y más frutos en las clases de valores altos, donde la exposición a la luz es mayor.

Trichila martiana.- Su distribución se observa en las partes media y baja del gradiente, presentando flores únicamente en los puntos del gradiente con valores bajos, aunque solo fueron dos individuos los que florecieron.

Considerando al conjunto de especies en el gradiente se pueden distinguir tres grandes grupos: en la parte alta (punto 12), en la parte media (puntos 7,3 y 9), y en la parte baja (puntos 1,2,3,4). El número de individuos se concentra en los valores medios del gradiente, y los extremos (zona alta y baja) son similares en cuanto al número de individuos que los componen. Las dos zonas de transición que separan al grupo central, representan condiciones poco frecuentes en la comunidad. Al observar la distribución de las especies en el gradiente (página 58) podemos notar que hay especies que se orientan (considerando al número de individuos) hacia algunas zonas del gradiente, por ejemplo, Nectandra ambigens se concentra en las zonas de valores altos, donde la exposición a la luz es mayor, y se halla acompañado por especies demandantes de luz como es el caso de Dialium guianense y Ficus insipida. En la parte media (puntos 6 a 9) se localiza el mayor número de especies, siendo las más abundantes Pseudolmedia oxyphyllaria, Dendropanax arboreus, Cymbopetalum baillonii y Stemmadenia donell-smithii. En la parte del gradiente con valores bajos se hallan preferentemente especies como Faramea occidentalis, Trichila martiana Allophylus campostachis y Guarea bijuga.

En la tabla de resultados fenológicos para el conjunto de especies (página 57) se hallan representados los valores de la media estadística de los momentos fenológicos en cada punto del gradiente. Podemos observar que para cualquier punto y en cualquier momento, los valores de la media estadística son bajos, es decir que no se observan puntos o zonas del gradiente donde predomine alguna estructura (flor o fruto) en algún momento del año.

Los valores más altos siempre corresponden a flor juvenil y se hallan en un rango de observaciones de noviembre a mayo, que incluye la temporada de nortes y secas, aunque la mayoría de las especies presentaron flor en temporada de secas. Con respecto al fruto, los valores más altos casi siempre corresponden al estado juvenil, y se hallan localizados en la temporada de lluvias, en especial de agosto a octubre, con una intensidad máxima en el mes de septiembre. La observación correspondiente a la temporada de nortes es la que menor intensidad de flores y frutos presenta. Los puntos del gradiente que menos datos fenológicos presentan son el 5(valor 1.37), y el 11(valor 2.25); a su vez son los que menor número de individuos representan(1 y 2 respectivamente). En todos los puntos la presencia de flores y frutos está relacionada con el número de individuos que integran cada punto del gradiente. Las pruebas estadísticas de varianza y regresión de Tukey, compararon uno a uno todas las fenofases con cada punto del gradiente. Estas pruebas no muestran diferencias significativas entre los distintos puntos del gradiente, es decir que no existe relación entre la respuesta fenológica y la situación microambiental de los individuos.

El conjunto de los resultados muestra que la alta variabilidad fenológica intraespecífica no parece estar relacionada con el microambiente, tal como este fué definido aquí. Los análisis muestran que la relación entre la floración y la fructificación con el microambiente es más bien pobre. El microambiente parece afectar más el desarrollo y establecimiento de un individuo que su calidad de respuesta fenológica, esto es, en cualquier situación microambiental los individuos son capaces de presentar flores y frutos. Los distintos microambientes no

presentan diferencias fenológicas de los individuos que los constituyen ni en intensidad ni en duración o periodicidad, aunque están compuestos por proporciones distintas de especies.

Aún faltan por evaluar otros elementos que probablemente estén relacionados con la respuesta fenológica, como el elemento endógeno o reloj interno, la dinámica demográfica de la población, y la acción de los factores bióticos, esto es abundancia y distribución de especies vectoras en la polinización y dispersión de flores y frutos.

Otro elemento interesante lo constituye la aproximación al microambiente, en la presente tesis se considero como el entorno inmediato ante el cual se enfrenta el individuo. Probablemente otra definición de microambiente en términos de unidades energéticas nos permitiría entender las diferencias fenológicas como resultado de diversos momentos particulares bajo condiciones generales. En el mosaico microambiental algunos individuos presentan una misma fenofase con diferencias en intensidad, duración o periodicidad, pero sin restringir su respuesta a condiciones particulares.

Algunas especies se distribuyen en uno u otro rango del microambiente, y la mayoría de las especies observadas producen flores o frutos a lo largo del año. En términos de disponibilidad implica que ésta se encuentra relacionada con la distribución de los individuos, más que con la respuesta fenológica. Esta característica se relaciona probablemente con las tasas de perturbación de la comunidad, lo que da lugar a diversas condiciones para la germinación y desarrollo de las especies. Esto nos da una imagen de la comunidad como un continuo de microambientes que fomentan la diversidad y estabilidad, en-

tendiendo esta última en términos de presencia de las especies dentro de la comunidad.

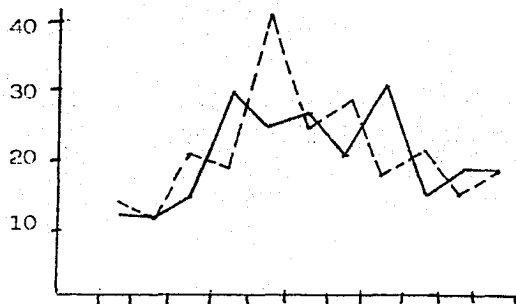
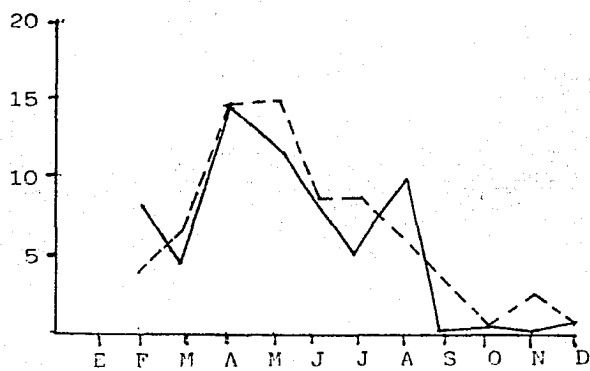
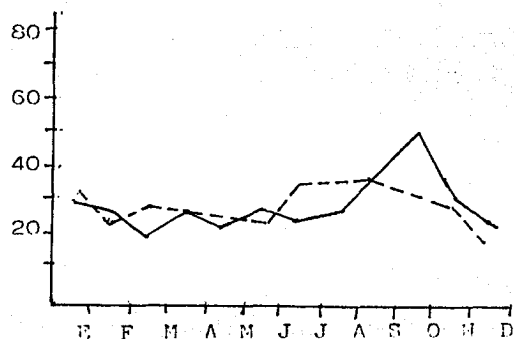
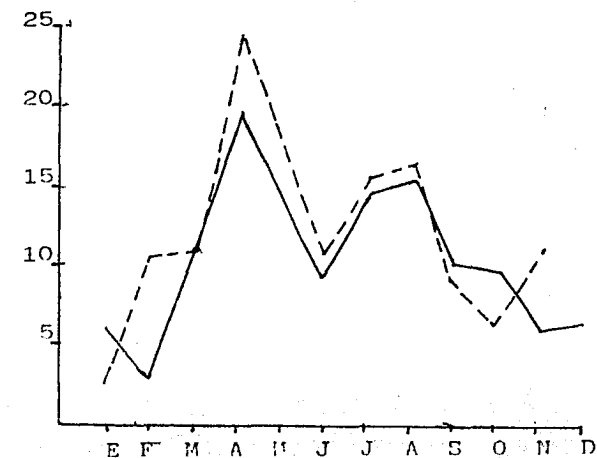
El problema que esto plantea es la definición de microambientes en tamaño, estructura y funcionamiento. En este sentido la investigación en los trópicos ha revelado la existencia de claros como parte fundamental de la dinámica en la selva, es así que se han definido grupos ecológicos en función de la habilidad de las especies para aprovechar el recurso luz. Tal vez sea posible definir otros grupos ecológicos en función de algún otro parámetro, lo que nos permitiría comprender mejor la dinámica que se establece al seno de la comunidad.

A N E X O :

| | |
|------------------|----------------------|
| Floración anual: | Secas. |
| | Secas y Lluvias. |
| | Mediados de Lluvias. |
| | Irregular. |

| | |
|-----------------------|---------------------------------|
| Fructificación anual: | Períodos cortos de 3 a 4 meses. |
| | Secas. |
| | 1ª Mitad de lluvias. |
| | Fin de lluvias. |
| | Fin de lluvias y nortes. |
| | Irregular. |

Figura 1.- Clases de floración y fructificación reportados por Carabias y Guevara (1985).



----- Juvenil.

————— Maduro.

FLORACION.

FRUCTIFICACION.

Figura 2.- Comportamientos de floración (izquierda) y fructificación (derecha) para el total de especies en dos sitios de selva (arriba y abajo). Promedios del estudio de Carabias y Guevara (1985). Por el período 1973-1982).

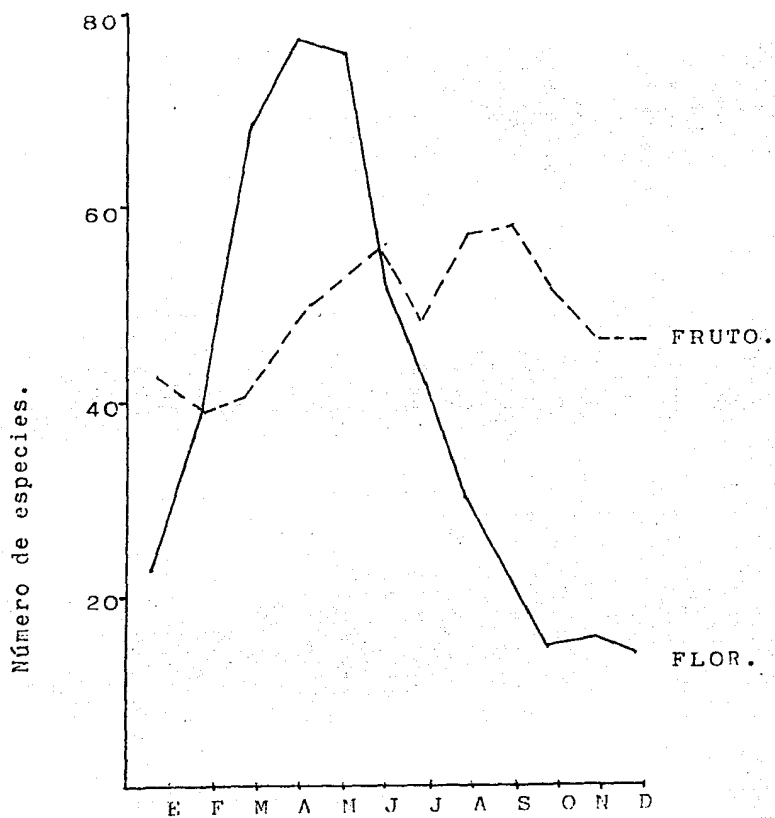


Figura 3.- Número aproximado de especies arbóreas en floración y fructificación a lo largo del año en la estación de Los Tuxtlas. Tomado de Ibarra (1985).

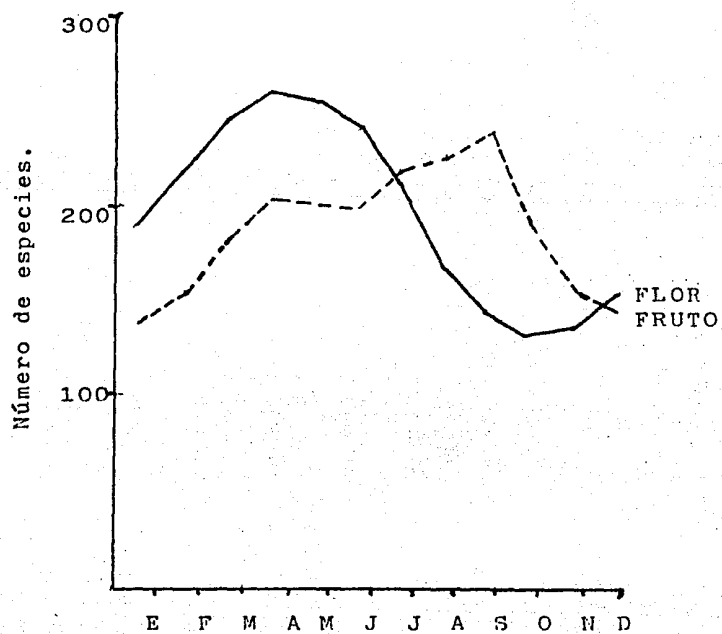


Figura 4.- Número aproximado de especies arbóreas en floración y fructificación a lo largo del año para la isla de Barro Colorado, Panamá. Tomado de Croat (1969).

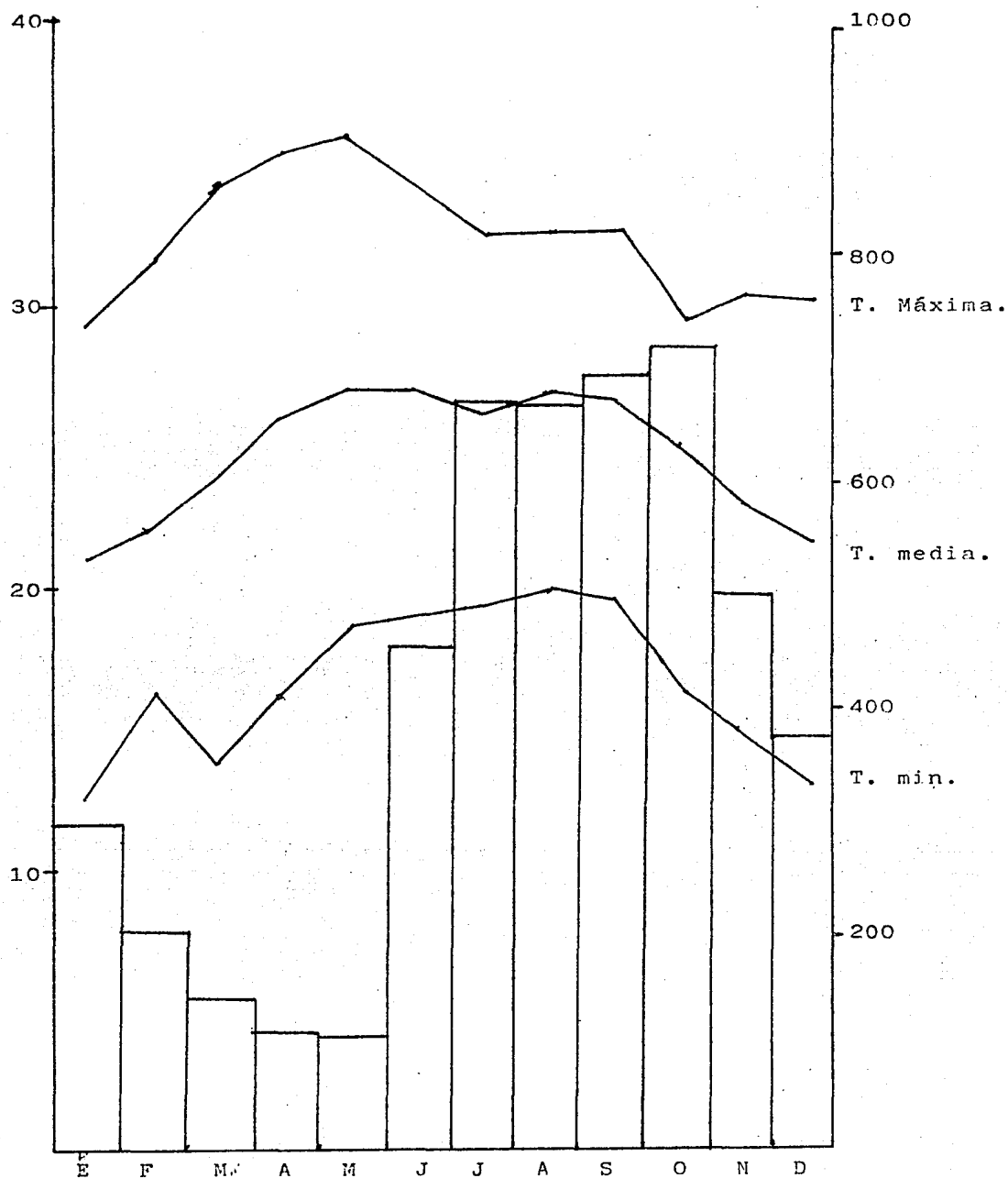


Figura 5. Registros de precipitación y temperatura, promedio mensual de la estación meteorológica de Coyame (1953-1981).

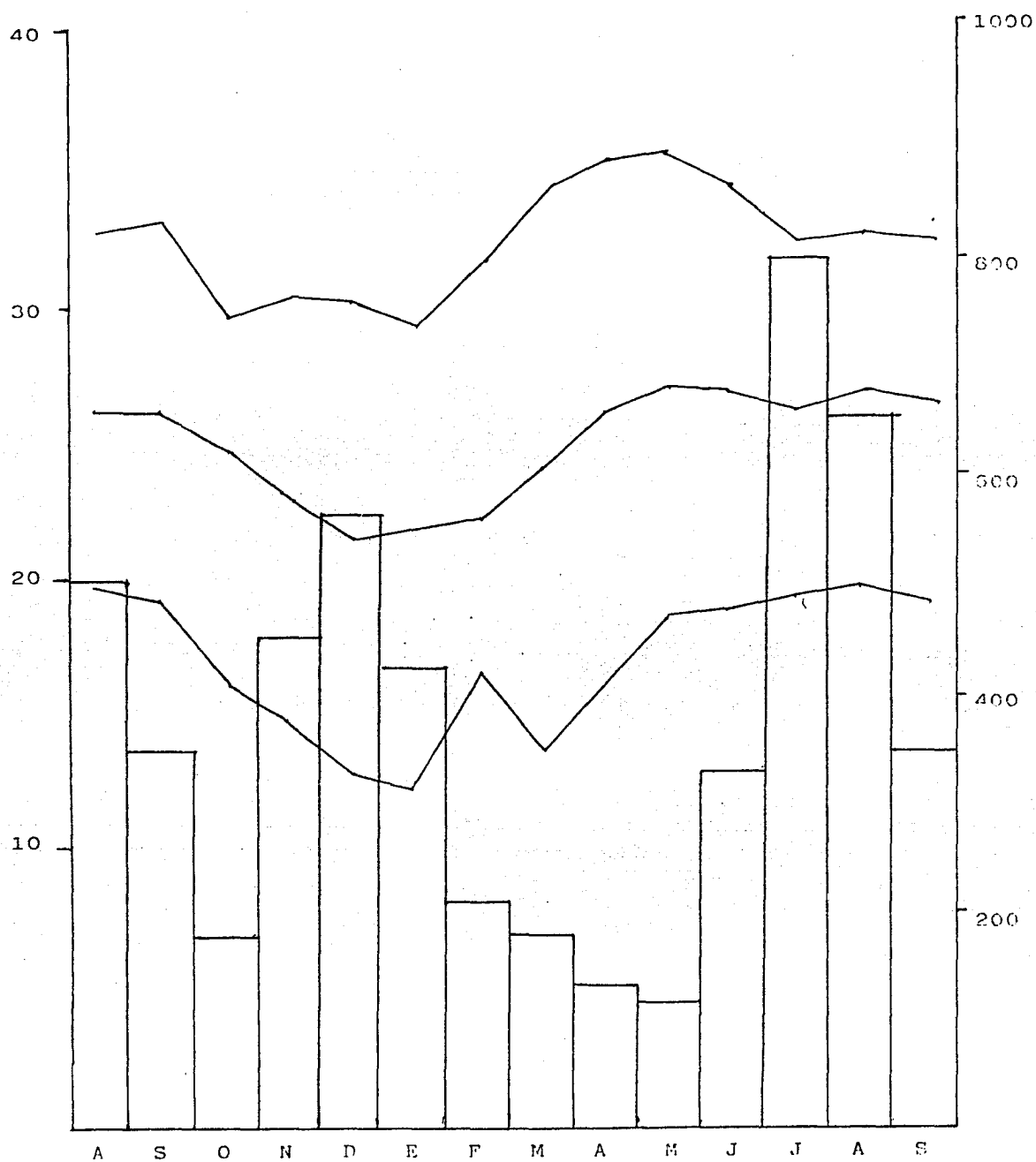


Figura 6.- Registros de precipitación (ago 84 a sep 85) de EBITROLOTU a 160 msnm. Registros de temperatura de anexo 5.

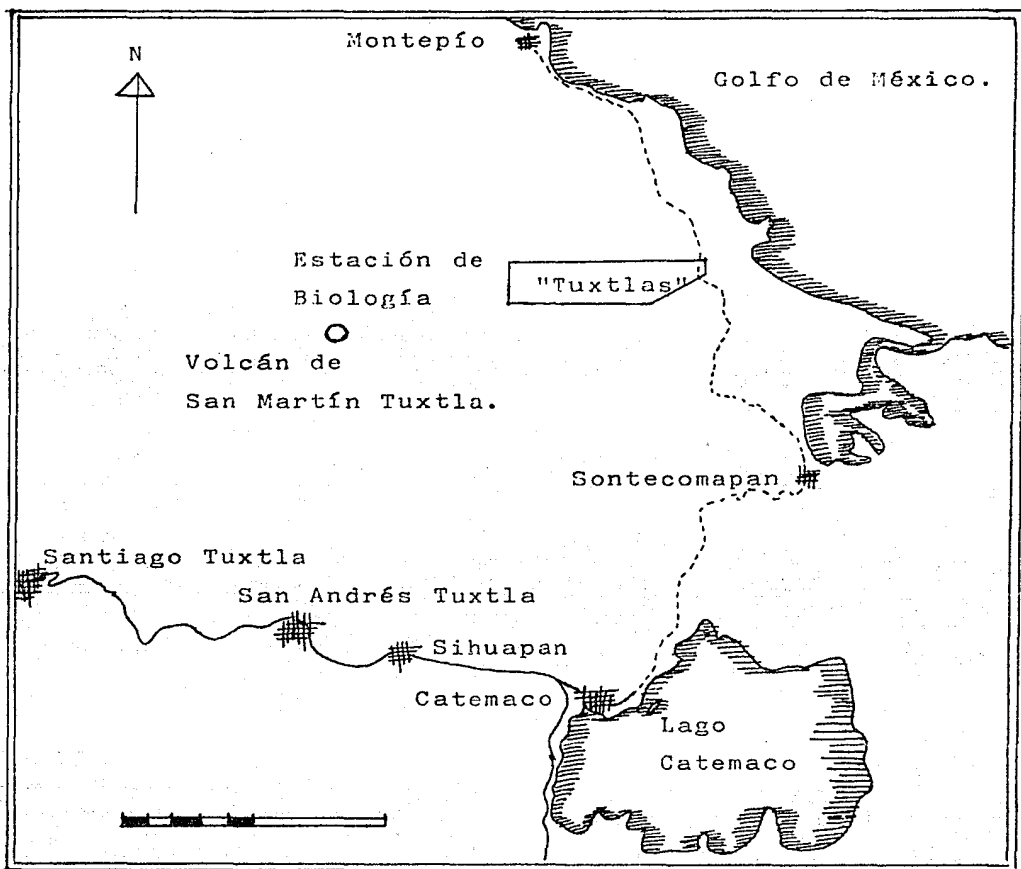


Figura 7. Mapa de la región de Los Tuxtlas y localización de la estación de Biología tropical "Los Tuxtlas" de la UNAM (tomado de Lot-Helgueras 1976).

| | FLORACION. | | | | | | | | | | | | FRUCTIFICACION. | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------|------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|-----------------|--|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | E | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D | | E | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D |
| <u>A. campostachis.</u> | C | * | | | | | | * | * | * | | | | | * | * | * | | | * | * | * | * | * | * | |
| | I | | | | | | | * | * | * | | | | | * | * | * | | | | | | | * | * | |
| <u>C. baillonii.</u> | C | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * |
| | I | | * | * | * | * | | | | | | | | | * | * | * | * | | | | | | | | |
| <u>D. arboreus.</u> | C | | | | | | | * | * | * | * | | | | * | | | | | * | * | * | * | * | * | |
| | I | | | | | | | * | * | * | * | * | * | | * | * | | | | | | | * | * | * | * |
| <u>D. guianense.</u> | C | | | | | | | | | | | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | |
| | I | | | | | | | * | * | | | | | | | | * | * | | | | | | | | |
| <u>F. occidentalis.</u> | C | | | | | | | * | | | * | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | |
| | I | | | * | * | * | | | | | | | | | * | * | | | | | | | * | * | * | * |
| <u>F. insipida.</u> | C | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | I | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * |
| <u>G. bijuga.</u> | C | * | * | * | * | | | | | | | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * |
| | I | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * |
| <u>G. glabra.</u> | C | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | I | | * | * | * | | | | | | | | | | | * | * | * | | | | | | | | |
| <u>G. grandifolia.</u> | C | * | * | * | * | * | * | * | * | | | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * |
| | I | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * |
| <u>N. ambigens.</u> | C | | | * | * | * | * | * | * | | | | | | | | | | | * | * | * | * | * | * | * |
| | I | | | * | * | * | * | * | * | | | | | | | | | | | | | * | * | * | * | * |
| <u>P. armata.</u> | C | | | | | | | | | | | | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * |
| | I | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * |
| <u>P. oxyphyllaria.</u> | C | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * |
| | I | * | * | * | * | | | | | | | | | | * | * | | | | | | | | | | |
| <u>S. donell-smithii</u> | C | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * |
| | I | | | * | * | * | * | * | * | | | | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * |
| <u>T. martiana.</u> | C | | | | | | | * | * | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | I | | | | | | | * | * | * | | | | | * | | | | | | | | | * | * | * |

Figura 8.- Fenogramas de floración y fructificación reportados por Carabias y Guevara (1985) y por Ibarra (1985).

TABLA 9 VALORES DE IMPORTACIA REPORTADOS POR CARABIAS (1980).

| | V.I.AB | ORDEN | VICOB | ORDEN |
|------------------------------------|----------|-------|----------|----------------|
| ESTRATO 1 (0-5.5 m) | | | | |
| <i>Poulsenia armata</i> | 9.611 | 10 | 24.608 | 8 |
| <i>Faramea occidentalis</i> | 0.216 | 18 | 0.321 | 16 |
| <i>Cymbopetalum baillonii</i> | 0.200 | 20 | 0.219 | 20 |
| <i>Dendropanax arboreum</i> | 0.058 | 24 | 0.034 | 25 |
| <i>Guarea bijuga</i> | 0.012 | 30 | 0.032 | 27 |
| <i>Guarea glabra</i> | 0.000 | 64 | 0.001 | 64 |
| ESTRATO 2 (5.51-10.50 m) | | | | |
| <i>Cymbopetalum baillonii</i> | 199.940 | 4 | 190.703 | 5 |
| <i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> | 152.074 | 5 | 259.065 | 4 |
| <i>Guarea bijuga</i> | 140.252 | 6 | 136.862 | 6 |
| <i>Stemmadenia donnell-smithii</i> | 56.224 | 9 | 14.409 | 15 |
| <i>Faramea occidentalis</i> | 33.072 | 12 | 52.368 | 8 |
| <i>Poulsenia armata</i> | 1.018 | 28 | 0.803 | 30 |
| ESTRATO 3 (10.51-20.50 m) | | | | |
| <i>Dendropanax arboreum</i> | 3670.175 | 1 | 3626.079 | 1 |
| <i>Nectandra ambigens</i> | 990.720 | 2 | 350.805 | 4 |
| <i>Cymbopetalum baillonii</i> | 511.052 | 3 | 515.614 | 2 |
| <i>Poulsenia armata</i> | 149.073 | 5 | 146.719 | 5 |
| <i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> | 16.882 | 12 | 11.870 | 15 |
| <i>Faramea occidentalis</i> | 7.790 | 16 | 21.288 | 18 |
| <i>Stemmadenia donnell-smithii</i> | 1.431 | 22 | 2.842 | 22 |
| ESTRATO 4 (20.51-40 m) | | | | |
| <i>Nectandra ambigens</i> | 3079.333 | 2 | 1933.816 | 3 |
| <i>Dendropanax arboreum</i> | 1591.885 | 3 | 2968.776 | 2 |
| <i>Stemmadenia donnell-smithii</i> | 113.514 | 6 | 430.017 | 4 |
| <i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> | 47.653 | 9 | 67.577 | 8 |
| <i>Cymbopetalum s.</i> | 1.380 | 12 | 5.725 | 14 |
| <i>Faramea occidentalis</i> | 0.765 | 15 | 1.800 | 15 (de 15 spp) |

TABLA 10 OTROS TRABAJOS QUE REPORTAN LAS ESPECIES OBSERVADAS.

. Piñeiro, D. (1977)

ESTRATO I (0-10 m)

Faramea occidentalis

Guarea bijuga

ESTRATO II (10.5-20 m)

Stemmadenia donnelli-smithii

ESTRATO III (20.5-35 m)

Nectandra ambigens

Guarea bijuga

Poulsenia armata

Flores (1971)

INFERIOR

--

MEDIO

Cymbopetalum baillonii

SUPERIOR

Nectandra ambigens

Poulsenia armata

Comisión Doiscoreas (1960-61)

Especies típicas de Selva Alta Perennifolia:

Cymbopetalum baillonii

Pseudolmedia oxyphyllaria

Guarea bijuga

Dendropanax arboreum

Stemmadenia donnelli-smithii

Poulsenia armata

Nectandra ambigens

Faramea occidentalis

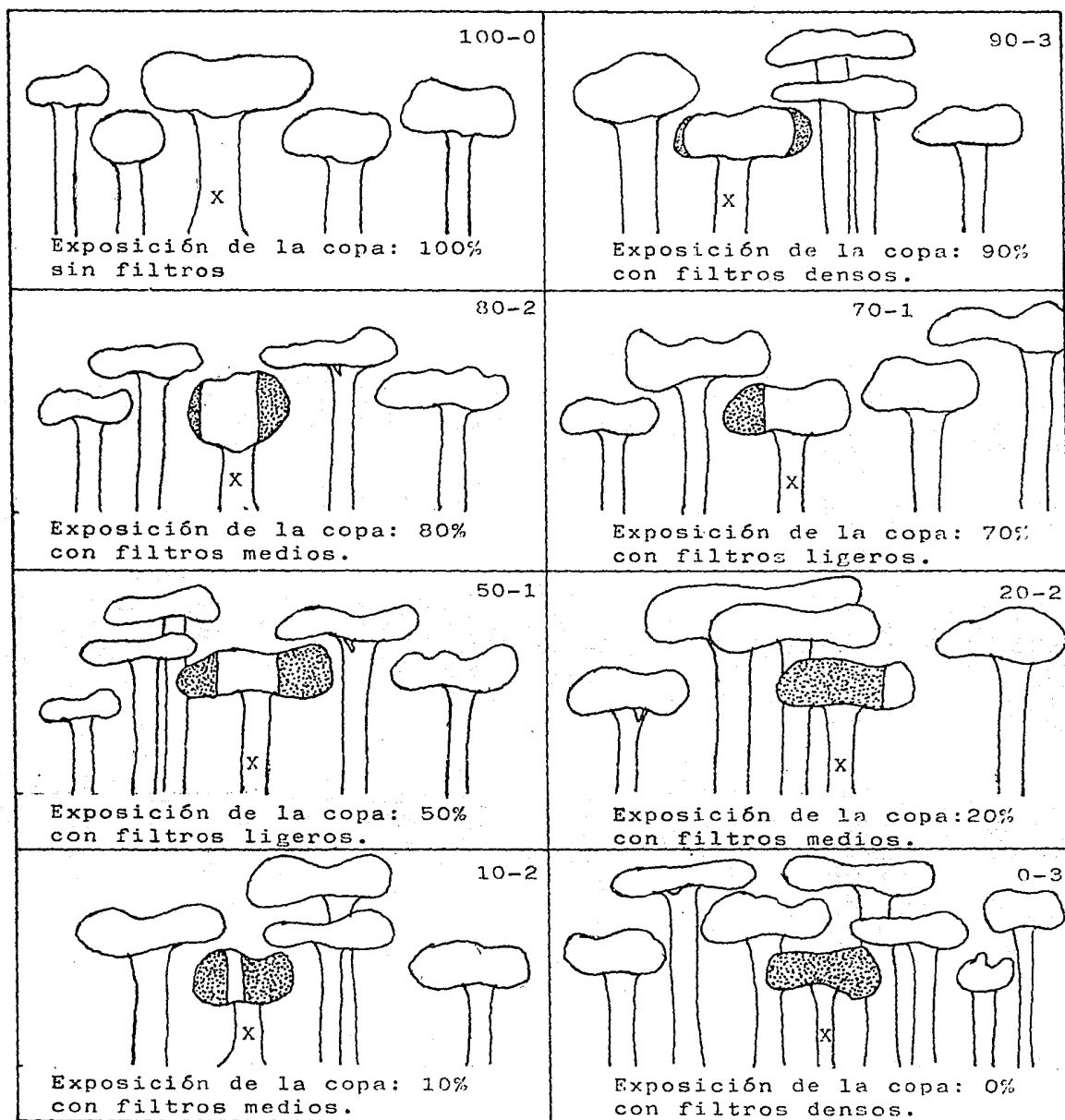


Figura 11. Asignación en el campo de clases de luz.

Asignación de clases de luz.-

Clases de Cobertura:

0. Sin filtros.
1. Con filtros ligeros sobre la copa.
2. Con filtros medios sobre la copa.
3. Con filtros densos sobre la copa.

Clases de exposición:

0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100.

Combinación de clases:

| | |
|-------|----------------|
| 0-3 | |
| 0-2 | |
| 0-1 | |
| 10-3 | |
| 10-2 | Clase D.(IV). |
| 10-1 | |
| 20-3 | |
| 20-2 | |
| 20-1 | |
| 30-3 | |
| 30-2 | |
| 30-1 | |
| 40-3 | Clase C.(III). |
| 40-2 | |
| 40-1 | |
| 50-3 | |
| 50-2 | |
| 50-1 | |
| 60-3 | |
| 60-2 | |
| 60-1 | Clase B.(II). |
| 70-3 | |
| 70-2 | |
| 70-1 | |
| 80-3 | |
| 80-2 | |
| 80-1 | |
| 90-3 | Clase A.(I). |
| 90-2 | |
| 90-1 | |
| 100-0 | |

Figura 12.- Asignación de clases de luz, en función de los filtros sobre la copa y de la exposición de ésta a la luz directa.

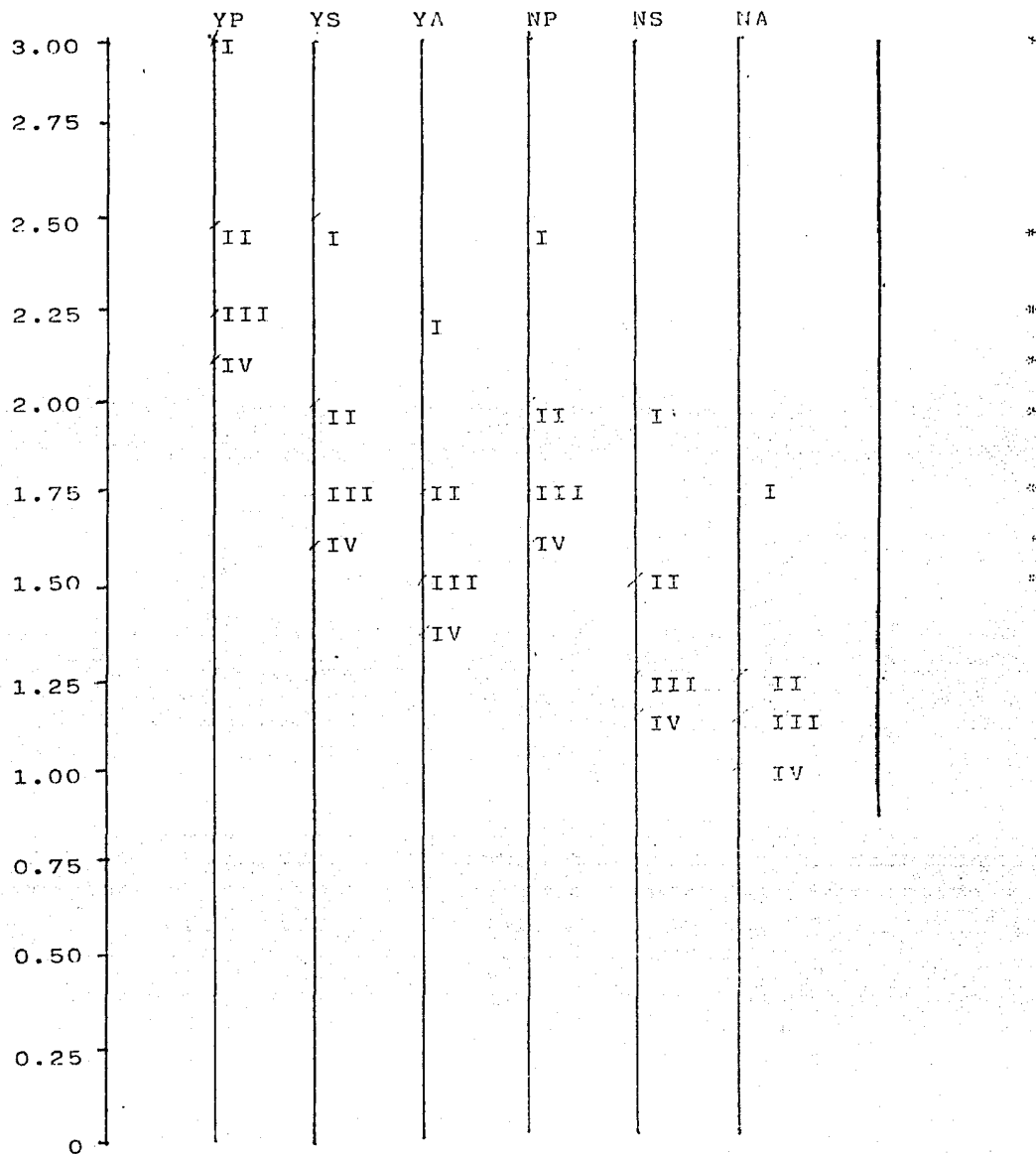


Figura 13.- Expresión gràfica de las combinaciones que dan lugar al gradiente microambiental de 13 puntos.

Allophylus campostachis. Ralk, sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss. München. 38:213. 1908.

"Palo de ratón" o "cascarillo". Arbol de 12 a 15 mts con hojas alternas trifoliadas, lanceoladas; con flores monoclinas en racimos simples o paniculados, 4 sépalos, 4 pétalos, 3 estambres, pistilo simple en flores zigomórficas; el fruto es una drupa piriforme de dispersión zoocora, en especial por aves (Van Dorp 1985).

Cymbopetalum baillonii. R.E.Fr. Acta Horti berg. 10:190. 1931.

"Huevo de mono". Arbol de 17 a 25 mts de altura y 25-40 cm de D.A.P.; hojas simples alternas elíptico-oblongo; flores monoclinas solitarias con 3 sépalos, 6 pétalos amarillos y carnosos, estambres y pistilos numerosos; frutos que crecen en racimo y de dispersión zoocora. Martínez-Ramos(1935) la reporta como nómada. °

Dendropanax arboreus. (L) Dcne. & Planch. Rev Hort. ser. 4, 3:107. 1854.

"Olivo" o "palo de agua". Arbol de 14 a 25 mts y 25 a 60 cm de D.A.P.; con hojas compuestas unifoliadas ovadas y elípticas; flores monoclinas que se presentan en inflorescencia, cáliz copuliforme, corola con 6 pétalos amarillos, 5 o 6 estambres y un pistilo; el fruto se presenta en bayas negras de forma subsférica de 8 mm, con 5 a 7 semillas por fruto y con dispersión zoocora principalmente por aves (Van Dorp 1985); el carácter ecológico es nómada (Martínez-Ramos 1985).

Dialium guianense. (Aubl.) Sandw. Llordia 2:184. 1939.

"Guapaque" o "paque". Arbol de 20 a 35 mts y de 30 a 60 cm de D.A.P.; hojas alternas compuestas, con foliolos ovados alternos u opuestos; flor monoclina en panículas de 15 cm, zigomórficas con 5 tépalos, 2 estambres y pistilo simple; el fruto se presenta en vainas de 20 mm globosas y pardas.

Faramea occidentalis. (L.) A. Rich., Mem. Soc. Hist. Nat. Paris 5:176. 1834.

"Cafesillo" o "huesillo". Arbol de 6 a 8 mts y de 8 a 15 cm de D.A.P.; con hojas simples, opuestas y elípticas; flores monoclinas con inflorescencias de 5 a 9 cm, cáliz copuliforme de 4 lóbulos, corola tubular blanca con 4 lóbulos, 4 estambres y pistilo simple; infrutescencias de 6 cm con drupas subesféricas de 10 mm, de tono oscuro y una semilla por fruto. Martínez-Ramos(1985) la reporta como tolerante.

Ficus insipida. Willid. sp. Pl. 4:1143. 1744.

"Amate". Arbol de 20 a 40 mts de altura y de 60 a 150 cm de D.A.P.; con hojas simples elíptico oblongas; plantas monoicas con flores tubulares estaminadas y flores pistiladas tubulares, de colores verde-amarillas; los frutos son síconos semi-esféricos verde-amarillos de 40 mm y con 70 a 150 semillas, con dispersión zoocora principalmente de aves (Van Dorp 1985). Martínez-Ramos la reporta como nómada.

Guarea bijuga, Guarea glabra.

Ibarra (1985) señala que existen dos poblaciones bien diferenciadas dentro de esta especie, que Pennington (1981) divide dentro de dos razas, glabra y bijuga. Argumenta que "existe una variación gradual de sus características taxonómicas dentro de las áreas de distribución de las razas, de manera que no pueden separarse claramente como especies diferentes, si bien pueden darse variaciones muy marcadas en localidades particulares, este es el caso de las plantas de la estación". Árboles de 7 a 20 mts de altura y 20 a 30 cm de D.A.P.; con hojas oblongo-elípticas de 8 a 25 cm; inflorescencias en panículas de 6 a 9 mm de color amarillo; infrutescencias en racimo con frutos rojos esféricos de 2 a 3 cm de diámetro.

Guarea grandifolia. A. DC. Prodrumus I:624. 1824.

"Sabino", Arbol de 20 a 30 mts de altura y de 40 a 70 cm de D.A.P.; con hojas compuestas parapinnadas en espiral y de 20 a 30 cm de largo; plantas dioicas con inflorescencias de 15 a 50 cm de largo, con flores estaminadas y pistiladas sin presentar características distintivas, con cáliz ciatiforme de 4 a 5 lóbulos, 4 pétalos de color amarillo claro y con 10 a 12 estambres y pistilo simple; presentan infrutescencia de 15 a 25 cm de largo con cápsulas de 6 cm de diámetro de color naranja o rojo brillante y con dispersión zoocora. Martínez-Ramos(1985) la reporta como nómada.

Nectandra ambigens. (Blake) C.K. Allen, J. Arnold Arbor.

26:371. 1945.

"Laurel" o "laurel chilpatillo". Arbol de 20 a 40 mts de altura y de 40 a 100 cm de D.A.P.; con hojas simples, elípticas y en espiral; plantas monoclinas en panículas axilares de 7 a 13 cm de largo, flores fragantes con el perigonio unido, 6 tépalos rosados y elípticos, con 9 estambres y pistilo simple; presentan infrutescencias de 10 a 25 cm de largo, con fruto drupáceo de 28 mm de largo, elipsoide, negro brillante y con una semilla por fruto, con dispersión zoocora, por aves (Van Dorp 1985) y por frugívoros grandes como el Tucán y mono aullador (Estrada 1984). Martínez-Ramos (1985) la reporta como nómada.

Poulsenia armata. (Mig.) Standl., Trop. Woods 33:4. 1933.

"Abasbabi" o "ababábite". Arbol de 20 a 40 mts de altura y de 50 a 100 cm de D.A.P.; con hojas simples alternas, ovales o elípticas, con pequeñas espinas en el envés; plantas monoclinas con inflorescencias estaminadas de 2 a 3 cm de largo, flores con 4 sépalos y 4 estambres, receptáculos femeninos sésiles, con cáliz tubular verde amarillo; infrutescencia de 20 a 28 mm de largo con frutos druposos semiesféricos de 8 mm de diámetro de color amarillo y parecidos a la chirimoya, con dispersión zoocora. Tarda aproximadamente 150 años en alcanzar el estado adulto pudiendo acelerarse este proceso con mayor luz. (Del Amo, Nieto de Pascual 1985). Martínez-Ramos (1985) la reporta como nómada.

Pseudolmedia oxyphyllaria. Donn. Sm. Bot. Gar. (Crawfordsville) 20:294. 1895.

"tomatillo" o "tsotsax". Arbol de 15 a 30 mts de altura y de 30 a 60 cm de D.A.P.; con hojas simples, alternas, lanceolado oblongas; especie dioica, flores masculinas con estambre solitario, flores pistiladas simples, ambas flores rodeadas de brácteas; fruto druposo semiesférico de 15 mm de diámetro, de tonos rojos y portando una semilla, con dispersión zoocora. Martínez-Ramos la reporta como nómada.

Stemmadenia donell-smithii. (Rose) Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 15:369. 1928.

"cojones de burro". Arbol de 6 a 20 mts de altura y de 20 a 40 cm de D.A.P.; hojas simples opuestas decusadas; plantas monoclinas con inflorescencias de 3 a 6 cm de largo, flores con 3 brácteas en la base, 5 estambres y un pistilo; frutos en folículos seminados con 100 a 200 semillas por fruto, con dispersión zoocora. Martínez-Ramos la reporta como pionero tardío.

Trichila martiana. C.DC. Fl. Brasil 11(1):205. 1978.

"Pichinguii". Arbol de 14 a 20 mts de altura y de 40 a 70 cm de D.A.P.; con hojas compuestas unparapinnadas con 7 a 9 folíolos por hoja, ovoides, opuestos o alternos; plantas dioicas con panículas de 5 a 20 cm de largo, flores estaminadas con 5 pétalos amarillos y 10 estambres, flores pistiladas del mismo color y con pistilo simple; infrutescencia de 6 a 16 cm de largo, con cápsulas de 8 a 13 mm de diámetro, de forma elipsoide, con 1 a 4 semillas, frutos de color naranja-rojo con dispersión zoocora de importancia para aves (Van Dorp 1985). Martínez-Ramos la reporta como tolerante.

BIBLIOGRAFIA.

- Baker, J. & Baker, I. 1935. The seasons in a tropical rain forest (New Hebrides). Partz. Bot. Jour. Linn. Soc. 39:507-517.
- Baker, H.G. 1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology. Science 3558:877-883.
- Baker, H.G. 1975. "Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. In Linn. Soc. Symp. Series 2. Academic Press, London. pp:161-169.
- Bello, M.A. 1983. Estudio fenológico de cinco especies de Pinus en la región de Uruapan, Michoacán. Tesis de licenciatura UNAM México.
- Borchert, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: Erythrina poeppigiana O.F.Cook. Ecology 61(5):1035-1074.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. Biotrópica 15(2):81-89.
- Carabias, J. 1979. Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de esta zona cálido-húmeda de México, Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de licenciatura UNAM México.
- Carabias, J. y Guevara, S. 1985. Fenología en una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas Veracruz. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. INIREB-Alhambra. México. Cap. 2.
- Castillo, S. y Carabias, J. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras; fenología. Biótica(7):551-568.
- Croat, T.B. 1969. Seasonal flowering behavior in Central Panamá. Ann. Missouri Bot. Gard.(56):295-307.
- Ewusie, Y.J. 1980. Periodicity in tropical populations. In: Elements of tropical ecology. Heinemann Press. Nairobi. Cap 5 pp:68-64.
- Frankie, G. et al. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. Jour. Ecol. 62(3):881-920.
- Frankie, G. et al. 1974. Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. Spring Verlag, Berlín. pp: 287-296.
- Gómez-Pompa, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. Biotrópica 3(2):125-131.

- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities; the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52:107-145.
- Hallé, R. et al. 1978. Elements of tree architecture. In: Tropical trees and forests; an architectural analysis. Springer Verlag. Berlín. Chap. 2 pp:61-68.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. London and New York.
- Ibarra, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Los Tuxtlas Veracruz, México. Tesis de licenciatura. UNAM. México.
- Jackson, F. 1973. Seasonality of flowering and leaf fall in a brazilian subtropical lower montane moist forest. Biotrópica 10(1):38-42.
- Jackson, M. 1966. Effects of microclimate on spring flowering phenology. Ecology 47(3):407-413.
- Janzen, D. 1975. Ecology of plants in the tropics. Edward Arnold(publishers). London.
- Jones, C. 1967. Some evolutionary aspects of a water stress on flowering in the tropics. Turrialba 17(2):188-190.
- Koestler, A. 1980. Los Sonámbulos. Conacyt. México.
- Levin, A. & Anderson, W. 1973. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. Amer. Nat. 104: 455-467.
- Lieth, H. 1970. Phenology in productivity studies. In: Analysis of temperate forest ecosystems. Springer Verlag. New York. vol 1. pp:29-46.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol II. INIREB-Alhambra. Cap. 10.
- Mc Clure, E. 1965. Flowering, fruiting and animals in the canopy of a tropical rain forest. The Malayan Forester(2).
- Medaway, F.L. 1972. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. Biol. J. Linn. Soc. 4:117-146.
- Mosquin, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. Oikos. pp:398-402.

- Njoku, E. 1964. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. J. Ecol. 51(3): 617-624.
- Opler, P. et al. 1974. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol. 68:167-188.
- Opler, P. et al. 1976. Rainfall as a factor in the release timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. Biogeog. 3:231-236.
- Richards, P.W. 1976. The Tropical Rain Forest; an ecology study. Cambridge University Press.
- Silvertown, J. 1982. Introduction to plant population ecology. Longmann. London.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. Amer. Nat. 104(135):25-35.
- Symonides, E. 1978. Effect of population density on the phenological development of individuals of annual plant species. Ekol. Pol. (2):273-286.
- Toledo, V.M. 1975. La estacionalidad de las flores utilizadas por los colibríes de una selva tropical húmeda de México. Biotrópica 7(1):63-70.
- Van Der Pijl, L. 1960. Ecological aspects of flower evolution; phyletic evolution. Evolution 14:403-416.
- Van Dorp, D. 1985. Frugivoría y dispersión por aves. En: Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. INIREB-Alhambra. México. Cap. 17.
- Vázquez-Yanes, C. y Guevara, S. 1985. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. En: Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. INIREB-Alhambra. México. Cap. 3.
- Vázquez-Yanes, C. y Bosch, R. 1985. Estudio preliminar de la viabilidad natural de las semillas de Cecropia obtusifolia y de los factores ambientales que la modifican. En: Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. INIREB-Alhambra. México. Cap. 12.
- Vitale, L. 1983. Hacia una historia del ambiente en América latina. Nueva Imagen. México.
- Ward, R. Los relojes Vivientes. Grijalvo. México.