

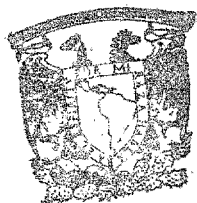


UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

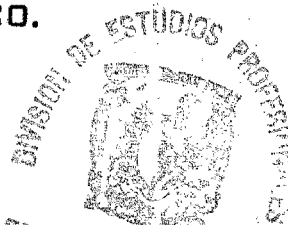
FACULTAD DE CIENCIAS

Carlos Jazquez James
30 sept. 88.

DISTRIBUCION DE SEMILLAS EN EL SUELO DE
UNA SELVA ALTA PERENNIFOLIA, LOS TUXTLAS
VERACRUZ, MEXICO.

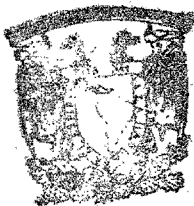


BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA



DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES
FACULTAD DE CIENCIAS
REGION ESCOLAR

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
MARIA ISABEL ALCOCER SILVA



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

Ese mundo vegetal que vemos tan tranquilo, tan resignado, en que todo parece aceptación, silencio, obediencia, recogimiento, es por el contrario aquel en que la rebelión contra el destino es la más vehemente y la más obstinada.

Nos encontramos en un mundo extraño, en que los padres, incapaces de cambiar de sitio, saben que están condenados a matar de hambre o a ahogar a sus vástagos. Toda semilla que cae al pie del árbol o de la planta es perdida o germinará en la miseria. De ahí el inmenso esfuerzo para sacudir el yugo y conquistar el espacio.

"La inteligencia de las flores" Maurice Maeterlinck.

Padre
donde no hay flores
no se dan abejas
ni la cera, ni la miel
Padre
que el campo ya no es el campo
Padre
ya están aquí
monstruos de carne
con gusanos de hierro
Padre
que están matando la tierra

"Per el meu amic" Joan Manuel Serrat.

Dedico con mucho cariño esta tesis

A mis padres

Guillermo Alcocer León

Ma. Teresa Silva Marrou

A mis hermanas y hermanos.

Teresa, Jorge, Fernando, Lourdes,

Estela, Cecilia y Gonzalo.

A mi compañero

José Alonso Fernández de Castro

Y a todos mis sobrinos

Guillermo, Regina, Verónica,

Paulina, Ivan, Liliانا, Denice,

Bernardo, Christian, Ernesto,

Idalicia, Luis, Estuardo, Deni,

Daniela, José, Aida.

Agradecimientos.

Agradezco al Dr. Sergio Guevara el haber dirigido y supervisado este trabajo, al Dr. Carlos Vázquez-Yanes por su revisión y al Dr. Javier Álvarez por la asesoría y revisión minuciosa.

Un especial reconocimineto a la M. en C. Julia Carabias y al Dr. Daniel Piñero, quienes además de la revisión del escrito y sus muy valiosos comentarios, me animaron siempre para llevarlo a su término.

Agradezco la valiosa ayuda de mi amiga la Bióloga Ana Ros por las horas de sudor y piquetes de mosco compartidas durante las colectas.

La mayor parte de este trabajo se llevó a cabo en las "Cámaras de germinación" de la Facultad de Ciencias, por lo que sinceramente agradezco al Biólogo Salvador Corral el haber facilitado el uso de las instalaciones, además de sus observaciones y valiosos comentarios.

A las autoridades de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtias, el haberme permitido el uso de sus instalaciones.

A IBM de México por haberme dado las facilidades para el procesamiento de una parte de los datos, en especial al Lic. Emilio Gutiérrez por su asesoría y ayuda.

Al Biólogo Guillermo Ibarra por su gran ayuda en la identificación de las plántulas.

Agradezco enormemente a mi prima la Lic. Carola Conde Bonfil por haberme facilitado el uso de su computadora y haberme prestado en toda ocasión su ayuda.

A los compañeros del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, a mi amiga la Bióloga Rocío Aguilar Chongtay y a todas las personas que me apoyaron con su ayuda y entusiasmo.

Por último quiero agradecer la comprensión, la solidaridad y el cariño otorgados por mi esposo el Lic. José Alonso durante toda la realización de este trabajo.

CONTENIDO

1.- INTRODUCCION Y ANTECEDENTES	1
2.- DESCRIPCION DE LA REGION	7
2.1.-ZONAS DE ESTUDIO	12
3.- METODO UTILIZADO	17
4.- RESULTADOS	20
4.1.- COMPARACIONES TEMPORALES	24
4.2.- COMPARACIONES ESPACIALES	
4.2.1.- SITIOS	32
4.2.2.- ZONAS	34
4.2.3.- CUADROS	38
4.3.- DIVERSIDAD	40
4.4.- GERMINACION	43
5.- DISCUSION Y CONCLUSIONES	49
5.1.- VARIACIONES TEMPORALES	54
5.2.- VARIACIONES ESPACIALES	
5.2.1.- SITIOS	55
5.2.2.- ZONAS	56
5.2.3.- CUADROS	58
5.3.- DIVERSIDAD	61
5.4.- GERMINACION	62
6.- BIBLIOGRAFIA	66
7.- APENDICES	
7.1.- LISTA DE ESPECIES	73
7.2.- TABLA DE DATOS BURDOS	77

1) INTRODUCCION Y ANTECEDENTES.

La selva alta perenifolia es una formación vegetal característica de las tierras bajas tropicales, a la cual se le había considerado hasta hace poco tiempo estática y homogénea, visión que ha sido modificada ya que este tipo de comunidades característicamente presentan unidades de vegetación en distintas fases de maduración o renovación, cuyo conjunto forma una comunidad en mosaico (Grubb, 1977).

Tal aspecto se obtiene porque dichas comunidades se renuevan activamente y de manera cíclica (Halle, Oldeman y Tomlinson, 1978; Hartshorn, 1978; Whitmore, 1978; Martínez-Ramos, 1980) como consecuencia de las perturbaciones que ocurren al interior de las mismas, producto de la caída de ramas y árboles que forman huecos o claros en el dosel y que son internamente heterogéneos (Martínez-Ramos, 1985).

Es posible que la diferencia encontrada entre los "parches" sucesionales de la vegetación se deba, por una parte, a las diferencias en composición florística determinada por la disponibilidad y accesibilidad de las especies (Guevara, 1986) y por otra parte, a las condiciones que el medio les ofrece tanto para mantenerse almacenadas como para germinar y establecerse cuando se presenta algún tipo de perturbación (Guevara y Gómez-Pompa, 1979; Whitmore, 1983).

Por la presencia de los diferentes estadios sucesionales se infiere que estas comunidades se encuentran en una dinámica constante, como resultado de las perturbaciones recurrentes, las cuales crean una estructura heterogénea en el espacio horizontal y vertical y con ello a su vez un mosaico de factores ambientales (Bongers, Carabias, Meave y Popma, 1986; Martínez-Ramos, 1985). Esta perspectiva orienta en un mayor grado hacia el entendimiento de los procesos y formas en que las plantas se integran al ambiente, tanto físico como biótico.

Las perturbaciones ocasionadas por diversos factores ambientales, originan la formación de claros destruyendo en algún sector la biomasa existente, modificando así de forma radical, las condiciones que prevalecían anteriormente.

Se han presentado dificultades para definir y delimitar lo que es un claro. Brokaw (1982) considera como un claro a la superficie abierta mayor de 20 m² y cuyo microclima llega a una altura promedio de 2m.

La estructura del bosque, el patrón espacial y los elementos de la historia de vida, están influenciados por las características del claro (Bazzaz, 1979 y 1983). Es evidente entonces, que la formación de claros afecta de una u otra manera a todas las especies.

Existen diversos caminos mediante los cuales se puede llevar a cabo la regeneración. La sucesión llevada a cabo en los claros, nunca comienza ni finaliza con un conjunto único de especies.

Cada claro en su formación adquiere una serie de factores tanto físicos como bióticos, que van a actuar de manera selectiva sobre las especies que surgirán.

Entre los factores físicos de relevancia se pueden citar: grado de incidencia de la luz, fluctuaciones en la temperatura, humedad del ambiente, entre otros.

Estos factores se ven modificados en función del tamaño y la forma del claro. También varían conforme a la situación que tengan los individuos en el área de influencia del mismo, ya que los claros presentan características muy evidentes en su centro, las cuales se desvanecen hacia sus extremos.

Se evidencia entonces que las perturbaciones naturales y el ambiente heterogéneo derivado de ellas constituyen presiones de selección importantes sobre los atributos vitales de cada una de las especies (Alvarez-Buylla, 1986).

Es posible destacar atributos de los ciclos de vida de las especies posiblemente evolucionados a partir de la presencia de claros y que son importantes para entender procesos ecológicos, como la sucesión ciclica (Whitmore, 1982 en: Martínez-Ramos, 1985). Por sus características en general y para su aplicación en la comunidad vegetal de Los Tuxtlas, Veracruz, se ha propuesto conjuntar a las especies en tres grupos:

a) Pioneras: dependen completamente de los claros con una fuerte intensidad luminica para completar su ciclo de vida. Tienen una expectativa de vida menor a 50 años.

b) Nómadas: necesitan de altas intensidades de luz en alguna etapa de su ciclo de vida usualmente para alcanzar su fase reproductiva, ya que la germinación y el establecimiento lo realizan bajo el dosel. Su expectativa de vida es mayor a 100 años. Estos árboles son por lo general formadores del dosel.

c) Tolerantes: no se establecen en claros y dependen de su permanencia en la sombra para completar su ciclo de vida, nunca alcanzan el dosel. Su expectativa de vida es también mayor a 100 años.

Guevara (1986) propuso una cuarta categoría en la que incluyó a las herbáceas, arbustivas y pequeñas arbóreas de los primeros estadios de sucesión secundaria, junto con gramíneas y malas hierbas escapadas de zonas abiertas para cultivo y ganadería. Siendo la característica principal de tales especies el poder completar su ciclo de vida bajo condiciones de permanente perturbación.

Existen otras clasificaciones muy semejantes hechas por diferentes autores, entre ellos: Aubreville, 1938; Richards, 1952; Van Stenis, 1958; Dawkins, 1965 (en: Martínez-Ramos, 1985). Sin embargo al presente trabajo se basó en la clasificación mencionada, debido a que se hizo para la misma región.

Es pertinente aclarar, que para todas las clasificaciones se reconoce que las categorías presentan limitantes en cuanto a sus fronteras, ya que éstas no están perfectamente definidas; más por la diversidad de respuestas, que por errores en la clasificación; así, hay especies que no pueden ubicarse claramente en uno u otro de los grupos (Vazquez-Yanes y Guevara, 1985).

En claros pequeños (< a 100 m²) las especies regenerativas son fundamentalmente de filiación nómada o tolerante debido a que las primeras tienden a desarrollarse hacia etapas juveniles o adultas en las condiciones del claro, y las segundas presentan mayores tasas de producción foliar y aumento en el crecimiento apical (Richard y Williamson, 1975 y Martínez-Ramos en preparación en: Martínez-Ramos, 1985).

En claros grandes (> a 100 m²) que son habitats efimeros de menor frecuencia -su duración es menor a la expectativa de vida de las especies pioneras (Budowsky, 1965 en: Martínez-Ramos, 1985; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1985)- y en sitios abiertos, las especies cicatrizales son pioneras e incluyen también a aquellas que Guevara (1986) integra en el cuarto grupo mencionado con anterioridad. Debido principalmente, a la caída de árboles se provoca la formación de grandes claros, conduciendo esto a fuertes cambios en el microclima al interior de la zona perturbada, mientras que las demandas de sobrevivencia para las especies corresponden a las nuevas que se crearon en la formación del claro (Martínez-Ramos, Nuñez y Álvarez 1986).

Es posible que haya en general propágulos que se encuentran disponibles y que las condiciones creadas propicien su establecimiento.

Entre los propágulos (en este caso solamente semillas) pertenecientes a especies pioneras, existen dos formas de encontrarse disponibles, que en esencia significa estar presentes en el sitio o sus alrededores (Noble y Slatyer 1980 en: Guevara, 1986). Tales formas son:

a) Producción de propágulos; existe una amplia producción de una gran cantidad de semillas, que están dispersándose y penetrando constantemente la vegetación.

b) Permanencia en el suelo; las especies dispersadas contienen mecanismos de latencia que les permiten permanecer acumuladas en el suelo.

En realidad parece haber un proceso en el que se combinan ambas posibilidades en diferente grado y forma para cada especie.

Guevara (1986) menciona el concepto de disponibilidad, el cual no ha sido usado en todas sus posibilidades, sobre todo en relación a la dinámica sucesional como un proceso de adaptación para la colonización de sitios perturbados. Propone así cuatro tipos de disponibilidad de las especies, que les permite colonizar un sitio después de ocurrida una perturbación:

Tipo 1.- Producción y dispersión continuas, así como su persistencia, resultando en una disponibilidad completa durante todo el año.

Tipo 2.- Producción, dispersión y persistencia estacionales, dando como resultado una alta disponibilidad estacional.

Tipo 3.- Producción y dispersión estacionales con una persistencia continua, propiciando una alta disponibilidad estacional y una disponibilidad parcial en lo que resta del ciclo.

Tipo 4.- Producción y dispersión continuas con una baja persistencia en forma estacional, favoreciendo así una dis-

ponibilidad parcialmente continua, dependiendo de la accesibilidad del sitio.

Los vectores de dispersión pueden ser direccionales (bióticos) o no direccionales (abióticos). Para algunas especies que carecen o son pobres en sus mecanismos de latencia, la dispersión juega el papel más importante en la colonización de claros.

Según Hall y Swaine (1980), las especies dispersadas por animales son las principales formadoras del banco de semillas en el suelo, ya que son las que más representación tienen, implicando con ello que son más longevas que aquellas con dispersión anemócora y es en estas comunidades que un alto porcentaje de la flora tiene frutos adaptados para su dispersión por animales (Aguirre, 1976; Trajo, 1976; Fleming y Heithaus, 1981; Van Dorp, 1985; Vázquez-Yanes, 1975).

Guevara y Gómez-Pompa (1979) sugieren que los estados iniciales de la sucesión secundaria están ya impresos en la selva madura, puesto que las semillas de especies pioneras se encuentran almacenadas en el suelo.

Muchas de las especies que integran las primeras etapas del proceso de regeneración tienen la capacidad de mantenerse almacenadas en forma latente por periodos prolongados (Harper, 1977; Cheke, Nanakon y Yankoses, 1979) bajo el dosel formado por los estados más tardíos del proceso. Por ello es que se ha considerado que el banco de semillas representa un papel muy importante en los procesos sucesionales y regenerativos de este sistema.

Las perturbaciones son el factor causal que determina el surgimiento de las especies con semillas almacenadas, pues al abrirse el dosel, los cambios a que induce en el microclima como radiación directa y amplias fluctuaciones en la temperatura, activan la germinación (Vázquez-Yanes, 1980).

Modulados por los mismos factores externos, entre los componentes del banco de semillas -al germinar- se generan procesos de competencia interespecífica que determinarán finalmente la composición de la vegetación inicial de un suelo desnudo (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985).

Ahora bien, la manera en que se da la dispersión y la presencia de mecanismos de latencia, son elementos esenciales en la formación del banco de semillas que pueden influir directamente sobre su distribución tanto en el tiempo como en el espacio.

Se ha sugerido la existencia de patrones de estacionalidad en densidad y composición específica de las semillas almacenadas, principalmente por las diferencias entre especies debido al tipo de disponibilidad que presentan, más que a las diferencias ambientales (Thompson y Grime, 1979 en: Pérez-Nasser, 1985).

Los mecanismos de dispersión pueden ocasionar diferencias en el contenido de semillas del banco, propiciándose con ello patrones diferenciales en la distribución espacial.

La entrada de semillas producidas por frugívoros dispersores parece ser muy variada, pues pequeñas agrupaciones de individuos de la especie dispersada pueden ser depositados en distintos sitios que actúan como: refugio, descanso, alimentación y/o reproducción (Fleming y Heithaus, 1981). Los frugívoros representan

un vector direccional de dispersión, con probabilidades muy específicas de deposición de semillas (van Dorp, 1985).

En contraste, la lluvia de semillas producida por especies anemócoras se distribuye de otra manera mediante vectores no direccionales y con probabilidades totalmente aleatorias en su depositación.

Por otra parte, existen diversos mecanismos de latencia (ver Harper, 1977) que inciden sobre la distribución de las especies en el tiempo de manera diferencial, pudiéndose encontrar diversos patrones de germinación a lo largo del año. Pérez-Nasser (1985) determinó cuatro distintos patrones de germinación, en once especies almacenadas en bolsas de plástico bajo condiciones naturales. A este respecto, Salmerón (1984) observó una temporalidad en la aparición de especies, en los periodos de exposición de suelo.

Si bien se han llevado a cabo muchos trabajos sobre banco de semillas (Keay, 1957; Branchley y Warrington, 1936; Hayasi y Numata, 1971; Holthuijzen y Boerboom, 1972; Livingston y Allesio, 1968, Mayor y Pyott, 1966) son pocos aún los realizados para zonas tropicales (Guevara y Gómez-Pompa, 1972; Liew, 1973; Hopkins, 1983; Garwood, 1983; entre otros), y las dificultades que representa su estudio son variadas y en ocasiones difíciles de resolver.

Siendo este un almacenamiento de semillas bajo el dosel de la comunidad, es necesario siempre extraerlo de su medio, por lo que se acostumbra obtener pequeñas muestras de suelo, que se analizan en sitios lejanos al original, en condiciones que simulan u optimizan la realidad.

Es quizá debido a lo anterior que se hace mención al carácter estático de estos estudios y a su imposibilidad de evaluar la dinámica del banco de semillas.

Existe una amplia gama metodológica en el estudio del banco de semillas (Kropack, 1966), la cual se puede dividir en dos grandes grupos:

1) Métodos directos: consisten en separar las semillas de todos los demás componentes (hojas, ramas, fragmentos de suelo, etc.) e identificarlas, trabajo llevado a cabo bajo el microscopio, si éstas no son fácilmente visibles.

2) Métodos indirectos: consisten en la exposición de las muestras de suelo a condiciones de luz, humedad y temperatura que puedan favorecer la germinación y una vez que se presentan las plántulas, éstas son identificadas y separadas.

Cualquiera de los dos métodos tienen sus propias limitantes para dar a conocer el contenido real del banco de semillas.

La forma directa permite obtener todas o casi todas las semillas de la muestra, sin embargo no se puede saber si éstas son o no viables; pues aún aplicando substancias para verificar su viabilidad, el tamaño de las semillas impide corroborarlo.

La forma indirecta por su parte, permite conocer las semillas que son capaces de germinar en las condiciones a que se les expuso, pero es posible que no dé a conocer el número total de semillas; y no permite por tanto, saber si las que no germinaron

fueron no viables o sólo permanecieron en estado latente (Rabotnov, 1958 en: Kropack, 1966).

Por otra parte aún cuando se han realizado trabajos sobre latencia y viabilidad de semillas de especies pioneras (Vázquez-Yanes, 1979; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982 a y b, 1983, 1984 y 1985; Pérez-Nasser, 1985) estos son todavía muy escasos y versan sólo sobre algunas especies, lo cual permite tener una visión aún restringida de lo que puede estar sucediendo con las semillas en el banco.

Algunas de las conclusiones a que se ha llegado indican que los mecanismos de latencia que parecen predominar en las semillas son los exógenos. Sin embargo se ha comprobado la existencia de mecanismos endógenos en algunas especies (Vázquez-Yanes y Smith 1982; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1983) indicando con ello que para la mayoría de las especies existen mecanismos de acoplamiento a las condiciones creadas por un claro, siendo determinantes para su presencia en el proceso de sucesión que se inicia.

Ahora bien, el proceso de sucesión secundaria es ya aceptado por los ecólogos, aún cuando todavía es cuestionado debido a su complejidad variable dependiendo de la comunidad en que se presente, por lo que no ha sido posible generalizar un modelo de regeneración (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985).

Es relativamente reciente la importancia que se le ha prestado a los estudios de regeneración y sucesión secundaria en las regiones tropicales.

Se ha impuesto la necesidad de conocer los sistemas que en estas regiones se desarrollan y su dinámica, con el propósito principal de esclarecer el uso y manejo más adecuados.

El presente estudio forma parte del proyecto de "Regeneración de selvas" que se lleva a cabo en el laboratorio de ecología de la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M. y que se inscribe en el análisis y estimación de la disponibilidad de especies durante la etapa colonizadora de claros.

Este trabajo tiene como objetivo principal comparar las variaciones existentes en la composición específica y la distribución horizontal de las semillas que se encuentran almacenadas en el suelo bajo una comunidad de selva alta perenifolia en los Tuxtías, Veracruz, México.

2) DESCRIPCION DE LA REGION DE ESTUDIO

El presente trabajo se realizó en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles, Ver (EBITROLOTU) la cual está situada entre los 95°04' y 95°09' de longitud oeste y los 18°34' y 18°36' de latitud norte. Se ubica en la vertiente del golfo al sureste del estado de Veracruz.

Topográficamente la región es muy accidentada variando la altitud desde el nivel del mar hasta los 1650 a 1700 msnm. en las elevaciones de la sierra de Sta. Martha y el volcán Sn. Martín respectivamente; el terreno de la estación varía entre 150 y 530 msnm. en el cerro El Vigía.

El clima se identifica con varios subtipos del tipo "A" de Köppen. Para el área de la estación biológica los datos se han extrapolado siempre de la estación meteorológica de Coyame y sólo en los últimos años es que se han hecho registros en la primera.

La temperatura media anual es de 24.3°C, alcanzando el mayor promedio mensual en el mes de mayo y el menor en enero.

La precipitación pluvial anual se encuentra entre las más elevadas del país, siendo el promedio reportado para la estación de Coyame 4 638.5 mm y para la estación de biología de 4 725.2 mm (Ibarra-Manríquez, 1985).

Se logra distinguir una irregular distribución de la precipitación durante el año, aunque esta no es muy marcada originando así una época lluviosa en verano-otoño, y una época seca en primavera.

En la figura 1a se observan los datos de precipitación y temperatura de la estación de Coyame; en la figura 1b se encuentran las precipitaciones correspondientes al periodo en que se colectó para este estudio, proporcionados por la estación de biología (1982-1983).

El climograma de la figura 1b, indica que para el año de la primera colecta, la precipitación fue alta en la estación, precisamente el mes de colecta (septiembre) fue particularmente húmedo. Para el segundo año de colecta se registró un promedio de precipitación menor y el mes en que se realizó la colecta (mayo) tuvo una de las menores precipitaciones.

Los vientos más frecuentes en la zona son los alisios que en los meses de abril y mayo provienen del este y lo que resta del año, del norte. (Soto, 1976 en: Alvarez, 1982).

En la época invernal los vientos provenientes del norte causan disminución en la temperatura y aumento en la precipitación, este fenómeno se conoce como "Nortes" (Soto, 1976 en: Alvarez, 1982).

Martínez (1980) menciona que los nortes son vientos fuertes producidos por masas de aire polar provenientes del norte y que al pasar por el Golfo de México adquieren humedad, precipitándose posteriormente en la zona.

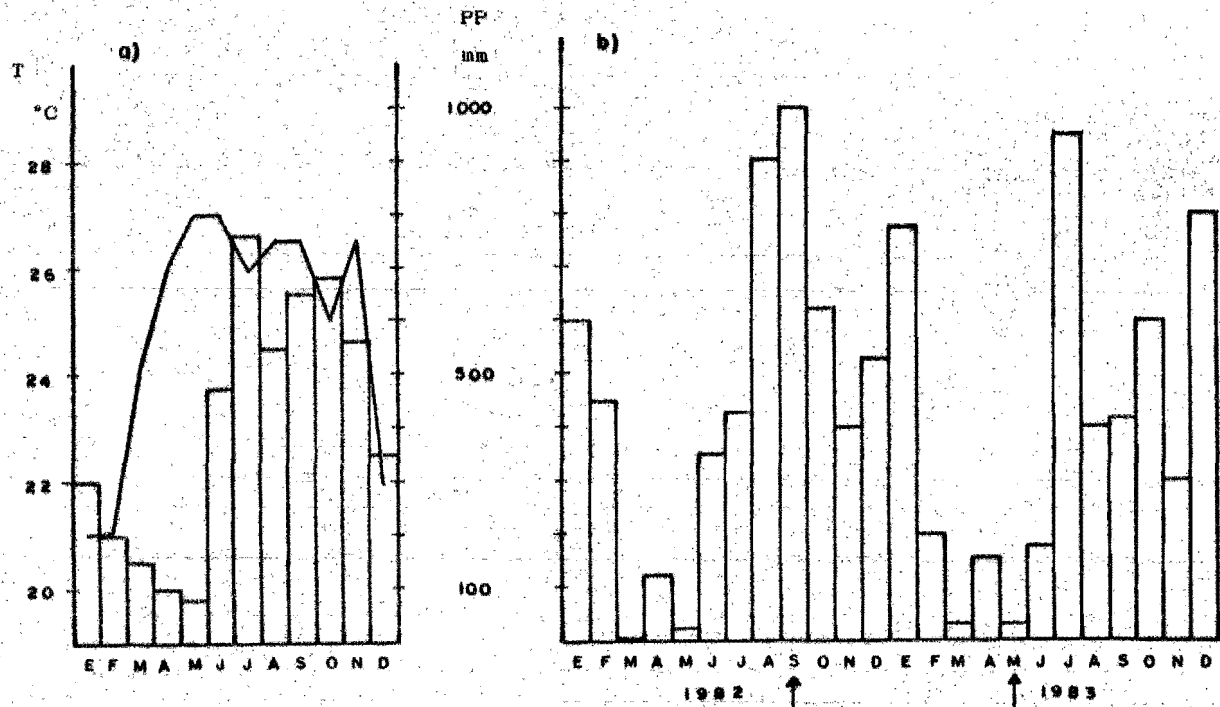


Figura 1 a) Precipitación y temperaturas medias mensuales de la estación de Coyame, Ver.
 b) Precipitación media mensual de la estación de Bilogía Tropical de los Tuxtlas, Veracruz,
 para los años de estudio. Con flechas se señalan los meses de colecta.

La vegetación de la región se conoce como selva alta perenifolia denominada así por Miranda y Hernández (1963) o bien bosque tropical perenifolio, clasificado así por Rzedowsky (1978)

De la vegetación de esta zona existen descripciones generales realizadas por Pennington y Sarukhán (1968) y Gómez-Pompa (1974). También existen estudios detallados realizados por Flores (1971) y Alvarez del Castillo (1977, ambos en: Meave del Castillo, 1987), Piñero et al (1977, en: Alvarez 1982) y Carabias-Lillo (1972). Este tipo de vegetación llega a alcanzar alturas de más de 35m, siendo su estructura vertical muy compleja.

Aunque en los estudios realizados anteriormente, se había propuesto una estratificación de los componentes de la vegetación; actualmente se ha convenido en considerar mucho más relevante la descripción precisa de los gradientes verticales, físicos y de vegetación (Popma et al inédito en: Meave del Castillo, 1987).

La descripción de la vegetación quedaría entonces circunscrita en la siguiente forma:

Las especies que alcanzan mayor altura y constituyen el dosel son: Nectandra ambigens, Ficus insipida, Poulsenia armata, Lonchocarpus guatemalensis, Cordia megalantha, Pterocarpus rohrlii, Omphalea oleifera, entre otras.

Entre las especies de talla mediana se encuentran Pseudolmedia oxyphyllaria, Stemadenia donnell-smithii, Guarea glabra, Pouteria dourilandii, Dendropanax arboreus.

Bajo un dosel cerrado formado por las anteriores especies y otras más, crecen árboles de talla pequeña y algunas palmas: Sapranthus microcarpus, Faramea occidentalis, Psychotria chiapensis, P. simiarum, P. faxiucens, Chamaedora tepejilote, y como especie dominante está Astrocarium mexicanum.

Los vientos provenientes del norte a finales del otoño y en el invierno son factores físicos de perturbación que influyen en la apertura de claros y por tanto en las características ecológicas y florísticas de la vegetación.

Los claros por lo tanto presentan una flora característica, entre las especies que se pueden encontrar más comúnmente están: Cecropia obtusifolia, Helicarpus donnell-smithii, Myriocarpa longipes, Piper auritum, y Carica papaya (Alvarez-Buylla, 1986).

La frecuencia con la que ocurren perturbaciones naturales con una extensión media de 100 m² es de 1.6 x ha año⁻¹.

En esta región a diferencia de otras, debido a su topografía, la apertura de claros grandes -mayores a 200 m²- son frecuentes, producidos por la caída de árboles rotos por encima de los contrafuertes (Martínez-Ramos, 1985).

Es posible destacar atributos de los ciclos de vida de los árboles, posiblemente evolucionados con los claros y que son importantes para entender procesos ecológicos, como la sucesión cíclica (Whitmore, 1982 en Martínez-Ramos, 1985.)

Se han propuesto tres grandes grupos de especies arbóreas sobre los cuales, la dinámica de formación de claros ha tenido un

papel selectivo, importante en la definición de sus atributos vitales (Martínez-Ramos, 1985).

Sobre estos grupos y sus características se ha abundado ya en la Introducción.

Para la realización del presente trabajo, se seleccionaron dos sitios de estudio (Figura 2), el sitio 1 situado en una área de un hectárea al norte de los edificios de la estación y al oeste del camino Catemaco-Montepio, sitio en el que se han llevado a cabo otros estudios de banco de semillas (Salmerón, 1984 y Guevara, 1979) entre otros. El sitio 2 localizado en el límite norte de los terrenos de la estación, aproximadamente a 200m del camino a la laguna.

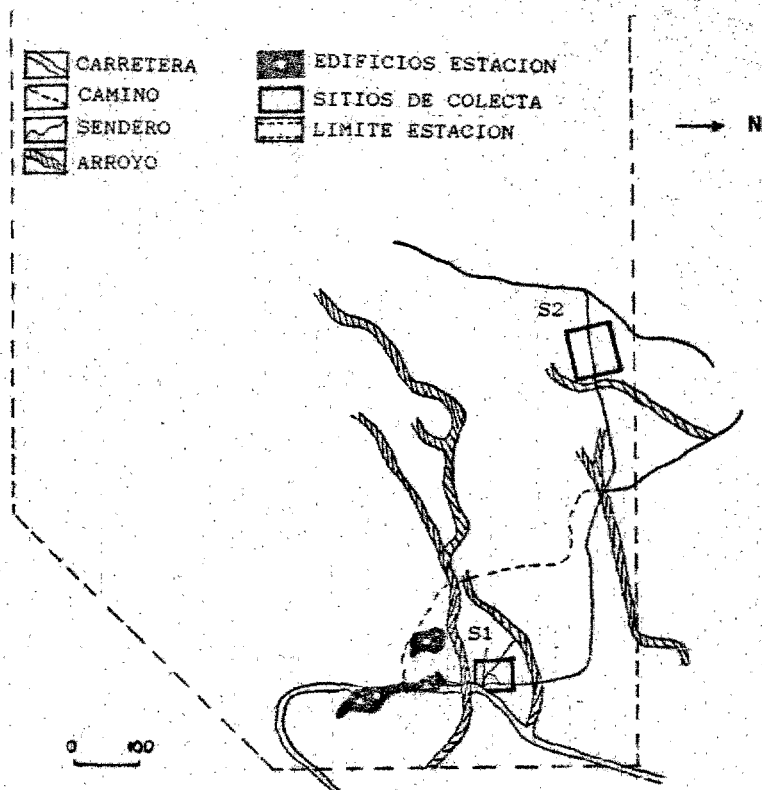


Figura 2 Extremo Este de la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz; modificada de Tourquiebiau (1981). Sitios 1 y 2 de colecta señalados con un recuadro negro.

2.1) ZONAS DE ESTUDIO

En cada uno de los sitios se escogieron dos zonas, en las cuales se hizo, para fines prácticos, una separación por estratos de la vegetación que cubría a cada una de ellas, siendo éstos: inferior de 5 a 10 m, medio de 10 a 20 m y superior dividido en dos, el primero de 20 a 30 m y el segundo de 30 m en adelante.

Las zonas 1 y 2 localizadas en el sitio 1 presentan una pendiente ligera, entre los 5° y 8° aproximadamente estas zonas se delimitaron con base en las trampas de hojarasca utilizadas por Álvarez (1982), (Figura 3a).

A continuación se describe cada una de las zonas mencionadas:

ZONA 1: Hacia el extremo superior de ésta, cruza una vereda y en el extremo inferior derecho se encuentra una pequeña parte del cuadro ocupada por un experimento abandonado (figura 3a).

La cobertura estimada para los diferentes estratos en esta zona fue:

estrato de 5m a 10m	70 %
estrato de 10m a 20m	100 %
estrato de 20m a 30m	90 %
estrato de 30m a más	75 %

Las especies que forman parte de la cubierta vegetal sobre la zona son las siguientes:

ESPECIE	ALTURA (m)
1.- <u>Sapranthus microcarpus</u>	5.5
2.- <u>Astrocaryum mexicanum</u>	6.0
3.- <u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	6.4
4.- <u>Faramea occidentalis</u>	8.0
5.- <u>Orthium oblanceolatum</u>	12.0
6.- <u>Orthium oblanceolatum</u>	13.0
7.- <u>Dendropanax arboreus</u>	23.0
8.- <u>Orthium oblanceolatum</u>	10.0
9.- <u>Cymbopetalum bailonii</u>	9.5
10.- <u>Psichotria simiarum</u>	5.0
11.- <u>Salacia megistophylla</u>	5.0
12.- <u>Brosimum alicastrum</u>	14.5
13.- <u>Piper amalago</u>	6.5
14.- <u>Dendropanax arboreus</u>	20.0
15.- <u>Vatairea lundelli</u>	38.0
16.- <u>Nectandra ambigens</u>	24.0

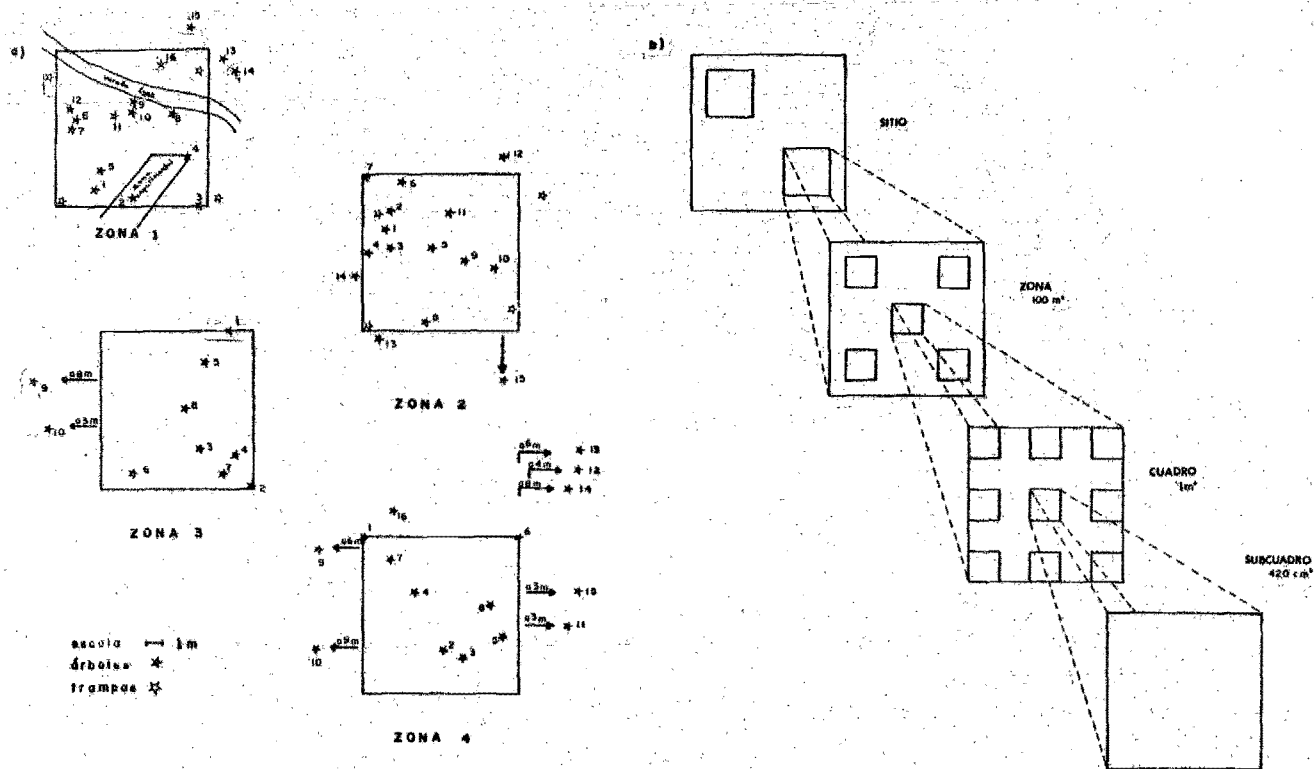


Figura 3 a) Distribucion espacial de las especies que conforman el dosel de la vegetacion sobre las zonas de estudio. b) Esquema sintetico que indica la superficie y la relacion entre los diferentes niveles del muestreo.

ZONA 2: Esta zona no presenta ninguna característica en especial y su cobertura estimada es la siguiente:

estrato de 5m a 10m	45 %
estrato de 10m a 20m	30 %
estrato de 20m a 30m	---
estrato de 30m a más	95 %

Las especies que influyen dentro de la zona 2 son:

ESPECIE	ALTURA (m)
1.- <u>Pseudolmedia oxvphyllaria</u>	9.5
2.- cf. <u>Rhacoma parvifolia</u>	5.5
3.- <u>Guarea grandifolia</u>	6.0
4.- <u>Astrocarium mexicanum</u>	5.5
5.- <u>Astrocarium mexicanum</u>	5.5
6.- <u>Astrocarium mexicanum</u>	5.5
7.- <u>Astrocarium mexicanum</u>	5.5
8.- <u>Astrocarium mexicanum</u>	5.5
9.- <u>Astrocarium mexicanum</u>	5.5
10.- <u>Cymbopetalum ballonii</u>	16.0
11.- <u>Dendropanax arboreus</u>	13.0
12.- <u>Pseudolmedia oxvphyllaria</u>	6.5
13.- <u>Quararibea guatemalteca</u>	6.0
14.- <u>Pouteria duriandii</u>	12.0
15.- <u>Ficus insipida</u>	35.0

Por lo que se refiere a las zonas 3 y 4 estas se encuentran en el sitio 2 que se seleccionó hacia el límite norte de la estación. Presentan pendientes ligeras, aunque mayores que en las zonas anteriores, entre 10° y 12°.

En éstas a diferencia de las zonas anteriores se considero además del estrato arbustivo y arbóreo, el estrato herbáceo o sotobosque por encontrarse muy desarrollado.

Su descripción es la siguiente:

ZONA 3: La vereda del límite norte pasa aproximadamente a 15m de la zona.

De la estimación de cobertura para los diferentes estratos se obtuvieron los siguientes datos:

sotobosque (-50cm)	65 %
estrato de 5m a 10m	80 %
estrato de 10m a 20m	50 %
estrato de 20m a 30m	---
estrato de 30m a más	100 %

Con la participación de las especies a continuación:

ESPECIE	ALTURA (m)
1.- <u>Poulsenia armata</u>	35.0
2.- <u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	27.0
3.- <u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	8.0
4.- <u>Guarea bijuga</u>	10.0
5.- <u>Tropis racemosa</u>	10.0
6.- <u>Ocotea glabra</u>	8.0
7.- <u>Cymbopetalum bailonii</u>	7.0
8.- <u>Pouteroa</u> sp.	5.0
9.- <u>Guarea chichon</u>	35.0
10.- <u>Sapranthus microcarpus</u>	15.0

Además de la presencia de aproximadamente 40 individuos juveniles de palmas (Astrocarium mexicana, Bactris sp., Chamaedora oblongata y Ch. tepejilote).

En la figura 3(a) se puede apreciar la situación espacial de las especies, notándose sobre todo la presencia de algunas especies de gran talla que aunque alejadas, influyen por su amplia cobertura sobre la zona.

ZONA 4: La vereda norte pasa aproximadamente a 5m de la zona. La cobertura estimada para esta es la siguiente.

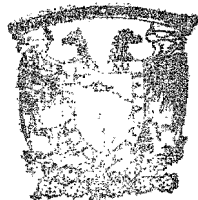
sotobosque (-50cm)	20 %
estrato de 5 a 10 m	95 %
estrato de 10 a 20 m	90 %
estrato de 20 a 30 m	80 %
estrato de 30 a más	-

Con las siguientes especies:

ESPECIES	ALTURA(m)
1.- <u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	15.0
2.- <u>Psychotria simiarum</u>	15.0
3.- <u>Faramea occidentalis</u>	15.0
4.- <u>Fiber</u> sp.	7.0
5.- <u>Sapranthus microcarpus</u>	5.0
6.- <u>Psychotria simiarum</u>	5.0
7.- <u>Pouteria armata</u>	5.0
8.- <u>Aegiphylum costaricensis</u>	5.0
9.- <u>Cymbopetalum bailonii</u>	20.0
10.- <u>Cymbopetalum bailonii</u>	23.0
11.- <u>Guarea bijuga</u>	17.0
12.- <u>Quararibea guatemalteca</u>	25.0
13.- <u>Nectandra ambigens</u>	22.0

Se encontraron 20 individuos juveniles de palmas (Astrocarium, Bactris y Chamaedora tepejilote), además de varios Astrocarium en regeneración en la zona y sus alrededores.

Un mapeo aproximado de la zona se puede ver en la figura (3a); una de las esquinas está delimitada por un Astrocarium caído. Es importante mencionar aquí que hacia el extremo contrario muy cercano al cuadro (aprox. 3m) se formó un claro por la acción de los vientos provenientes del norte, poco antes de realizar la segunda colecta.



3) METODO UTILIZADO

BIBLIOTECA CENTRO DE ECOLOGIA

De cada zona delimitada que abarcó una superficie de 100m^2 ($10 \times 10 \text{ m}$), se tomaron cinco cuadros de 1 m^2 , dentro los cuales se colectaron nueve muestras de $20 \times 20 \times 3$ (1200 cm^3). (Figura 3b).

Se realizaron dos muestreos; el primero durante la temporada de lluvias (Noviembre de 1982) y el segundo al finalizar la época más seca del año (Mayo de 1983).

Los sitios (2) y zonas (4) escogidos permanecieron fijos durante las dos colectas realizadas, en tanto que los cuadros (5 en cada zona, 20 en total) y subcuadros (9 en cada cuadro, 180 en total) variaron su posición.

Los cuadros se escogieron evitando las rocas aflorantes, individuos juveniles y adultos de árboles, ya que no permitían extraer debidamente las muestras.

Para la colecta se utilizó un cuadro de aluminio subdividido -por medio de hilos de nylon- en 25 subcuadros de $20 \times 20 \text{ cm}$.

A los subcuadros escogidos se les retiraba la capa de hojarasca la cual se colocó previamente en la bolsa de colecta, ya que entre la hojarasca es factible encontrar semillas; además, el retirarla permitió despejar la superficie del suelo; con lo que se logró distinguir fácilmente la capa de suelo que fue separada.

Posteriormente se recogió una porción de suelo hasta una profundidad aproximada de 3cm, debido a que esta franja de suelo es en donde la probabilidad de encontrar semillas viables es mayor. (Kellman, 1978.)

Las bolsas para transportar las muestras fueron de plástico negro, con el propósito de disminuir en la posible la incidencia directa de luz y que por ello se iniciase la germinación (Castro, 1974).

Cada muestra mantuvo siempre su independencia, con el propósito de realizar el análisis de comparación en la composición y distribución de semillas.

A cada una se les asignó una clave y como los sitios y zonas se mantuvieron fijos, esta llevó solamente el número del cuadro seguido por el del subcuadro, ejem: 3.15 (cuadro 3, subcuadro 15).

Debido al volumen total de cada muestra de suelo y al espacio disponible en las cámaras de germinación, se decidió reducir dicho volumen.

El volumen total muestreado fue de $216\,000 \text{ cm}^3$ para cada colecta, lo que representa un volumen de $10,800 \text{ cm}^3$ por cuadro.

Las muestras de suelo colectadas se trataron con un procedimiento similar al de Kropack (1966) y utilizado por Kellman (1974) y Guevara y Gómez-Pompa (1979), consistente en sumergir las muestras en agua durante 24 horas para separar los agregados y posteriormente tamizarse con agua corriente.

Una a una, las muestras se tamizaron con agua corriente. Se pasaron a través de dos tamices, el primero de malla abierta (5.0mm) que retuvo hojas piedras y ramas, las cuales se limpia-

ban bien para separarles cualquier semilla que pudiese haber quedado atrapada. La segunda malla muy cerrada (.05mm) retuvo la porción de suelo que contenía la mayor parte de las semillas, dejando pasar las fracciones de suelo muy pequeñas.

En este trabajo se escogió el método de análisis indirecto del banco (por medio de germinación), por haberse comprobado su eficacia para evaluar el potencial florístico de los suelos de zonas tropicales (Guevara y Gómez-Pompa, 1976.)

Para iniciar la germinación de las semillas, las muestras después de tamizadas se secaron, con el propósito de iniciar la germinación a un mismo tiempo, debido a que el proceso de tamizado requería de al menos un mes. Cada muestra se colocó en una charolita de papel aluminio dentro de una cámara oscura y seca, permaneciendo por espacio de 24 horas a una temperatura constante de 30° C; una vez secas se guardaron en bolsas de papel estraza.

Terminado todo el proceso anterior durante el cual no se registró germinación alguna, se procedió a su colocación en las cámaras de germinación.

Se utilizaron 15 charolas de plástico de 37 X 25 cm cuyo interior se subdividió en doce compartimientos, utilizando para ello láminas de mica transparente. Se colocó en el fondo de la charola una manguera de hule con varios orificios cubierta por una capa de 3cm de vermiculita, la cual mantuvo la humedad.

Las muestras se colocaron una a una en los compartimientos de las charolas sin seguir orden específico alguno, cada una con su respectiva clave.

Ya preparadas las charolas se colocaron en la cámara de germinación bajo las siguientes condiciones:

- a) Fotoperiodo de 16 horas luz y 8 horas oscuridad.
- b) Termoperiodo de hasta 32° C en las 16 horas de luz y 18°C en las 8 hrs de oscuridad.
- c) Humedad constante de 80 %.
- d) Intensidad luminica de 1500 lux.

Las condiciones de humedad y temperatura que se mantuvieron en la cámara, trataron de semejar a las registradas por Guevara y Gómez-Pompa (1979) en Los Tuxtlas, en una zona de vegetación secundaria.

La intensidad luminica estuvo limitada por la intensidad de las lámparas de la cámara de germinación, ya que aun cuando se aumentó la cantidad de lámparas y se cubrieron las paredes con papel aluminio, se alcanzaron solamente 1500 lux; esta intensidad en realidad corresponde aproximadamente a la registrada por Salmerón (1984), en un claro pequeño al interior de la vegetación primaria.

Las charolas se regaron y revisaron diariamente, los registros se realizaron cada 20 días, salvo en ocasiones en que el número de plántulas ameritaran un registro extemporáneo.

Se hicieron formas de trabajo en las que cada muestra fue registrada, anotando el número de especies encontradas y el número de individuos por especie.

La mayoría de las plántulas fueron separadas de las charolas cuando alcanzaban un tamaño suficiente, ya fuera para poder ser

transplantadas o bien para poder ser identificadas directamente. Las plántulas transplantadas se colocaban entonces en una cámara de crecimiento hasta alcanzar una talla en la que era más factible su identificación. De las plántulas obtenidas y secas se formó un plantulario de "morfoespecies".

Para el análisis de resultados se utilizaron pruebas de estadística no paramétrica, debido a que sus características permitieron realizar comparaciones entre muestras pequeñas e independientes.

Para comparar las zonas y los cuadros entre sí se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis (Siegal, 1956; Leach, 1982).

Para la comparación entre sitios y fechas de colecta se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras independientes (Siegal, 1956).

Todas las pruebas incluyeron la comparación tanto del número de especies, como del número de individuos.

Para el análisis de la composición florística, se utilizó el índice de similitud de Jaccard (Muller-Dumbois y Ellenberg, 1974).

Hasta este momento las pruebas se realizaron por separado para individuos y para especies, se realizó entonces una prueba de χ^2 , que reunió para el análisis a ambos elementos.

4) RESULTADOS.

Aparecieron en total 2044 plántulas pertenecientes a 72 "morfoespecies" de las cuales 25 (4%) no pudieron ser identificadas, 7 (10%) sólo se identificaron hasta familia, 13 (18%) hasta género y 27 (38%) se identificaron hasta especie (Tabla 1).

La gran variación entre las plántulas y la dificultad que representa su identificación, impidió completar un número mayor.

Del número total de individuos (2044), 1067 de 42 "morfoespecies" fueron de la primera colecta y 986 de 64 "morfoespecies" de la segunda. Se puede observar que el mayor número de especies se obtuvo de la segunda colecta, no obstante durante la primera se obtuvo un mayor número de individuos (Tabla 2).

Por otra parte se detectó un alto número de plántulas de especies de sucesión secundaria, otras especies tuvieron una menor participación.

Las especies que se identificaron se separaron en los tres grupos correspondientes a las estrategias regenerativas propuestas por Martínez-Ramos (1985). Así, se obtuvo para ambas colectas:

1	individuo(s) de 1 especie(s)	Tolerante
1	" " 1 "	Nómada
1507	" " 15 "	Pioneras

Se encontraron además 214 individuos pertenecientes al género *Ficus*, los cuales no poseen una clara filiación con los tipos utilizados (Martínez-Ramos, 1985) (Apendice 1).

A las plántulas que no se identificaron plenamente no se les asignó ningún grupo, en tanto que otras aunque parcialmente identificadas no pudieron ser ubicados en los grupos mencionados. Sin embargo tomando en cuenta lo propuesto por Guevara (1986), éstas se podrían incluir en un cuarto grupo que comprende a aquellas que se desarrollan en condiciones de permanente perturbación, siendo éstas un total 324 individuos.

La densidad promedio registrada fue de 148.2 individuos/m² para la primera colecta y de 135.6 ind/m² para la segunda.

Se obtuvo un máximo por subcuadro de: 7 especies y 26 individuos, siendo menos del 4% aquellos subcuadros que presentaron más de 15 individuos.

Dado que la cantidad de datos obtenidos en este pequeño nivel fue muy baja, se decidió tomar como base para las pruebas estadísticas el siguiente nivel, así que los datos de las nueve muestras de cada cuadro se fusionaron para realizar el análisis.

Con la fusión de los datos de cada cuadro se produjo un aumento de datos por muestra, disminuyéndose el número total de cuadros de 180 a 20.

Tabla (1) Presencia de las especies registradas en las dos colectas realizadas

No. prog. y de colecta	Especie	Colecta 1	Colecta 2
1 2	<i>Heliocarpus aff donnell-smithii</i> Rose	*	*
2 3	<i>Eupatorium cf. galeottii</i> Robins.	*	*
3 7	Especie No. 7	*	*
4 9	<i>Solanum cf. schlechtendalianum</i> Walp.	*	*
5 15	<i>Passiflora trisetosa</i> D.C.	*	*
6 16	<i>Milleria quinqueliflora</i> L.	*	*
7 18	Solanaceae No. 4	*	*
8 19	<i>Baccharis</i> sp.	*	*
9 22	<i>Zanthoxylum kellermani</i> P. Wilson	*	*
10 23	<i>Mikania cordifolia</i> (L.) Willd.	*	*
11 25	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bert.	*	*
12 26	Especie No. 26	*	*
13 28	<i>Spigelia</i> sp.	*	*
14 32	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	*	*
15 36	<i>Iresine celosia</i>	*	*
16 38	Urticaceae No. 1	*	*
17 43	Solanaceae No. 3	*	*
18 48	Especie No. 48	*	*
19 49	<i>Jacaratia delicauale</i> (Donn.Sm.) W.	*	*
20 56	<i>Ficus colubrina</i>	*	*
21 60	<i>Clidemia</i> sp.	*	*
22 61	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don	*	*
23 62	<i>Chamaedora</i> sp.	*	*
24 68	<i>Phytolacca rivinoides</i> Kunth & Bouche	*	*
25 69	Solanaceae No. 1	*	*
26 70	<i>Solanum diphyllum</i>	*	*
27 71	<i>Cissampelos</i> sp.	*	*
28 73	<i>Cissus sicyoides</i> L.	*	*
29 74	Especie No. 74	*	*
30 75	<i>Piper auritum</i>	*	*
31 76	<i>Ficus insipida</i> Willd.	*	*
32 77	<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Griseb.	*	*
33 78	Especie No. 78	*	*
34 79	Sellaginella	*	*
35 81	<i>Costus spicatus</i> Sw.	*	*
36 82	<i>Neurolaena lobata</i> (L.) R. Br.	*	*
37 83	Especie No. 83	*	*
38 84	<i>Odontonema cf. callistachium</i> (Schlecht. & Cham.) Kuntze	*	*
39 85	<i>Begonia</i> sp.	*	*
40 86	Especie No. 86	*	*
41 87	<i>Piper hispidum</i> Sw.	*	*
42 89	<i>Piper</i> sp.	*	*
43 90	Especie No. 90	*	*
44 92	Especie No. 92	*	*

Tabla (1) Continuación.

45	95	Piper umbellatum	*	*
46	98	Peperomia sp. 1	*	*
47	100	Urera sp.	*	*
48	101	Ficus cf. radula	*	*
49	102	Especie No. 102	*	*
50	103	Especie No. 103	*	*
51	104	Compositae No. 3	*	*
52	105	Especie No. 105	*	*
53	107	Especie No. 107	*	*
54	108	Especie No. 108	*	*
55	109	Especie No. 109	*	*
56	110	Acalipha scutchii I. M. Johnst	*	*
57	112	Especie No. 112	*	*
58	114	Especie No. 114	*	*
59	116	Especie No. 116	*	*
60	117	Especie No. 117	*	*
61	118	Especie No. 118	*	*
62	119	Monimiaceae No. 1 (Mollimedia viridiflora)	*	*
63	120	Singonium sp.	*	*
64	121	Especie No. 121	*	*
65	122	Especie No. 122	*	*
66	123	Zingiberaceae No. 1	*	*
67	124	Especie No. 124	*	*
68	125	Especie No. 125	*	*
69	126	Peperomia sp. 3	*	*
70	127	Peperomia sp. 2	*	*
71	129	Peperomia sp. 4	*	*
72	99	Especie No. 99	*	*

Tabla (2) Relación entre número de especies e individuos colectados.

	No. de individuos	No. de especies
Colecta 1	1067	42
Colecta 2	986	64
Total	2044	72

4.1) COMPARACIONES TEMPORALES.

En este apartado se analizan solamente los datos obtenidos globalmente en cada colecta.

Se tomaron como base para el análisis estadístico los cuadros, comparandose por separado el número de individuos y el de especies.

En esta comparación se determinó el parámetro KD, que es el valor máximo de discrepancia entre las distribuciones de frecuencia acumulada de las N muestras, realizandose con un nivel de significancia (α) de 0.05.

De la comparación entre muestras para el número de individuos se determinó una KD = 3 (N = 20) en donde KD esperada fue 9, lo que indica que no existió diferencia significativa.

En la comparación para el número de especies KD determinado resultó 9 e igual al esperado, indicando así que hubo diferencia significativa en cuanto al número de especies presentes en cada colecta.

Se utilizó posteriormente un índice de similitud de Jaccard, para realizar una comparación de las muestras en cuanto a su composición florística. Este índice fue sumamente bajo 34.2 % (Figura 4w) evidenciando que además de ser poco similares las colectas en cuanto al número de especies -como se demostró con la prueba anterior- las especies compartidas representaron un porcentaje muy bajo.

Con la finalidad de combinar los dos componentes del banco de semillas (individuos y especies) en un solo análisis, se realizó una prueba de chi-cuadrada (χ^2). Para realizarla fue necesario agrupar las especies, ya que la cantidad de individuos por especie era muy baja, con muy pocas excepciones.

Esta agrupación no se basó en los grupos ecológicos de Martínez-Ramos (1985) dada la poca cantidad de individuos que conformaron los dos primeros (tolerantes y nómadas) en comparación con el tercero (pioneras). Se decidió agruparlas entonces por su forma de crecimiento (herbáceas, arbustivas y arbóreas) considerando que esta agrupación puede tener a "grosso modo" un sentido ecológico en relación a la estructura de la vegetación que conforma los parches sucesionales.

Los resultados de la comparación realizada entre las colectas, se pueden observar en la figura 5. Las colectas fueron significativamente diferentes y los grupos más influyentes fueron los de árboles y hierbas, notándose en los primeros una gran abundancia en la primera colecta, a diferencia de las herbáceas cuya presencia se incrementó en la segunda colecta; los arbustos se mantuvieron muy semejantes en ambas.

Es de notarse la relación en cuanto al número de individuos por grupo que es de la siguiente manera:

árboles > arbustos > hierbas.

En las figuras 6 y 7 se puede observar la contribución de las especies al banco de semillas para cada colecta, al examinarlas se advierte que Cecropia obtusifolia es la especie que contribuyó con mayor cantidad de individuos al banco de semillas

		Ca	S 1 a	S 1 b	Z 1 a	Z 2 a	Z 3 a	Z 1 b	Z 2 b	Z 3 b
W	Cb	34.2								
	S 2 a		59.0							
X	S 2 b			45.9						
	Z 2 a				53.1					
y1	Z 3 a				50.0	51.8				
	Z 4 a				71.0	51.4	51.2			
	Z 2 b							53.3		
y2	Z 3 b							39.1	48.9	
	Z 4 b							43.7	53.1	52.2

Figura 4 Comparación florística mediante índices de similitud de Jaccard. C = colectas, s = sitios, Z = zonas, a = corresponden a la primera colecta (Septiembre de 1982), b = corresponden a la segunda colecta (Mayo de 1983) w = corresponde a la comparación de colectas, x = corresponden al total de comparaciones de sitios, y1 = corresponde al total de comparaciones de las zonas de la colecta 1, y2 = corresponden al total de comparaciones de las zonas de la colecta 2.

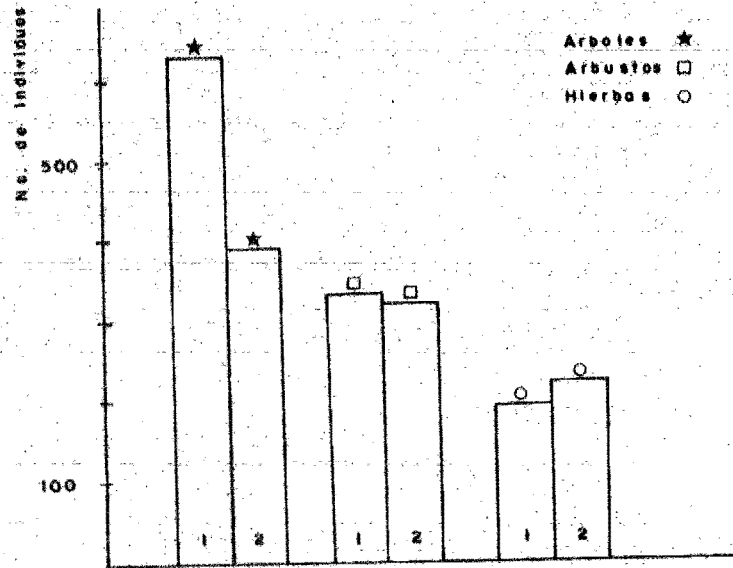


Figura 5 Comparacion mediante la prueba de X^2 de los tres grupos de formas de crecimiento pertenecientes a las dos colectas realizadas. Los números de las columnas indican el sitio de colecta.

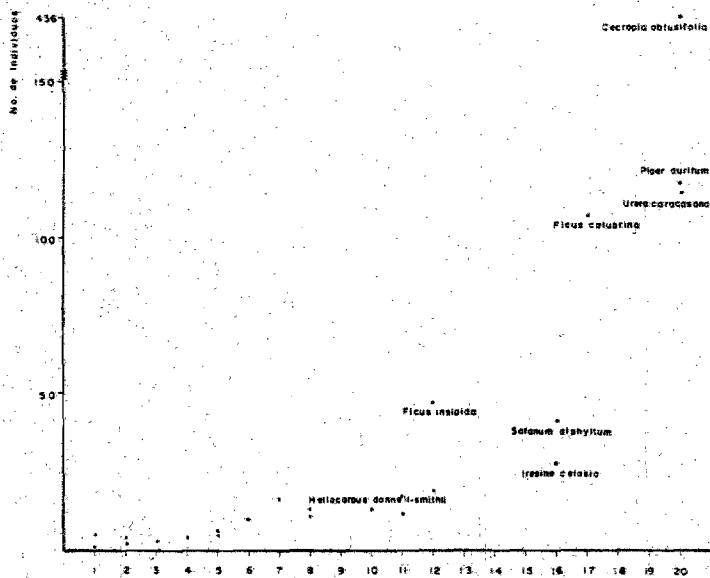


Figura 6. Relacion frecuencia-abundancia de las especies registradas en la colecta 1 (Septiembre de 1962). Los puntos indican grupos de varias especies. Las especies de mayor frecuencia-abundancia estan indicadas con su nombre.

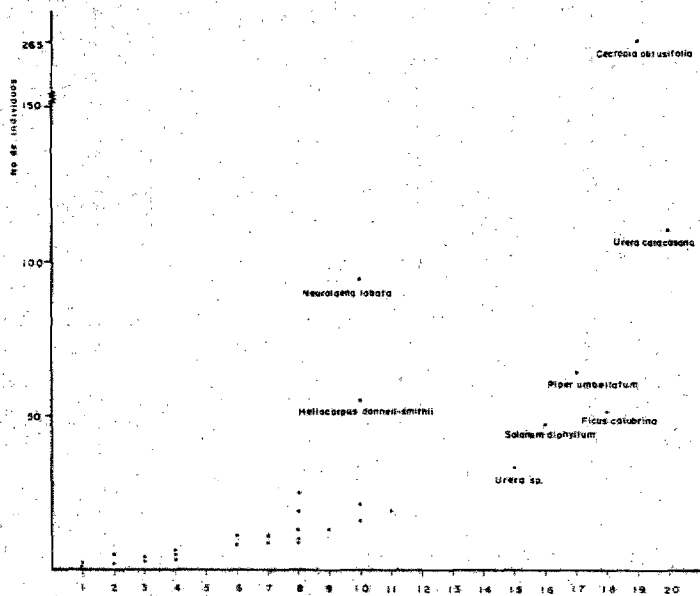


Figura 7. Relacion frecuencia-abundancia de las especies registradas en la colecta 2 (Mayo de 1963). Los puntos indican grupos de varias especies. Las especies de mayor frecuencia-abundancia están indicadas con su nombre.

en las dos colectas. Sin embargo, en la primera representó casi el 45% del total de individuos con 436, mientras que en la segunda declinó a sólo un poco más del 20% con 265 individuos, lo cual está dado en parte porque en la segunda época aparecieron un mayor número de especies, pero también como se puede apreciar el número absoluto de individuos de esta especie disminuyó.

Entre las especies cuya contribución siguió a la anterior, en la colecta 1, se distingue muy claramente a tres que juntas representaron el 30%; éstas son Piper auritum con 117 individuos, Urera caracasana con 114 y Ficus insipida con 107, todas éstas de clara sucesión secundaria. En la segunda colecta nuevamente a Urera caracasana con 109 individuos junto a Neurolaena lobata con 92 sumando porcentajes menores al 10%, en tanto que Ficus colubrina con 51 individuos disminuyó notablemente y Piper auritum ya no apareció.

Existen algunas otras especies importantes por su carácter de secundarias o pioneras que forman parte del banco pero en bajas proporciones por ejemplo, en la colecta 1 a Heliocarpus aff. donnell-smithii tuvo 23 individuos apareciendo entre las especies con porcentajes menores al 3% y con baja frecuencia; esta misma en la época 2 con 55 individuos representó el 6% y aunque aumentó en números absolutos, siguió con una frecuencia baja.

Otra de las especies importantes fue Piper umbellatum que mostró baja frecuencia, con pocos individuos en la primera colecta, aumentando en la segunda, (11 y 64 respectivamente).

Es importante observar que la densidad de semillas de cada especie se modificó según la época del año. Las figuras 8 y 9 muestran la densidad para algunas especies, por ejemplo: Cecropia obtusifolia, Ficus colubrina y Ficus insipida presentaron su mayor densidad en la primera colecta, otras como Heliocarpus aff. donnell-smithii y Neurolaena lobata tuvieron su mayor densidad en la segunda colecta, mientras que especies como Urera caracasana y Millieria quinqueliflora mantuvieron la misma densidad en ambas colectas.

Para muchas de las especies, aquellas entre las que se contaban mayor cantidad de individuos, se realizó un análisis del patrón de distribución espacial utilizando la prueba de la razón varianza/media (Ravinovich, 1982).

Se encontró que pocas especies tienen un patrón de distribución de tipo agregado, variando el índice para cada una de ellas y entre sí en las colectas (Tabla 3). Para la mayoría de las especies el patrón cambió, según la época de colecta, entre aleatorio y agregado.

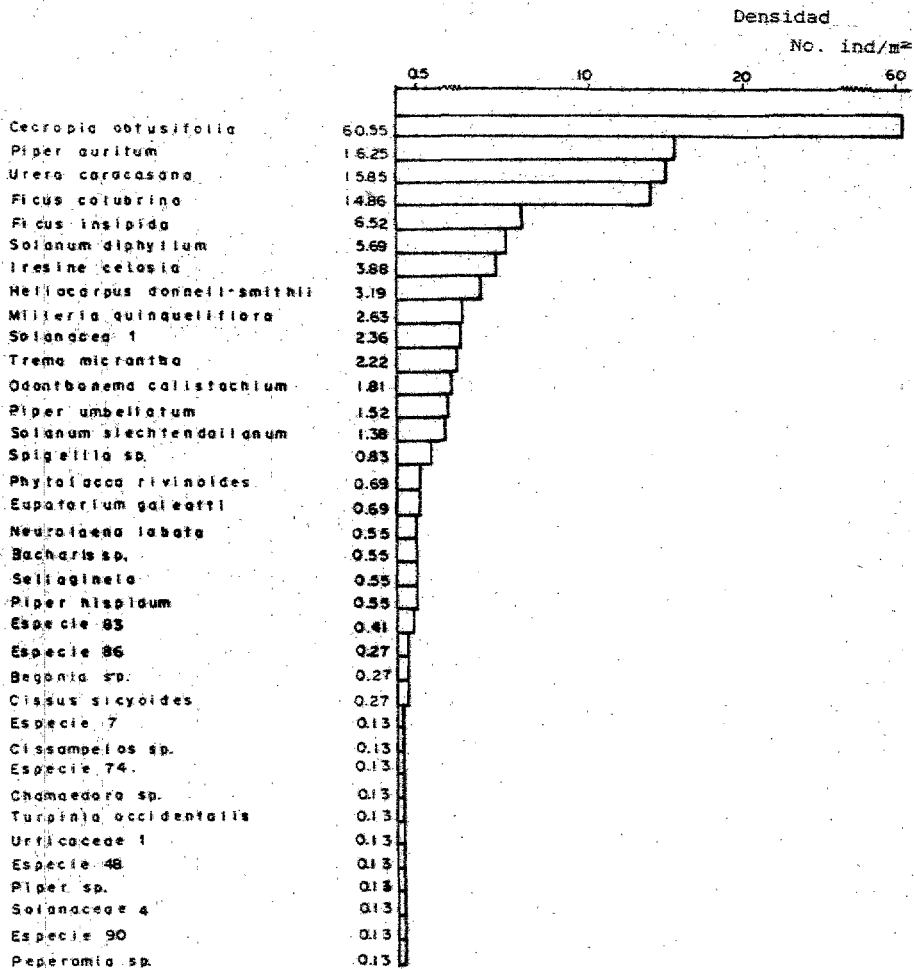


Figura 8 Densidad de semillas germinadas por especie en la colecta 1

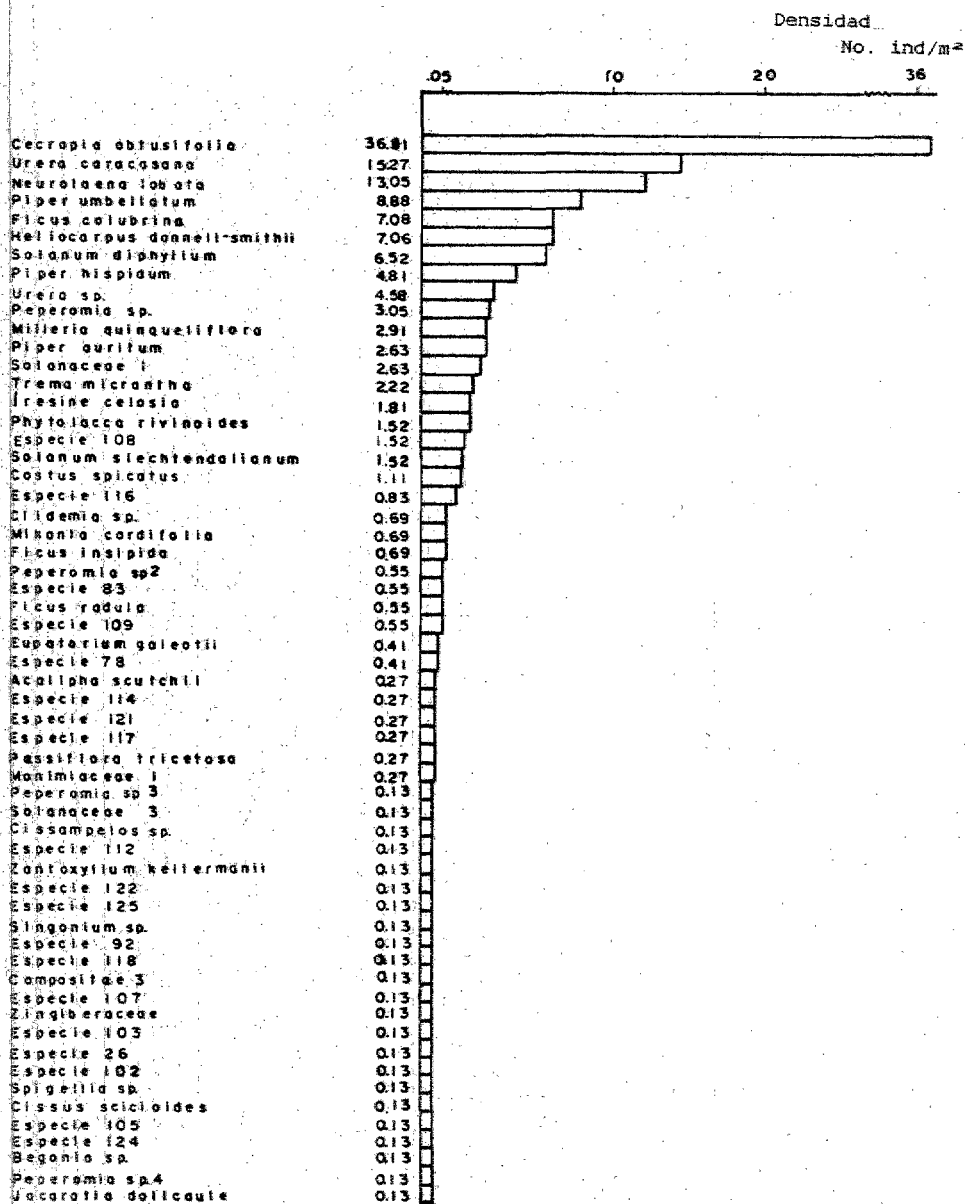


Figura 9. Densidad de semillas germinadas por especie en la colecta 2

Tabla (3) Arreglo espacial que presentaron las especies más abundantes, según la prueba de la razón varianza/media

ESPECIE	ARREGLO ESPACIAL (indice)		TIPO DE DISPERSION
	1a Colecta	2a colecta	
Cecropia obtusifolia	agregada * 9.92	agregada 5.93	zoocora
Ficus colubrina	agregada 2.90	agregada 2.60	anemocora
Heliocarpus aff. donnell-smithii	agregada 2.30	agregada 3.40	anemocora
Peperomia sp.1	--	agregada 3.04	--
Piper umbellatum	--	agregada 2.36	zoocora
Urera caracasa	aleatoria * 1.40	agregada 2.30	zoocora
Solanum diphyllum	aleatoria 1.26	agregada 2.40	zoocora
Piper auritum	agregada 2.80	aleatoria 1.09	zoocora
Ficus insipida	agregada 4.64	aleatoria 1.12	--
Milleria quinqueliflora	aleatoria 0.98	agregada 2.03	anemocora
Neurolaena lobata	aleatoria 1.30	agregada 39.36	--
Urera sp.	--	aleatoria 0.98	--

* arreglo aleatorio .1872 <[v/m]> 1.8128

* arreglo agregado 1.8128 <[v/m]>

4.2) COMPARACIONES ESPACIALES.

Aquí se presentan en forma separada el análisis de los datos obtenidos en los niveles: sitio, zona y cuadro para cada una de las colectas (Figura 3b).

Como base del análisis de sitio y zona se utilizaron los datos del nivel cuadro y para las comparaciones de los cuadros se utilizaron como base los obtenidos por subcuadro.

4.2.1) SITIO:

Se utilizó la prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov de idéntica manera como se usó en las comparaciones temporales determinándose el KD con un nivel de significancia (α) de 0.05.

Así se determinó en todas las comparaciones un KD = 3 ($N = 10$), cuando KD esperada igual a 7, por lo que las diferencias no fueron significativas ni en cuanto al número de individuos ni al de especies.

Utilizando el índice de similitud de Jaccard se compararon los sitios de cada colecta por separado, obteniendo en la primera un índice del 59 % y para la segunda de 49 % (Figura 4x); indicando con ello una mayor afinidad florística en la primera colecta.

Los resultados obtenidos con la prueba de χ^2 de la comparación de sitios para ambas colectas se observan en la figura 10, destacando el hecho de que los sitios en la primera época fueron significativamente diferentes, atribuible principalmente al número de árboles que en el sitio 1 es más numeroso que en el 2.

Se apreció en general una diferencia entre los grupos, las herbáceas por ejemplo se encontraron poco representadas con respecto a los árboles siguiendo así la misma relación dada entre grupos ya descrita para las comparaciones temporales:

árboles > arbustos > hierbas.

En la segunda colecta los mismos sitios y los grupos no parecieron tener diferencias significativas entre sí; sin embargo, con respecto a la anterior se puede verificar que el grupo de árboles del sitio 1 disminuyó notablemente, el grupo de arbustos disminuyó en ambas zonas aunque no muy notoriamente y el grupo de herbáceas aumentó en ambos sitios, pero en el 2 de manera considerable.

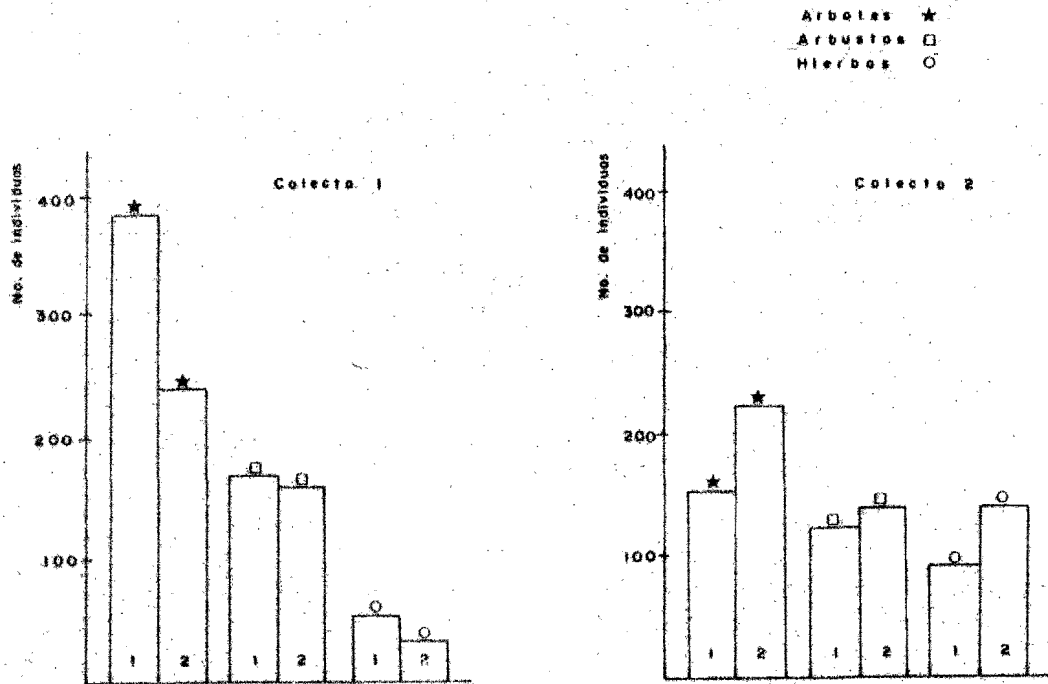
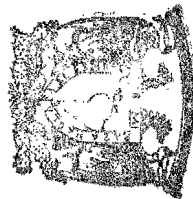


Figura 10 Comparación mediante formas de crecimiento de los sitios 1 y 2 de ambas colectas. El número en las barras indica el sitio al que pertenecen.



4.2.2) ZONA:

Las zonas se compararon mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis que permite comparar varias muestras pequeñas y decidir si pertenecen o no a la misma población.

Se analizaron por separado el número de individuos y el de especies de las zonas correspondientes a una y otra colecta, obteniéndose en cada comparación un valor de H con significancia de 0.05.

La única comparación significativa con respecto a las zonas, fue aquella entre los individuos de la segunda colecta donde se obtuvo $H = 12.3$; las demás comparaciones tuvieron un valor de $H = 5.9$, para un valor esperado de $H = 7.8$.

Con el índice de similitud de Jaccard las zonas también fueron cotejadas en cada colecta por separado (Figura 4y1, 4y2) y se pudieron apreciar algunos datos interesantes como lo es en la primera colecta en donde los índices se encontraron sobre el 50% y las zonas 1 con 4 (71%) y 3 con 4 (61.2%) tienen los índices más altos, mostrando con ello mayor afinidad florística entre las zonas más alejadas (Figura 4y1, Z2a con Z4a y Z1a con Z4a) aun cuando la afinidad de zonas cercanas fue muy fuerte.

En la segunda colecta el mayor índice llegó apenas al 53% siendo las zonas cercanas las más similares, aunque en esta ocasión uno de los índices mayores al 30% lo tuvieron las zonas 2 con 4 (Figura 4y2, Z2b con Z4b) las cuales se encuentran en distintos sitios.

Es interesante observar como mientras las zonas del sitio 1 (Z1 y Z2) se mantuvieron en un porcentaje de afinidad muy semejante en ambas colectas, las zonas del sitio 2 (Z3 y Z4) variaron.

Por otra parte es importante señalar que en la primera colecta donde la afinidad florística fue más marcada, la fluctuación entre los valores comparativos fue mayor (50 a 71%) a los obtenidos en la segunda colecta en donde la afinidad florística resultó menor (39 a 53%).

Al utilizar la prueba de χ^2 para las zonas, estas se compararon de dos maneras: primero las cuatro zonas en conjunto para cada colecta y posteriormente combinando por pares.

Las zonas fueron significativamente diferentes en la primera comparación (Figuras 11 y 12).

En la primera colecta (Figura 12) el grupo de árboles es el que presentó mayor cantidad de individuos y de las herbáceas el menor, quedando nuevamente intermedio el de arbustos, no obstante al interior de cada grupo parece no haber grandes diferencias exceptuando la zona 2 en el primer grupo.

Para la colecta dos (Figura 12) varían considerablemente los resultados, en los que se apreciaron diferencias entre los grupos y a su vez al interior de cada uno de ellos.

Para entender en donde se encontraban las diferencias reales se realizaron comparaciones de las zonas por pares, es decir comparando todas las zonas entre sí de cada colecta por separado.

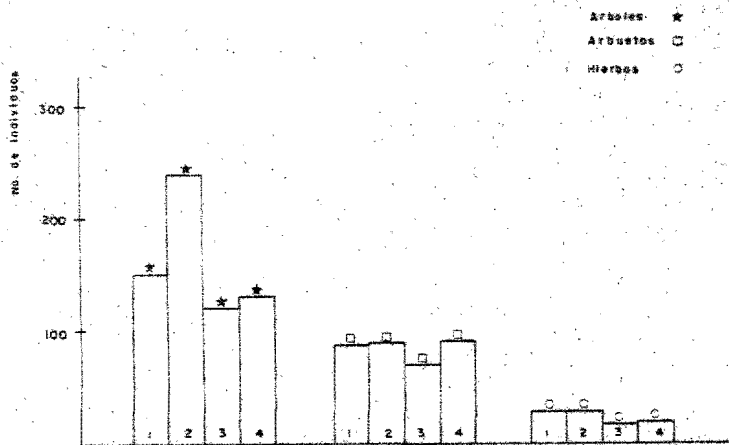


Figura 11. Comparacion por formas de crecimiento mediante la prueba de χ^2 , de las cuatro zonas de la colecta 1. El número en las barras indica la zona a que pertenecen.

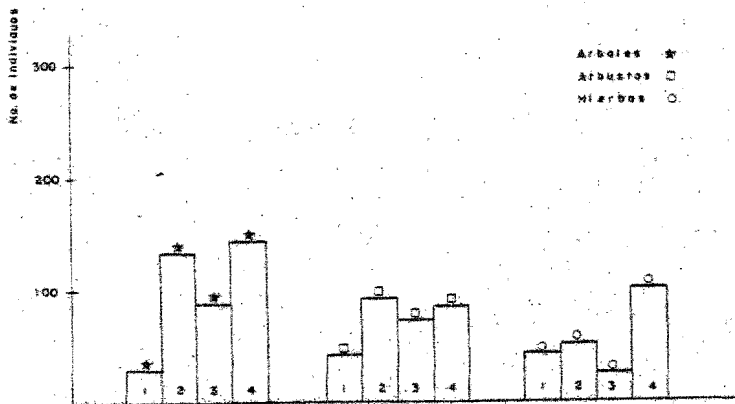


Figura 12. Comparacion por formas de crecimiento mediante la prueba de χ^2 , de las cuatro zonas de la colecta 2. El número en las barras indica la zona a que pertenecen.

De las seis comparaciones realizadas para la primera colecta (Figura 13) tres de ellas (a, d, e) presentaron diferencias significativas y las restantes (b, c, f) no, y es interesante señalar que en las tres primeras participa la zona 2 cuyo grupo de árboles fue el más numeroso. En general se puede decir que el grupo de herbáceas en todas las zonas fue el menor, en tanto que el grupo de árboles resultó ser el mayor e intermedio a estos nuevamente se encuentra el grupo de arbustos.

De las seis comparaciones realizadas para la segunda colecta (Figura 14) cinco de ellas (a, b, c, e, f) fueron significativamente diferentes y sólo una (d) no, aquella en la que participan las zonas 2 y 3 que se localizan en sitios distantes.

Estos resultados contrastan notablemente con el obtenido a nivel de sitio para esta misma colecta en donde no había diferencias significativas.

Aquí se pudo observar que las zonas 2 y 3 siguieron el orden entre grupos expuesto anteriormente (árboles > arbustos > hierbas). En la zona 1 se observó que el grupo de árboles fue menor al grupo de arbustos y este a su vez al de hierbas. En la zona 4 se observó una fuerte diferencia en el grupo de hierbas que es el más numeroso; las zonas 2 y 4 muestran un grupo de árboles bien representado.

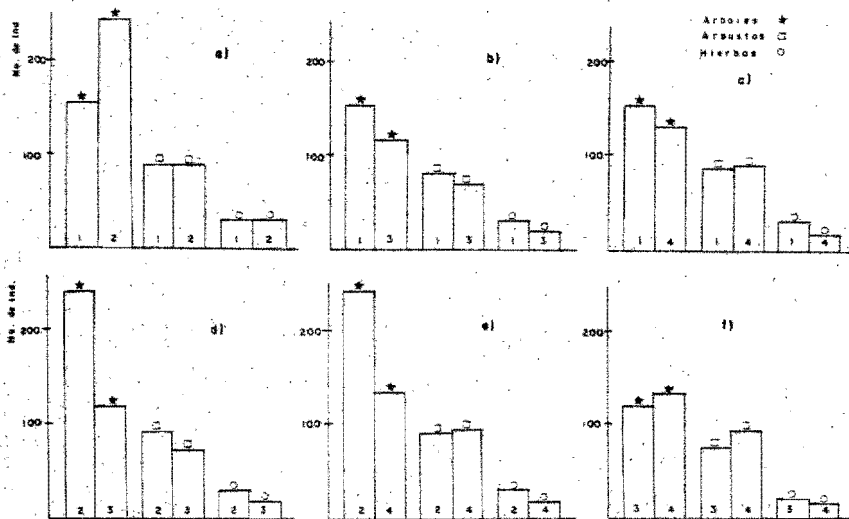


Figura 13. Comparación por formas de crecimiento mediante la prueba de X², de las cuatro zonas por separado, de la colecta 1. El número en las barras indica la zona a que pertenecen.

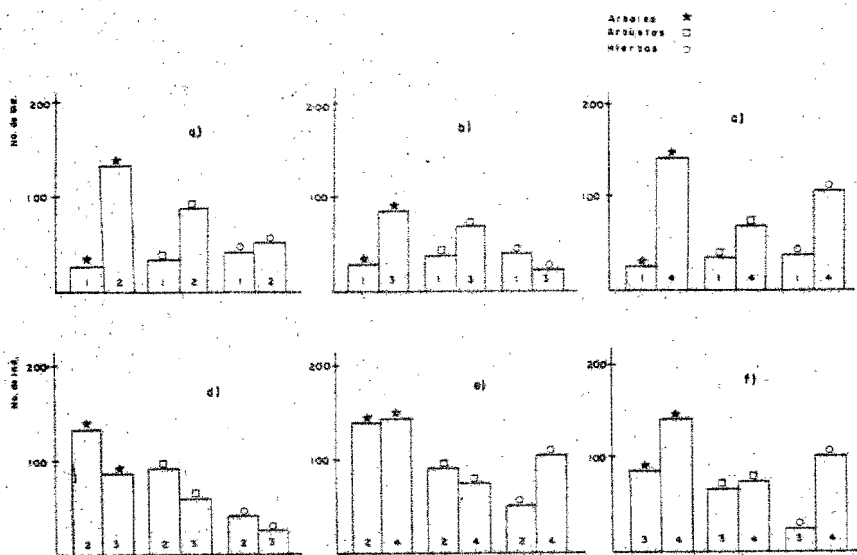


Figura 14. Comparación por formas de crecimiento mediante la prueba de X², de las cuatro zonas por separado, de la colecta 2. El número en las barras indica la zona a que pertenecen.

4.2.3) CUADRO

Las comparaciones entre cuadros, no se realizaron con todos entre sí, sino sólo con aquellos pertenecientes a una misma zona. Con la prueba estadística no paramétrica de Kruskal-Wallis se obtuvieron diferentes valores de significancia.

En este nivel de comparación, para una $(\alpha) = .05$ el valor esperado era $H = 9.5$.

En relación al número de individuos, en la colecta 1 los cuadros pertenecientes a la zona 1 presentaron diferencias significativas $H \geq 11.5$ en tanto que para las demás zonas el valor fue de $H < 8.1$. En la colecta 2 los cuadros de las zonas 2 y 4 presentaron diferencias significativas con valores de $H = 15.7$ y $H = 12.5$ respectivamente. Los cuadros que mayor influencia tuvieron en esta diferencia fueron el 10 en la colecta 1 y el 20 en la colecta 2, pertenecientes a las zonas 2 y 4 respectivamente, ya que presentaron una gran cantidad de individuos con respecto a los demás cuadros de la misma colecta. Ahora bien, con respecto al número de especies, registraron diferencias significativas los cuadros de la zona 3, colecta 1 ($H \geq 14.6$) y los cuadros de la zona 4, colecta 2 ($H \geq 11.07$).

El índice de similitud aplicado al nivel cuadro, nunca sobrepasó al 30%. Este índice se aplicó también solamente entre los cuadros de una misma zona y sólo con algunos se realizaron comparaciones de prueba. En dichas comparaciones de prueba se pudo observar que había una alta similitud entre cuadros pertenecientes a diferentes zonas, en ocasiones mayor aún que entre los cuadros de una misma zona.

La distribución de las especies, dada en este caso por la frecuencia (presencia-ausencia), es más fácilmente distinguible en las figuras 15 y 16 en las cuales se muestra el surgimiento de las especies en los cuadros.

Especies como Cecropia obtusifolia, Urera caracasana y Piper auritum se encontraron en el 100% de los cuadros; otras como Ficus colubrina, Piper umbellatum, Solanum diphyllum e Iresine celosia entre el 80 y 95% de los cuadros. Se puede apreciar que también hay especies localizadas solamente en ciertas zonas o cuadros y por ello con una frecuencia muy baja.

Como estas especies se consideraron raras por su bajo número de individuos y su baja frecuencia, fue imposible definir para ellas algún tipo de distribución.

En estas mismas figuras es fácil percibir la diferencia que hay en el número de especies entre una colecta y la otra.

Hubo algunas especies que presentaron agregados de individuos, apreciable solo en la tabla de datos originales (Apendice 2); tal es el caso de Urera caracasana y Cecropia obtusifolia cuya distribución en algunos sitios se presentó de forma agregada.

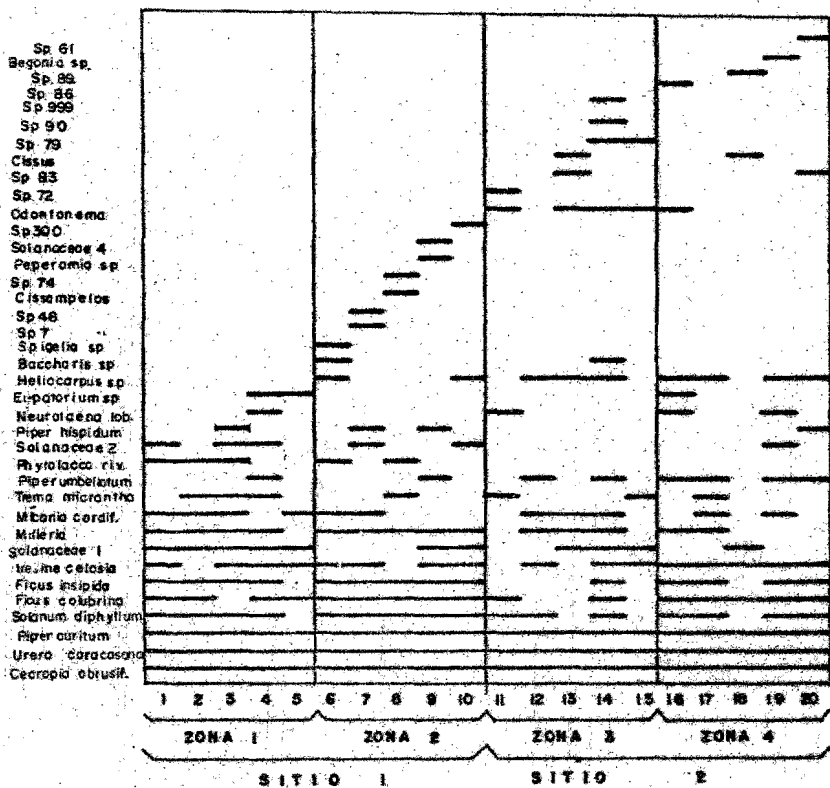


Figura 15. Distribución de las especies de la colecta 1. Las líneas indican la presencia de las especies en los cuadros.

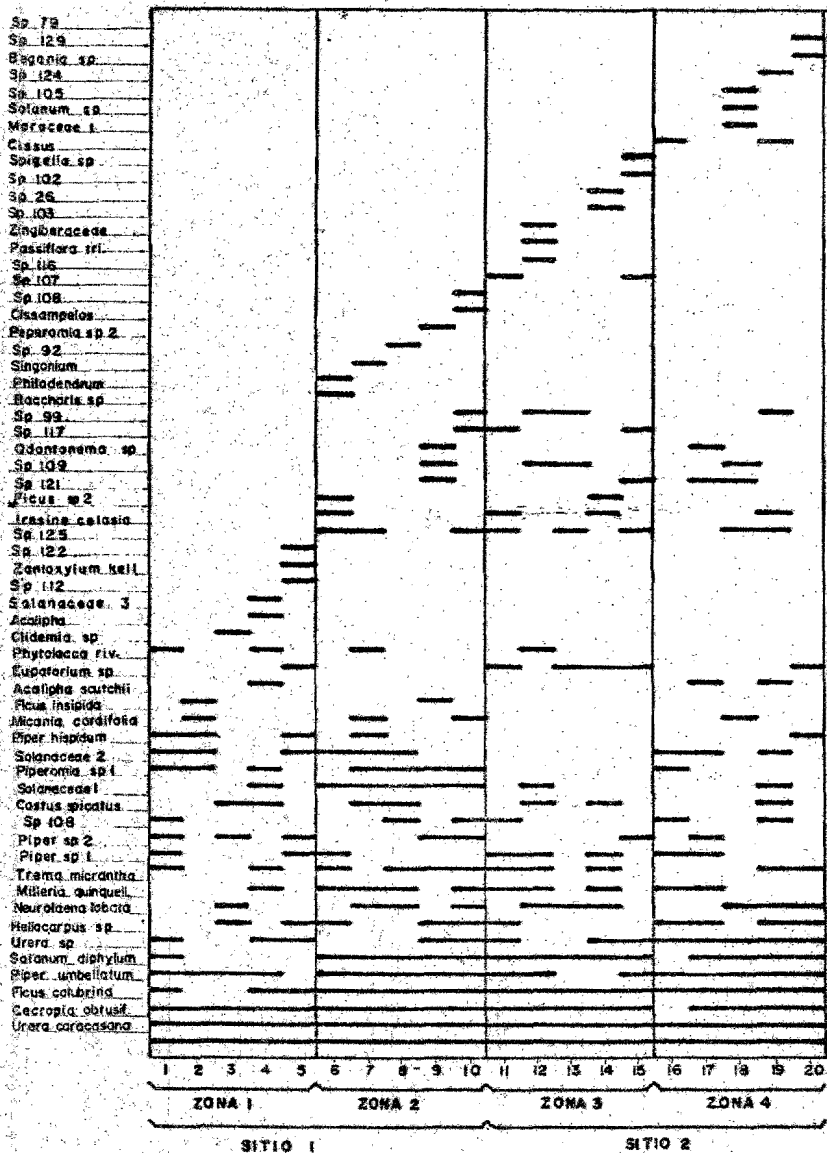


Figura 16 Distribución de las especies de la colecta 2. Las líneas indican la presencia de las especies en los cuadros.

4.3) DIVERSIDAD.

Se aplicó el índice de Shannon y Wiener $H = (\sum p_i) (\ln p_i)$ (Krebs, 1978) para obtener información sobre la diversidad registrada a nivel de cuadro y de zona para cada sitio, y en cada una de las colectas. Las tablas 4 y 5 muestran los resultados de la aplicación del índice.

Los cuadros presentaron índices que variaron entre sí al interior de cada zona, y en ocasiones éstas variaciones fueron sustancialmente distintas, por ejemplo: en la colecta 1, en el sitio 2, los cuadros del 11 al 15 de la zona 3 contienen variaciones extremas que van de 1.7 a 3.3, mientras tanto en la colecta y sitio 2, pero de la zona 4, las variaciones van de 1.7 a 3.7.

No ocurrió así para algunas otras zonas, en las que aunque la diversidad se mantuvo alta, todos los cuadros presentaron índices muy semejantes; éste fue el caso de la zona 2 (colecta 1, cuadros 6 a 10) cuyos valores fluctuaron entre 2.0 y 2.9.

Observando los índices de diversidad (H) para las zonas, se puede apreciar que en general, en la colecta 2 estos índices resultaron más altos.

Los índices de equitabilidad (E) que mide la igualdad en la representatividad de la especie fueron en su mayoría, muy cercanos a 1, con las siguientes excepciones: cuadros 7 y 12, zonas 3 y 4 de la colecta 1 y cuadro 20, zona 4, colecta 2. Para este índice, también las mayores cifras se localizaron entre los cuadros de la colecta 2.

El promedio de diversidad de los cuadros, es menor siempre al índice de diversidad de la zona a la que pertenecen; sin embargo son índices que no se encuentran demasiado alejados.

La zona 1 de la colecta 2 presenta el más alto índice de diversidad (4.162) y también el mayor índice de equitabilidad (0.84); este índice mide la igualdad en la representación de las especies ($E_{max} = 1.0$). Las zonas 2 y 3 de la primera colecta tienen los índices más bajos $H = 2.327$ y 2.811 y $E = .59$ y $.63$ respectivamente, en general la colecta 1 presenta en promedio valores más bajos de diversidad y de equitabilidad, tanto para zonas como para cuadros, en comparación con la colecta 2.

Tabla 4 Diversidad registrada en los niveles cuadro y zona en la colecta 1. [N = No. de individuos S = No. de especies; H = índice de diversidad de Shannon y Wiener $H = -(\sum p_i) (\ln p_i)$; Hm = diversidad esperada ($\log_2 S$); E = índice de equitabilidad; prom = promedio].

	N	S	H	Hm	E
Sitio 1					
Z1	263	22	3.133	4.45	0.70
C1	41	14	3.703	3.80	0.81
C2	38	12	3.103	3.58	0.86
C3	47	16	3.352	3.09	0.84
C4	109	14	2.635	3.80	0.69
C5	28	8	2.485	3.00	0.82
Prom	52.6	12.8	2.935	3.63	0.80
Z2	353	27	2.827	4.75	0.59
C6	85	14	2.311	3.80	0.60
C7	76	14	2.078	3.80	0.54
C8	48	12	2.891	3.58	0.80
C9	54	13	2.949	3.70	0.79
C10	90	13	2.690	3.70	0.72
Prom	70.6	13.2	2.573	3.71	0.69
Sitio 2					
Z3	209	23	2.811	4.45	0.63
C11	39	10	2.671	3.32	0.80
C12	67	09	1.785	3.16	0.56
C13	24	09	2.461	3.16	0.77
C14	50	18	3.398	4.16	0.81
C15	29	09	2.247	3.16	0.71
Prom	41.8	11.1	2.512	3.39	0.73
Z4	242	25	3.452	4.70	0.73
C16	34	13	3.093	3.70	0.83
C17	53	14	3.204	3.80	0.84
C18	34	08	2.551	3.00	0.85
C19	53	15	3.448	3.90	0.88
C20	68	13	2.897	3.7	0.78
Prom	48.4	12.6	3.038	3.62	0.83

Tabla 5 Diversidad registrada en los niveles cuadro y zona de la segunda colecta. [N = No. de individuos S = No. de especies; H = índice de diversidad de Shannon y Wiener $H = -(\sum p_i) (\ln p_i)$; Hm = diversidad esperada ($\log_2 S$); E = índice de equitabilidad].

	N	S	H	Hm	E
Sitio 1					
Z1	114	30	4.162	4.90	0.84
C1	24	14	3.662	3.80	0.96
C2	17	9	2.931	3.16	0.92
C3	21	9	2.867	3.16	0.91
C4	34	14	3.341	3.80	0.87
C5	18	10	3.302	3.45	0.95
Prom	22.8	11.2	3.221	3.47	0.92
Z2	305	36	3.711	5.12	0.72
C6	56	15	2.874	3.90	0.73
C7	52	17	3.499	4.16	0.84
C8	50	14	3.175	3.80	0.83
C9	59	21	3.104	4.16	0.74
C10	88	18	3.487	4.39	0.79
Prom	61.1	17	3.227	4.08	0.78
Sitio 2					
Z3	217	31	3.577	4.95	0.72
C11	52	17	3.325	4.08	0.81
C12	58	19	3.224	4.24	0.76
C13	18	08	2.499	3.00	0.83
C14	44	18	3.436	4.16	0.82
C15	45	13	3.356	3.70	0.90
Prom	43.4	15.1	3.169	4.62	0.82
Z4	339	34	3.310	5.08	0.65
C16	45	12	2.826	3.45	0.81
C17	57	14	3.215	3.99	0.80
C18	64	15	3.226	3.99	0.80
C19	71	20	3.711	4.32	0.85
C20	102	13	1.786	3.58	0.49
Prom	67.8	14.8	2.952	3.86	0.75

4.4) GERMINACION

Las tablas 6 y 7 indican la aparición de las especies según transcurria el tiempo de estancia en las cámaras.

Por lo general las especies que germinaron en un corto lapso presentaron entre 1 y 5 individuos en total, y en su mayoría no pudieron ser identificadas, por lo que dadas sus características antes mencionadas se las catalogó como invasoras o no asociadas a claros. Estas comenzaron a germinar a partir de los sesenta días pero su presencia no fue de gran importancia.

En algunas especies la germinación se observó también en un corto lapso como Solanum diphyllum, Trema micrantha, Phytolacca rivinoides y Urera caracasana entre otras, pero en éstas a diferencia de las anteriores su germinación fue explosiva, es decir con una gran cantidad de individuos.

Tanto para éstas como para aquellas cuya germinación se registró durante un largo periodo, se elaboraron las figuras 17 y 18 en las que se puede apreciar el porcentaje y tiempo de germinación de cada una de ellas.

Entre los primeros 30 y 60 días se presentó en la mayoría de las especies el porcentaje más alto de germinación. Sin embargo, sólo algunas parecen haber agotado su potencial en ese lapso, por ejemplo: Trema micrantha, Phytolacca rivinoides, Iresine celosia y Solanaceae 1, cuyo comportamiento además fue similar en ambas colectas.

Otras especies, aunque tuvieron una primera explosión en la germinación siguieron germinando a lo largo de varios meses aunque con bajos porcentajes. Este fue el caso de Solanum diphyllum, Cecropia obtusifolia, Milleria quinqueliflora, Heliocarpus aff. Donnell-smithii, Urera caracasana, Neurolaena lobata, Ficus insipida y Solanum slechtendallianum la mayoría con un comportamiento similar en las dos colectas.

Neurolaena lobata germinó en la primera colecta hasta el cuarto mes en tanto que en la segunda germinó desde el primero, Solanum diphyllum y Urera caracasana presentaron una primera explosión germinativa en ambas colectas pero su posterior comportamiento varió. Ambas germinaron en la colecta 1 durante y solamente los primeros 30 días, mientras que en la colecta 2 lo hicieron posteriormente de manera continua.

Hubo algunas otras especies que no presentaron esta llamada "explosión germinativa" y se mantuvieron en un relativamente constante ritmo de germinación, como ejemplo están Mikania cordifolia, Urera sp., Ficus colubrina y Odonthosema callistachium.

Tabla 6. Secuencia de aparición de las especies de la colecta 1, durante los días de exposición en las cámaras de germinación. Con un asterisco se señalan los días a los que cada especie presentó germinación.

Días	30	60	90	120	150	180
Especie						
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	*				*	
<i>Cecropia obtusifolia</i>	*		*	*		*
<i>Piper auritum</i>	*		*	*	*	
<i>Solanum diphyllum</i>	*		*	*	*	
<i>Trema micrantha</i>	*					
<i>Phytolacca rivinoides</i>	*					
<i>Cissus sicyoides</i>	*					
<i>Cissampelos</i> sp.	*					
Especie 74	*					
<i>Piper</i> sp.	*					
Solanaceae 1	*	*				
<i>Iresine celosia</i>	*		*			
<i>Bacharis</i> sp.	*			*		
<i>Solanum</i> cf. <i>slechtendallianum</i>	*	*	*			
<i>Milleria quinqueflora</i>	*	*	*			
<i>Eupatorium galeottii</i>	*	*	*			
<i>Costus spicatus</i>	*		*	*		
<i>Mikania cordifolia</i>	*	*	*		*	
<i>Urera caracasana</i>	*		*		*	*
<i>Ficus insipida</i>	*		*		*	*
<i>Odonthonema</i> cf. <i>calistachium</i>	*	*	*	*	*	*
<i>Ficus colubrina</i>	*	*	*	*	*	*
<i>Piper umbellatum</i>	*	*	*	*	*	*
Especie 83		*	*			
Especie 86			*			
Urticaceae 1			*			
<i>Neurolaena lobata</i>			*	*		
<i>Spigelia</i> sp.			*	*	*	
<i>Clidemia</i> sp.				*		
Especie 90					*	
<i>Piper hispidum</i>					*	
<i>Peperomia</i> sp.						*
Especie 48						*

Tabla 7 Secuencia de aparición de las especies de la colecta 2, durante los días de exposición en las cámaras de germinación.

Días	30	60	90	150	180	210	240
Especie							
Cissus sicyoides	*						
Especie 92	*						
Passiflora trisetosa	*	*					
Solanaceae 1	*		*				
Cissampelos sp	*		*				
Trema micrantha	*		*				
Phytolacca rivinoides	*		*				
Especie 114	*		*				
Iresine celosia	*	*					*
Solanum cf. schlechtendalianum	*	*	*				
Mikania cordifolia	*	*	*	*			
Solanum diphyllum	*	*	*	*			
Piper auritum	*	*	*		*		
Costus spicatus	*	*	*			*	
Cecropia obtusifolia	*	*	*	*			
Milleria quinqueliflora	*	*	*		*	*	
Heliocarpus donnell-smithii	*	*	*			*	*
Neurolaena lobata	*	*	*	*	*	*	
Piper umbellatum	*	*	*	*	*	*	*
Urera caracasana	*	*	*	*		*	*
Urera sp.	*	*	*	*		*	*
Ficus colubrina	*	*	*	*	*	*	*
Spigelia sp.		*					
Compositae 3		*					
Especie 107		*					
Begonia sp.		*					
Zingiberaceae 1		*					
Especie 103		*					
Eupatorium cf. galeottii		*	*				
Ficus cf. radula		*	*				
Mollinedia cf. viridiflora		*			*		
Peperomia 2		*				*	
Odontonema cf. calistachium		*	*			*	
Clidemia sp.		*	*			*	
Especie 108		*	*		*	*	
Peperomia 1		*	*		*	*	

Tabla 7 Continuacion.

Zanthoxylum kellermanii				*
Especie 122				*
Acalypha scutchii				*
Jacaratiadolicaule	*			
Solanaceae 3				* *
Especie 112				*
Especie 105				* *
Especie 26				*
Especie 102				*
Especie 109				*
Singonium sp.				* *
Especie 118				* *
Especie 121				* *
Especie 116				* *
Sellaginela				* *
Especie 125				* *
Especie 117				* *
Peperomia 4				* *
Peperomia 3				* *

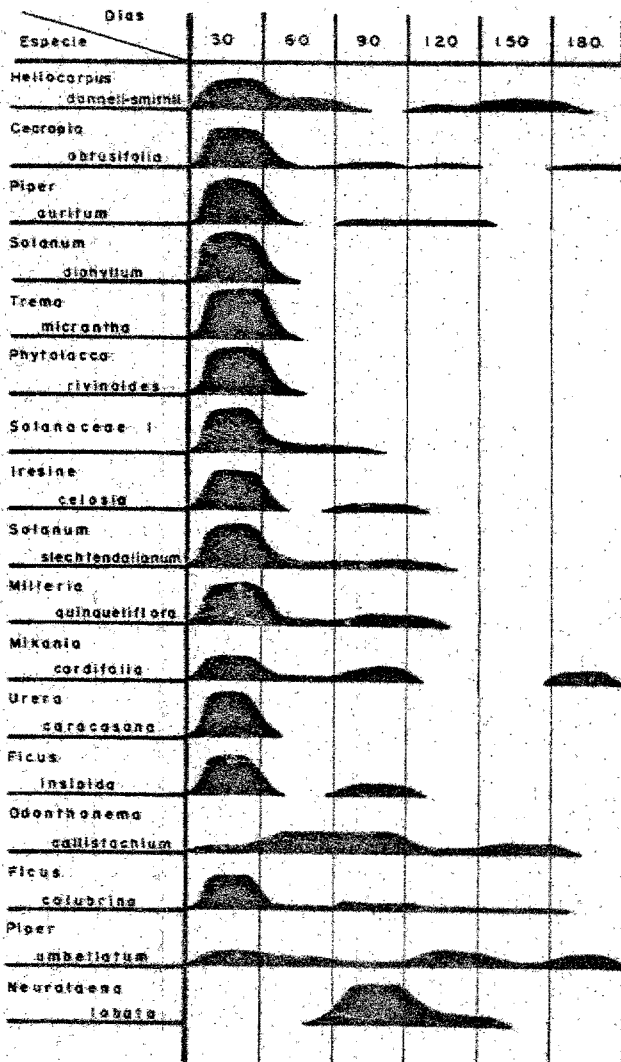


Figura 17 Comportamiento germinativo de las especies más abundantes en la colecta 1.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGÍA

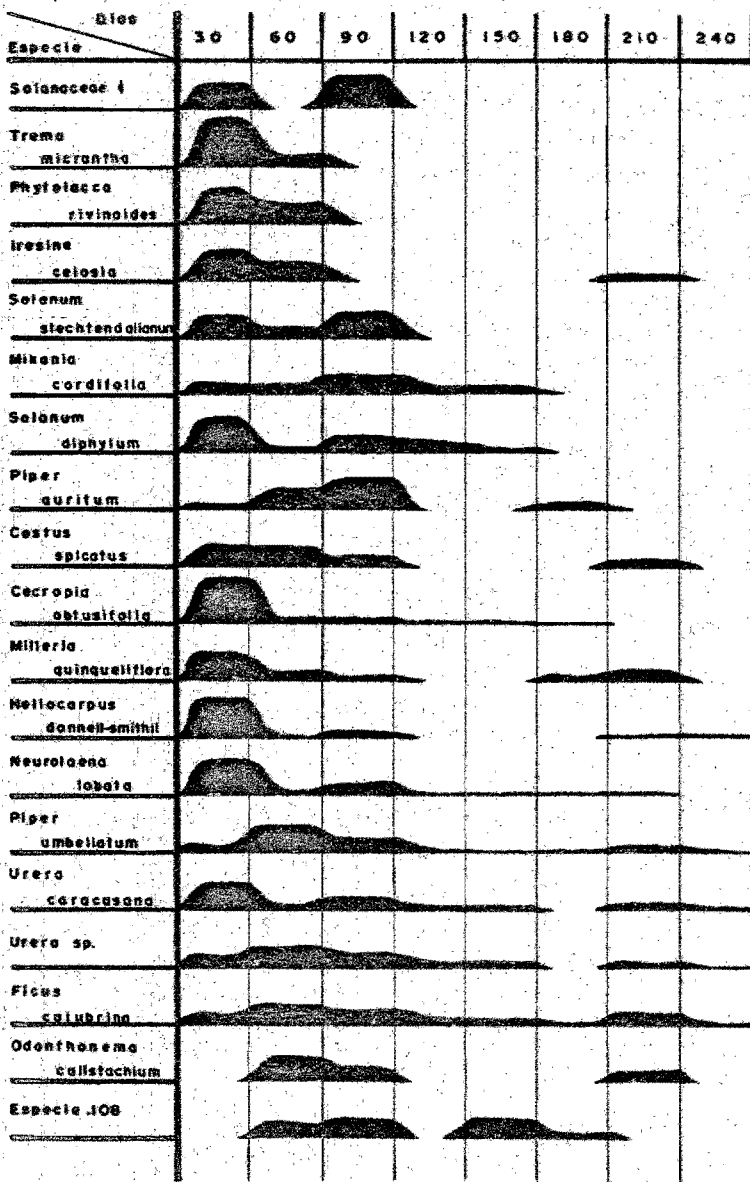


Figura 18. Comportamiento germinativo de las especies más abundantes en la colecta 2.

5) DISCUSION Y CONCLUSIONES

Un aspecto que debe tenerse siempre presente, es la alta heterogeneidad ambiental como resultado de la dinámica de la comunidad en la que se realizó este estudio, que influencia de una u otra manera a las especies, y por tanto la trayectoria de la regeneración.

El número absoluto de individuos registrados 1067 y 986, y su densidad promedio de 148.2 y 135.6 ind/m² en cada colecta respectivamente, contrasta de manera notable con la información vertida por Salmerón (1984) para la misma región y quien encontró una mayor cantidad de individuos (3060) por tanto con una alta densidad promedio, 572 ind/m².

Sin embargo, comparando también con algunos otros estudios realizados en vegetación primaria de zonas tropicales se puede apreciar que las densidades aquí mencionadas aunque bajas, se encuentran dentro del amplio rango ya registrado.

Keay (1960) en Nigeria, Bell (1970) en Puerto Rico, Guevara y Gómez-Pompa (1979) y Guevara (1986) en México, Hopkins (1983) en Australia, determinaron densidades que van de los 129 a los 860 ind/m² (Tabla 8).

Estas variaciones parecen deberse a diversas causas, ya sea de la región en que halla sido realizado el estudio, del tipo de suelo (Hopkins, 1983), o bien del grado de aislamiento de la comunidad (Guevara, 1986).

En zonas en donde la vegetación primaria ha sido sustituida ya sea por cultivos o por pastizales, el rango de densidad fue más elevado, desde aproximadamente 180 hasta 12.960 ind/m², tabla (8).

Con relación al número de especies que germinaron, es de notarse que la cifra total de 70 especies es superior al encontrado en los estudios anteriormente realizados bajo dosel (Keay 1960 (42), Guevara y Gomez-Pompa, 1979 (13, 26), Liew 1973 (31)) y aún en zonas abiertas (Miege, 1963 (45), Kellam 1974 y 1978 (54, 33)) no siendo así si se analiza el contenido de especies en cada colecta por separado, los cuales fueron 33 y 57 respectivamente (Tabla 8). Los resultados de tales estudios parecen indicar que cuanto más perturbado o abierto se encontrase un lugar mayor cantidad de especies se deberían hallar.

A pesar de que para la realización de este trabajo las muestras se obtuvieron de suelos cubiertos por el dosel de la vegetación primaria, el contenido total de especies rebasa aquellos resultados.

Posiblemente las áreas aledañas a la vegetación primaria, las cuales se encuentran fuertemente perturbadas, estén ejerciendo una gran influencia permitiendo la entrada de muchas especies invasoras no asociadas a claros.

En regiones donde aún existen zonas extensas de vegetación primaria, escasa o nulamente perturbadas, se encuentran altas densidades de individuos de las especies asociadas a claros o de sucesión secundaria (Prevost, 1981).

Tabla 8 Densidad de semillas reportadas para otros bosques tropicales del mundo, modificada de Kellman (1973) y Salmerón (1984).

AUTOR	Sitio Vegetación	área cm ² (Densidad)	(profundidad) No.de Esp
Keay (1960)	Nigeria Bosque Tropical	3741-7740 (233)	(6.4) 42
Miege y Tchoume (1963)	Senegal Campo de cultivo	60000 (6350)	(---) 45
	3 repeticiones		
Bell (1970)	Puerto Rico Bosque Tropical Húmedo de montaña	15000 (152-424)	(7-10) 13
	8 repeticiones		
Guevara y Gómez-Pompa (1979)	México Bosque Tropical Perenifolio Vegetación secundaria (2 meses) Vegetación secundaria (5 años) Bosque primario Bosque primario	636.8 (862-2672) (1982-3879) (344-862) (175-689)	(12) 23 19 26 13
Liew (1973)	Malasia Bosque primario	5 miliacres (no aclara)	(--) 31
Kellman (1973)	Belice Campo de cultivo y pastizal	2277.6 (6467)	(4.2) 54
Kellman (1978)	Belice Pastizal Zona de cultivo	25 (12960) 25 (9800)	(50) 33 (50) 23
	12 repeticiones		
Hopkins (1983)	Australia Bosque Tropical lluvioso Bosque Tropical lluvioso	25 (147) 25 (120)	(05) -- (05) --

Tabla 8 Continuación.

Hopkins (1983)	Bosque Tropical	25	(05)
	lluvioso	(267)	--
	Bosque Tropical	25	(05)
	lluvioso	(148)	--
Salmerón(1984)	México		
	Bosque tropical	1000	(03)
	lluvioso	572	21
	25 repeticiones		
Guevara (1986)	México		
	Bosque tropical lluvioso		
	Uxpanapa	400	(03)
		(305)	28
	Los Tuxtlas	400	(03)
		(280)	26
	Bonampak	400	(03)
	(148)	22	
	180 repeticiones		
Alcocer (este trabajo)	México		
	Bosque tropical lluvioso		
	Septiembre (1982)	400	(03)
		(148.2)	33
	Mayo (1983)	400	(03)
	(135.6)	57	

La relación encontrada entre la densidad y el número de especies es un tanto desconcertante y más aún comparándola con otros estudios. El presente estudio está basado en datos obtenidos en condiciones de laboratorio, mientras que, tanto el realizado por Salmerón (1984) como algunos otros mencionados están basados en la respuesta obtenida en condiciones naturales.

Las muestras obtenidas en el campo para este estudio fueron inicialmente extraídas y transportadas, y posteriormente sometidas en el laboratorio a un severo tratamiento de reducción con la finalidad de poder colocárselas en el espacio disponible en las cámaras de germinación, lo cual puede explicar en parte la baja densidad de semillas presentada. Aunque por otro lado, es difícil explicar porque frente a las mismas severas condiciones gran cantidad de especies mantuviera su viabilidad.

Hegarty (1978) en una retrospectiva menciona que en algunos trabajos se muestra como el hidratado de semillas y su posterior secado lento propician la rápida germinación al ser rehidratados, no siendo igual cuando el secado es brusco. Este comportamiento no es el mismo para todas las especies.

Siendo el banco de semillas un reservorio, del cual se desconoce el contenido y sobre todo la estructura de edades de sus componentes, el proceso agresivo de almacenado semi-húmedo, hidratación, secado y rehidratación debe haber mermado las poblaciones de semillas con capacidad de almacenamiento, incidiendo probablemente con mayor intensidad en las de más antigüedad.

Las poblaciones de Cecropia obtusifolia y Heliocarpus aff. donnell-smithii -las especies de mayor abundancia en este estudio- presentaron densidades muy bajas (Figuras 8 y 9) en comparación a otros estudios (Salmerón, 1984; Alvarez-Builla 1986).

Es posible que estas diferencias en densidad fuesen una manifestación de las diferencias existentes en la microdistribución de las especies almacenadas. Sin embargo, el patrón de distribución presentado por las especies de mayor abundancia, mostró que algunas especies, aun cuando tuvieron densidades poblacionales variables permanecieron con un arreglo espacial idéntico; este fue el caso de Cecropia obtusifolia, Ficus colubrina y Heliocarpus aff. donnell-smithii (Tabla 2). No obstante, la mayor parte de las especies presentaron un patrón de distribución variable, al igual que su densidad.

Es interesante hacer notar que el tipo de dispersión que poseen algunas de las especies más abundantes, al parecer no está relacionado con el tipo de arreglo espacial que presentan (Ficus colubrina, Heliocarpus aff. donnell-smithii).

Pareciera ser, por otra parte, que los procesos a que fueron sometidas las muestras, no afectaron el contenido en especies del banco de semillas ya que éste fue muy elevado.

Más del 60 % de las especies determinadas por Salmerón (1984) se comparten con las del presente estudio, aunque éste a su vez se comparte en menos del 10 % con los resultados de Guevara y Gómez-Pompa (1979), cuyo trabajo incluyó colectas cada seis semanas durante un ciclo anual.

En relación a este estudio, pocas son las especies que se

comparten, lo que conduce a pensar que es posible que muchas especies lleguen a formar parte del banco de semillas, pero que según la metodología de estudio que se utilice estas pueden ser o no detectadas.

Aún y cuando en este estudio se registró un elevado número de especies, por la comparación anterior se puede observar que éste no logró abarcar la gran variedad existente de especies que están penetrando hacia el suelo de la comunidad; sin embargo, es factible encontrar siempre a las de mayor importancia en la colonización de claros, como son Cecropia obtusifolia, Heliocarpus donnell-smithii, Trema micrantha y algunas especies de los géneros Piper y Ficus (Vazquez-Yanes y Guevara, 1985).

Van Dorp (1985) menciona que la composición de semillas depositadas por las aves en las hojas de los árboles, es muy variada. Dado que los trabajos se realizaron en la misma región estas diferencias en composición llevan a pensar también que existen claras disimilitudes en el contenido del banco de semillas las cuales se dan entre las temporadas de un ciclo anual y entre los ciclos anuales mismos.

Por otra parte es factible pensar que las condiciones y tratamiento a que fueron sometidas las muestras, originaron respuestas diferentes por parte de las especies o bien, es posible que se conjugaran ambas posibilidades.

Es importante mencionar que se le ha prestado poca atención al planteamiento estadístico del muestreo del banco de semillas. De los autores consultados, solo Roberts (1981) propuso rangos de volumen de suelo a coleccionar en diferentes tipos de comunidad. Sin embargo, parece no haber una clara base estadística, sino solamente parece una extrapolación de la cantidad de semillas que debe contener un determinado volumen de suelo, partiendo de la curva que para un volumen mínimo requerido realizaron Hayasi y Numata (1968).

En cuanto a los demás autores consultados, todos parecen tener diversos criterios en cuanto a la superficie, profundidad, número y distribución de las muestras de suelo, así como de la representatividad de dichos muestreos. Estos diferentes criterios dificultan seriamente la comparación de los resultados obtenidos.

5.1) VARIACIONES TEMPORALES.

Se ha evidenciado con los resultados que, en cuanto a la composición en número de individuos, las colectas fueron semejantes, no siendo así para las especies, ya que se presentaron diferencias significativas. Con ello se puede afirmar que el número de especies participes en la formación del banco, varía entre una época y otra a lo largo de un ciclo anual.

El surgimiento de especies, mayor en la segunda colecta que en la primera [42:64], muestra que existe una disponibilidad variable según la época del año. El bajo índice de similitud entre colectas (Figura 4) demuestra que no sólo es la diferencia en cuanto al número de especies, sino también en cuanto a la composición florística del banco, variando ésta de una temporada a otra.

De la primera colecta realizada en temporada de lluvias, hubo una gran cantidad de individuos representando a pocas especies (Tabla 8) y entre ellas pocas invasoras o no asociadas a claros (Figura 6). Contrariamente, al finalizar la época más seca del año el número de individuos fue menor, representados por una gran cantidad de especies (Tabla 2) entre las cuales se encontraron muchas no asociadas a claros (Figura 7).

La cantidad de individuos por especie se redujo hacia la temporada no lluviosa en donde parece haber un ligero abatimiento -no para todas las especies- en el número de semillas viables. No obstante, aumentó el número de especies invasoras no asociadas a claros, con muy bajas densidades, siendo probablemente esta la época en que se reproducen y/o dispersan.

Al respecto Ross (1983) menciona que el máximo porcentaje de las especies no asociadas a claros que estudió, presentaron frutos a finales de las lluvias con un mínimo al inicio de las mismas y en periodos de fructificación cortos.

Es notable la acción de los vientos sobre la dispersión y acceso hacia el suelo de la selva, ya que muchas de estas especies se están registrando precisamente en el periodo de incidencia de vientos.

La prueba de ji cuadrada (X^2) realizada para formas de vida, hizo patente esta diferencia entre grupos, ya que la gran cantidad de especies que conforman el grupo de árboles en la primera colecta -los cuales en su mayoría son de sucesión secundaria- se ven disminuidos en la segunda. Las herbáceas, que son principalmente especies no asociadas a claros, aumentan en número hacia la segunda colecta (Figura 5).

Esta composición diferencial en el banco de semillas manifiesta la influencia de la estacionalidad, aunque esta no es muy marcada, debido a la divergencia en las estrategias reproductivas y de dispersión de las especies en el tiempo así como a su capacidad de acceso a los sitios.

Tanto la temporada de incidencia de vientos, como la presencia de un mayor o menor número de especies dispersoras, contribuyen a la diferenciación en la composición del banco de semi-

llas. Por ejemplo, se ha visto que entre las aves frugívoras en Los Tuxtlas las cuales comprenden a las residentes, a las de altitudes mayores y a las migratorias del norte de América, tres de estas últimas especies son las más eficaces dispersoras de una importante especie de esta vegetación (Van Dorp 1985).

Roberts (1981) hace alusión a las muchas especies que presentan diferentes patrones en la distribución estacional y que en cuanto a emergencia de plántulas y composición específica de la población se refiere, esta puede estar influida igualmente por el tiempo en que se haya dado la perturbación.

Sin embargo, esta diferencia en el contenido de especies, no sólo muestra la capacidad de poder penetrar a través del dosel hacia el suelo de la selva e instalarse en algún periodo del ciclo anual, sino aquella otra capacidad que poseen varias especies y que es la de mantenerse almacenada, por cortos o largos periodos.

La diferencia en composición específica, evidencia que en tanto que muchas de las especies invaden el suelo de la selva en periodos determinados, otras especies a la vez que van llegando pueden permanecer constantemente almacenadas en el suelo aún cuando sus poblaciones varían esperando las condiciones necesarias para germinar.

Alvarez-Builla (1986) menciona que la cantidad de semillas por m² de Cecropia obtusifolia que cae en un año al suelo de la selva es mucho menor a la que se encuentra en el banco de semillas antes o después de la dispersión. Por otra parte y apoyando lo anterior Bosch y Vázquez-Yanes (1985) encontraron también para Cecropia obtusifolia que la viabilidad en condiciones naturales después de 2 años es todavía alta. Por lo cual es factible pensar en una alta población continua de semillas almacenadas que corresponden a esta especie.

5.2) VARIACIONES ESPACIALES.

En cuanto a la distribución espacial de las especies del banco de semillas, es posible apreciar que los diversos niveles estudiados, son afines o disímiles en estrecha relación con la variación temporal.

5.2.1) SITIO

Con respecto a la colecta 1, en el sitio 1 de la colecta 2 disminuyó notablemente el grupo de los árboles, en tanto que en el sitio 2 las herbáceas aumentaron de forma evidente.

Es interesante observar, como sitios dentro de una misma vegetación, pueden presentar poca variación en su potencial florístico en una época dada del año y en un lapso de tiempo, ser

completamente diferentes. Esta diferencia se acentúa principalmente por la presencia de especie no asociadas a claros (Tabla 1).

Muchas de las especies no tuvieron dispersión reciente al momento de efectuarse la segunda colecta, por lo que aún cuando hay individuos presentes su densidad es menor.

5.2.2) ZONA

Los resultados mostraron que hubo similitud entre zonas cercanas, pero que en ocasiones llegó a ser mayor la similitud entre zonas alejadas; por lo que es posible imaginar que el conjunto de las especies que se comparten (que en su mayoría son especies pioneras) tienen mecanismos eficientes de dispersión, ya que se están distribuyendo a cierta distancia, detectada por el nivel zona de los diferentes sitios, de este muestreo.

Al observar que especies forman parte del banco de semillas en cada una de las zonas (Figuras 15 y 16) puede apreciarse que, en términos generales, quienes imprimen la diferencia son las especies no asociadas a claros, cuya presencia es menor en la primera colecta, provocando que los índices de similitud sean más altos. En la segunda colecta estas especies forman un grupo mayor pero más diverso, por lo cual los índices de similitud son bajos.

Ahora bien al parecer las especies no asociadas a claros pueden más fácilmente alcanzar a penetrar en la vegetación por medio de las aperturas del dosel. Esto se ve muy claramente al comparar los índices de similitud obtenidos. Las zonas del sitio 1 tuvieron porcentajes de similitud muy semejantes entre si en ambas colectas, en tanto que las del sitio 2 se modificaron entre una colecta y otra. En este sitio 2, poco antes de la segunda colecta, se cayó un árbol debido a la acción de los vientos, abriéndose un hueco en el dosel y por ello permitiendo la entrada masiva de especies.

Si bien, aunque estas especies forman ocasionalmente parte de la lluvia constante de semillas, quizá sería mejor ubicarlas como especies oportunistas ya que su época de reproducción y dispersión coincide con la de formación de claros y como se pudo ver aquí, hay un obvio incremento de estas especies en el banco de semillas hacia tales épocas.

En contraste, las semillas de especies secundarias dispersadas por frugívoros tienden a ser depositadas en la sombra más que en la luz (Smith, 1975 en: Van Dorp, 1985), manteniéndose en forma latente bajo el dosel de la vegetación y solamente aprovechando los claros para disparar su germinación.

Con la prueba de ji cuadrada (X^2) se reveló un comportamiento inesperado del banco de semillas, ya que se advirtió una respuesta inversa con respecto a los resultados del nivel sitio. Es decir, cuando los sitios en la primera colecta presentaron dife-

rencias significativas, la mitad de las comparaciones entre las zonas mostraron similitudes. En la siguiente colecta en que los sitios se mostraron claramente similares, todas las zonas prácticamente exponen diferencias significativas (Figuras 10, 11, 12, 13 y 14).

Estas diferencias entre el análisis de los distintos niveles sugieren que la variación en la distribución de las semillas, que no es advertida en superficies o niveles mayores (sitio), puede ser detectada en niveles menores (zona).

Es pertinente recordar aquí, que la prueba de ji cuadrada (X^2) se realizó con grupos formados con base en las categorías de forma de vida, ya que éstas pueden informarnos acerca de las variantes que existen entre las especies pioneras, y entre éstas y las no asociadas a claros, con respecto a la colonización de los mismos.

En cuanto al crecimiento entre las especies pioneras que se han establecido en un claro, Martínez-Ramos (1985) encontró que, en el estadio de plántula, hay una tendencia entre las especies arbustivas a obtener menor ganancia en altura que las arbóreas; esto puede ocasionar una fuerte competencia entre las especies para permanecer en el claro en el que ya se han establecido.

Por otra parte, la mayoría de las especies que forman la categoría de herbáceas son especies invasoras o no asociadas a claros, de algunas de las cuales se ha observado que pueden ser fuertes inhibidoras del crecimiento de especies pioneras (Lopez-Guiles, 1979).

En general, la relación entre las categorías se mantiene similar con algunas excepciones; el grupo de los árboles es mayor al de arbustos y este a su vez al de las herbáceas.

En ambas colectas las arbustivas se conservaron en números muy semejantes, mientras que entre las arbóreas y herbáceas esta relación cambia en el tiempo. Las arbóreas, cuyo número fue alto en la primera colecta, disminuyeron considerablemente en la segunda, lo cual dejaría de tener importancia si la disminución fuera proporcional en los tres grupos. No obstante, este grupo disminuye de tal manera que en ocasiones es rebasado por el grupo de las arbustivas, y este a su vez por las herbáceas.

Es evidente que si las condiciones llegan a ser favorables para que las herbáceas prosperen, conduciría ello a una fuerte competencia entre las especies pioneras y las no asociadas a claros. Es factible que, dependiendo de la época del año, algunas especies no asociadas a claros viéndose favorecidas en su desarrollo, llevarán la sucesión (o colonización de claros) por caminos distintos a los que se dan normalmente en una vegetación escasamente perturbada.

Aunque por otra parte, a partir de los datos obtenidos por Nuñez-Farfán (1985) se puede inferir que, aunque algunas especies no asociadas a claros se encuentren presentes en la apertura de uno y lleguen a tener cierta importancia en número, finalmente las altas densidades poblacionales de las especies secundarias ganarán la encarnizada competencia.

En general se puede decir que, se presentó un patrón florís-

tico y numérico muy similar en zonas distantes. en una colecta dada, no siendo igual para zonas cercanas, ni para aquellas mismas en colectas distintas, lo que muestra que el banco de semillas está sujeto a cambios o alteraciones continuas debido a, el comportamiento fenológico de las especies, a los tipos de dispersión que el medio les ofrece, a los mecanismos de dispersión secundaria y a las tasas de supervivencia y mortalidad a que están sujetas las semillas en el suelo.

5.2.3) CUADRO

El haber comparado los cuadros sólo entre aquellos situados dentro de una misma zona, proporcionó información acerca de lo que pudiese estar pasando al interior de una misma área de 100 m²; en cambio la comparación de pequeñas superficies distribuidas en una gran extensión habrían dado como resultado poca información, y seguramente generado una gran confusión.

Con estas comparaciones se pudo observar que existen diferencias significativas tanto en la distribución en número, como en especies al interior de las zonas. Sin embargo, aquellas que presentaron diferencias en cuanto al número de individuos [Colecta 1, Zona 1; Colecta 2, Zonas 2 y 4] no fueron las mismas que presentaron diferencias significativas para las especies [Colecta 1, Zona 3; Colecta 2, Zona 4], sólo la zona 4 en la colecta 2, presenta diferencias significativas para ambos componentes.

Al observar las figuras 15 y 16, se puede tener una idea de como se distribuyen las especies al interior de los mayores niveles que son, sitio y zona. Se puede ver claramente que hay diferencias en la composición de especies entre las zonas y al interior de ellas, entre los cuadros.

Los índices de similitud obtenidos en las comparaciones entre cuadros se mantuvieron siempre por debajo del 30 %. Es posible afirmar con esto que sobre la superficie de 100 m² que tiene una zona, existe cierta variabilidad espacial en la distribución de las especies.

No obstante las diferencias en composición específica entre los cuadros, hay especies que se comparten en su mayoría, por casi la totalidad de los cuadros y por lo tanto, por todas las zonas. Estas especies catalogadas como pioneras o asociadas a claros son: Cecropia obtusifolia, Heliocarpus aff donnell-smithii, Trema micrantha, Piper auritum, Piper umbellatum, Ficus insipida, Urera caracasana, entre otras.

Algunas especies se encontraron en varios de los cuadros, pero su presencia aunque importante, no fue tan amplia, son Solanum diphyllum, Phytolacca rivinoides, Neurolaena lobata, entre otras.

Muchas especies se encontraron distribuidas en sitios únicos, algunas de las cuales son pertenecientes al sotobosque y otras son de forma de vida epífita o trepadora, que en realidad

son las menos. En su mayoría pertenecen a especies no asociadas a claros, cuya presencia -en números por especie muy bajos- indica el escape de sus regiones de distribución y que se están detectando en el suelo de la vegetación primaria de la comunidad.

Algunas especies presentaron agregación, lo cual no se puede apreciar en las figuras antes mencionadas. Una relación entre el número de especies y el número de individuos que germinaron por cuadro, se presentan en las figuras 17 y 18 y en ellas se percibe la relación existente entre la composición florística y sus poblaciones.

En las figuras 17 y 18 se muestra la relación que hay entre el número de individuos y especies que se presentaron por cuadro. Las especies se encuentran ordenadas en forma decreciente en tanto que correspondiente en número de individuos no necesariamente. Podría considerarse que hay una cierta relación directa en cuanto a la disminución o aumento de especies y de individuos, aunque esta tendencia no es del todo clara ya que existen excepciones en donde se observa una relación inversa, por ejemplo cuadro 16, colecta 1 o cuadro 20 colecta 2.

Hacia el extremo derecho de la figura en donde es evidente la presencia de menos especies, se puede encontrar en algunos cuadros gran cantidad de individuos, lo que hace pensar que es ahí en donde alguna de las especies está presentando agregación. Los cuadros se distribuyen a lo largo en un orden decreciente en especies, sin encontrarse una relación directa en cuanto al número de individuos y sin nexos tampoco con las zonas a que pertenecen por ejemplo Cuadros 4, 10 y 12 de la colecta 1; Cuadros 10 y 20 de la colecta 2. Hacia el extremo izquierdo se puede observar a su vez que, en aquellos cuadros en donde se encuentran muchas especies representadas por pocos individuos, es fácil pensar que se encuentran varias de las especies catalogadas como no asociadas a claros o invasoras, las cuales llegan a tener sólo uno o dos individuos por ejemplo Cuadros 1, 3 y 16, colecta 1; Cuadros 1 y 5, colecta 2.

En muchos cuadros se mantiene una relación muy semejante en ambas colectas; por ejemplo, Cuadros 1, 8, 10, 13, 14, 16, 17 y 20. Pocos son los cuadros en los que varió notablemente la proporción entre número de individuos y de especies, entre las dos colectas.

Aparentemente a este nivel, en una superficie de 1 m^2 , se puede reconocer que hay heterogeneidad en la composición tanto florística como numérica. Pero por otro lado, en su mayoría cada uno de los cuadros están presentando, en el transcurso del tiempo, una correlación individuos-especie muy similar.

Utilizando como área de observación varios cuadros -con una superficie semejante- Nuñez-farfán (1985) encontró que el proceso de colonización de claros, se inicia con un contingente específico diverso y diferente en las distintas zonas de un claro.

Martínez-Ramos (1985) menciona que el número de claros producidos por la caída de ramas y lianas, es mayor al producido por la caída de árboles, ya que las primeras producen generalmente

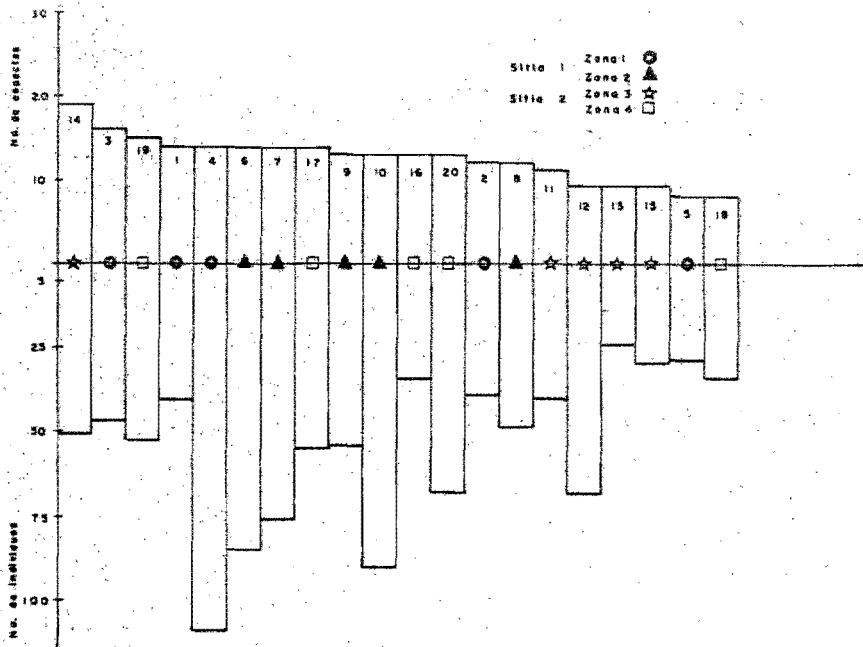


Figura 17. Relacion entre el numero de individuos y el numero de especies germinadas y detectadas en el nivel cuadro, pertenecientes a la colecta 1.

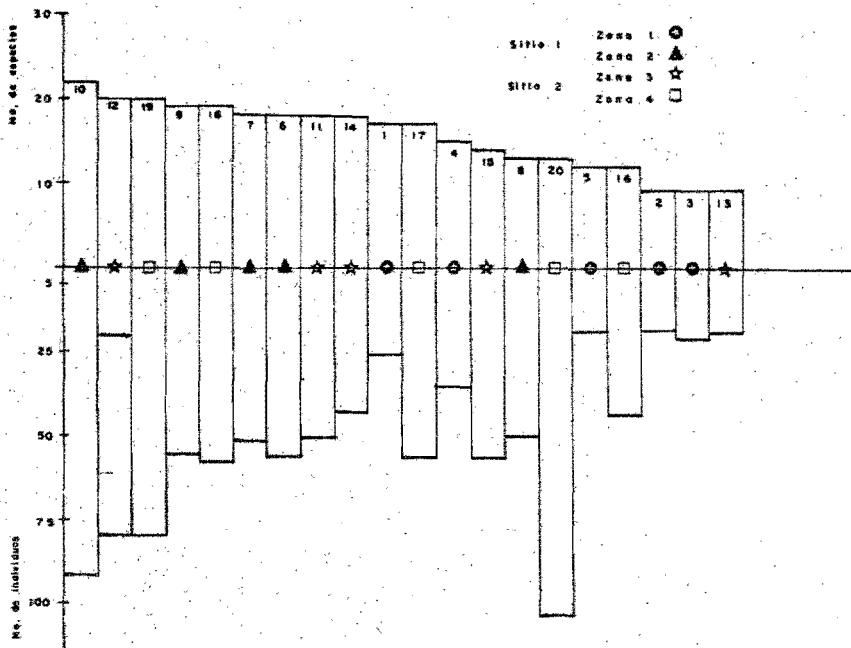


Figura 18. Relacion entre el numero de individuos y el numero de especies germinadas y detectadas en el nivel cuadro, pertenecientes a la colecta 2.

claros pequeños ($<$ a 100 m^2), a diferencia de los segundos que forman claros grandes ($>$ a 100 m^2).

Tomando en cuenta que las especies pioneras se logran establecer solamente en claros grandes, el nivel denominado como zona (100 m^2) es el que mayor información puede proporcionar acerca de la distribución espacial.

Ahora bien, las diferentes causas de formación de claros, su tamaño y orientación, originan variaciones entre los claros y al interior de los mismos.

En el transcurso de la clausura de un claro (entre 2 y 5 años) el ambiente creado es altamente heterogéneo; la luz, la humedad y la temperatura varían al interior del claro, siendo de mayor intensidad la luz, más alta la temperatura y baja la humedad al centro, desvaneciéndose estas condiciones hacia los extremos (Nuñez-Farfán, 1985). Esta heterogeneidad se traduce, al menos para *Cecropia obtusifolia* en un amplio rango de tasas de crecimiento individual (Alvarez-Builla, 1985).

Dada la variación de estas condiciones, la posición que ocupe un individuo dentro del claro va a ser definitiva para su establecimiento.

El nivel denominado cuadro (1 m^2) provee información acerca de la distribución al interior de una zona, la cual representa en superficie a un claro grande.

5.3) DIVERSIDAD

Como se pudo observar en los resultados, tanto al nivel de zonas como de cuadros, los índices de diversidad fueron muy variados tablas 3 y 4, y se presentaron sin un patrón claro que pudiese mostrar que algún sitio, zona o conjunto de cuadros en especial, fuesen de una alta o baja diversidad. Pese a todo se pueden observar detalles interesantes: la colecta 1, que como se vió en "variaciones temporales" presentó menor cantidad de especies, mostró también índices promedio de diversidad y equitabilidad más bajos que con respecto a la colecta 2. Con ello se verifica que la diversidad en la composición específica es mayor en la segunda colecta.

En los cuadros y zonas en donde se localizan los mayores índices de H y E [por ejemplo cuadros 1 a 5 y Zona 1 de la Colecta 2] no necesariamente presentan una mayor cantidad de especies. En realidad lo que parecen indicar es que habiendo una cierta cantidad de especies, éstas están representadas por una cantidad de individuos muy similar. Esta explicación es importante, ya que habiendo mencionado anteriormente que la zona 4 de la colecta 2 presentaba una gran cantidad de especies, y por ello en algunas pruebas mostró diferencias significativas con respecto a las demás, podría no ser muy razonable que en cuanto a diversidad esta zona tuviera uno de los índices más bajos. Sin embargo, aún

cuando se presentaron una gran cantidad de especies, muchas de ellas tuvieron un solo representante, lo que no tiene suficiente peso para elevar los índices de diversidad y equitabilidad.

5.4) GERMINACION

El estudio del banco de semillas mediante métodos indirectos, como lo es la germinación y en condiciones controladas, representa una problemática de difícil solución. En lo que se refiere a condiciones ambientales, es tarea casi imposible el obtener en el laboratorio la combinación de características físicas exactas del medio natural, y sobre todo lo errático de su incidencia pensando en que cambios microclimáticos son los que principalmente afectan a las semillas propiciado o no la germinación (Harper, 1970).

Las condiciones microclimáticas que se lograron mantener en las cámaras, fueron muy semejantes a las prevalecientes en un claro pequeño, con excepción de la temperatura cuyas fluctuaciones 18-32° simularon un sitio abierto (Guevara y Gomez-Poupa, 1979).

La humedad se mantuvo alta (80 %) debido al interés de preservar las plántulas de las semillas que hubiesen logrado germinar, ya que en este estadio son muy sensibles a los cambios, y dada las fuertes fluctuaciones en la temperatura, con seguridad sufrirían "stress-hídrico".

La energía luminica representó el mayor problema, debido a que no se pudo reproducir la intensidad que predomina en la región de estudio. Es pertinente mencionar además, que careciendo en ese momento de los instrumentos apropiados de medición, la intensidad de la luz se calculó con un luxómetro. La conversión del "Lux" a parámetros más usuales como "radiación fotosintéticamente activa", es difícil y poco confiable, por lo que en la metodología se expresa la energía luminica en "Luxes".

De particular importancia, es el tiempo que pueden tardar en germinar los individuos de cada una de las especies del banco de semillas, ya que con ello pueden lograr o no la colonización del claro.

Al ser expuestas las muestras de suelo en el laboratorio, en condiciones que simulan la apertura de un claro en la vegetación, se obtuvo una respuesta germinativa inmediata. Sin embargo, es indispensable mencionar que existen diferencias fundamentales en el reservorio propio de cada especie, que en su conjunto van a caracterizar al banco de semillas.

Cada una de las especies, independientemente de su aporte y restitución a las reservas, presenta una marcada variación en sus estados de latencia y viabilidad, las cuales les confieren diversas capacidades para el reclutamiento de plántulas, cuando las condiciones les sean favorables.

Como se puede ver en los resultados, las especies pioneras y

las no asociadas a claros germinaron en las cámaras de tres formas muy características, dadas principalmente por su tamaño poblacional.

a) una primera explosión grande y agotadora al momento de ser expuestas las muestras en las cámaras.

b) una explosión de menor magnitud y germinación continua a lo largo de varios días. Estas dos primeras caracterizaron a las especies pioneras figuras (19 y 20).

c) apariciones aisladas y en su mayoría hacia los últimos momentos de su permanencia en las cámaras, caracterizó a las especies no asociadas a claros tablas (5 y 6).

¿ Que mecanismos estarían permitiendo que estas últimas especies se mantengan latentes durante un largo lapso ? ¿ Si las poblaciones de especies pioneras se agotaran totalmente, sería posible que estas especies se integraran entonces a la dinámica sucesional ? ¿ Como es además, que las especies invasoras están germinando en condiciones de claro pequeño ?

Ahora bien, entre las especies pioneras se observaron una serie de variantes importantes para su participación en el proceso de sucesión. Las especies que germinan en una explosión completa, es decir, que agotan de manera total su población de semillas, parecen poseer una estrategia de acaparamiento, tanto del espacio como de las condiciones físicas más extremas que se presentan al abrirse el claro.

Aquellas otras que en cambio mantienen una determinada reserva de semillas sin germinar, es posible que tengan una estrategia de germinación más mesurada frente a las mismas condiciones ambientales, pudiendo germinar quizá en condiciones menos drásticas posteriormente. Otra opción en la interpretación de este comportamiento para algunas especies, es tomar en cuenta que existe entre los individuos una estructura de edades que puede ser determinante para la germinación.

Sin embargo, tomando como ejemplo a Cecropia obtusifolia que presenta una lluvia de semillas continua y por tanto una variada estructura de edades (Alvarez-Builla, 1986), su comportamiento es completamente explosivo, con un porcentaje extremadamente bajo de germinación posterior (Figuras 17 y 18).

Piper umbellatum al igual que Cecropia obtusifolia es una especie fuertemente fotoblastica y de gran producción de semillas muy pequeñas durante todo el año (Vázquez-Yanes, 1985); no obstante, su comportamiento germinativo es totalmente contrario. Esta especie nunca presenta una gran explosión; sino una germinación continua, con algunos lapsos de mayor germinación.

Es extraño que algunas especies como Odonthoneura calistachium, Ficus colubrina, Neurolaena lobata, Piper auritum y Urera sp. (Figuras 19 y 20) hayan presentado una diferente forma de germinación en cada colecta. Así por ejemplo, N. lobata aunque germinó explosivamente, en una colecta lo hizo a los 90 días de forma casi total y en la otra colecta a los 30 días, con una germinación posterior que duró hasta los 210 días. Ficus colubrina germinó en la colecta 1 de forma explosiva a los 30 días, con una germinación muy baja poco más allá de los 150 días, mien-

tras que en la colecta 2 germina continuamente y con porcentajes similares desde los 30 hasta los 240 días.

Es posible que la estructura de edades de estas especies varíe completamente entre una colecta y la otra, dando como resultado una respuesta muy diversa en cada momento.

Existe también la posibilidad, de que este grupo de especies sean muy sensibles a los pequeños cambios microclimáticos, y que por ello el porcentaje de germinación sea tan variable.

También los múltiples factores bióticos y abióticos del suelo, podrían intervenir en la alteración de dichos porcentajes de germinación y podría estribar en ello la dificultad de saber a través del banco la edad de las semillas que lo componen.

Con base en la presencia de las especies en el banco de semillas se pueden inferir algunos de los tipos de disponibilidad a que hace referencia Guevara (1986), aunque esto no podría aseverarse ya que se posee poca información, puesto que son dos muestreos puntuales a lo largo de todo un ciclo anual, quedaría como un posible estudio posterior la verificación de esto.

Encontramos de forma persistente y con un gran número de individuos a especies como Cecropia obtusifolia, Piper auritum y P. umbellatum que parecen corresponder al tipo 1 de disponibilidad por su producción y dispersión continuas.

Heliocarpus aff. donnell-smithii y Urera caracasana que responderían al tipo 3, cuya producción y dispersión son estacionales pero su presencia en el banco es continua.

También se encontraron en ambas colectas Ficus colubrina y F. insipida cuya persistencia en el banco parece no ser continua, pero dadas su dispersión y producción continuas es factible entonces encontrarlas de manera frecuente en el banco, lo que correspondería al tipo 4 de disponibilidad.

Es difícil aseverar el que la presencia de las especies en una sola de las colectas, sea en definitiva de persistencia meramente estacional. No obstante, la presencia de Piper hispidum con muy pocos representantes y a mediados de la época de lluvias y la de Zanthoxylum kellermanii y Costus spicatus a mediados de la época seca con muy pocos representantes, hace pensar en el tipo 2 de disponibilidad. Carabias (1985) reportó a Piper hispidum con fructificación al inicio de las lluvias y a Zanthoxylum kellermanii durante las secas principalmente, con una periodicidad no anual.

La presencia de Ficus colubrina y F. aff. radula, árboles estranguladores germinando en las cámaras es interesante, puesto que mostraron un relativamente alto número de individuos germinando en muestras de suelo y en condiciones de claro, siendo que tales especies presentan en sus primeros estadios una forma de vida epífita.

Por otra parte, es de notarse la ausencia de Miriocarpa longipes que es una importante especie, netamente colonizadora de claros; esta nunca se registró entre las especies germinadas.

Respecto a esta especie Pérez-Nasser (1985) menciona que tanto esta como Piper hispidum mantienen su viabilidad en condiciones de almacenamiento, de manera más fácil que Piper auritum.

Sin embargo, en este estudio se registraron germinando Piper hispidum y P. auritum sin aparecer en momento alguno Miriocarpa longipes.

¿ sería posible que influyera de manera determinante, más el tipo de dispersión que la capacidad de mantenerse viables ?

Según una observación de Van Dorp (1985) en una zona con vegetación secundaria Cecropia obtusifolia se distribuye de manera muy homogénea, en tanto que Miriocarpa longipes forma grupos claramente distinguibles.

Cabe también la posibilidad de que Miriocarpa longipes y Urera caracasana hayan sido confundidas en la identificación, ya que ambas son muy similares en el estadio de plántula.

Por otra parte Bellotia campbelli especie secundaria importante, tampoco aparece germinando en las muestras; Pérez-Nasser (1985) observó que presenta latencia endógena, la cual desaparece gradualmente después de 6 meses. ¿ Explica ello su ausencia, o tendrá algún tipo de dispersión característico que no le permite ser fácilmente localizable ?

Por último, la presencia de una sola especie tolerante podría explicarse, debido a la dificultad que presentan en su mayoría para permanecer latentes como semillas.

Quizá por otra parte, las condiciones que en las cámaras fueron muy semejantes a un claro pequeño, pudieran propiciar la germinación de la única semilla viable.

BIBLIOGRAFIA.

- Aguirre, L.G. 1976. El papel de algunas aves en la dinámica que se establece entre las zona abiertas al cultivo y a la ganadería y la selva alta perennifolia, en Balzapote, Ver. Tesis Biología. Fac. Ciencias U.N.A.M.
- Alvarez-Buylla, E. 1986. Demografía y dinámica de *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Moraceae) en la selva de Los Tuxtlas, México. Tesis. Maestría en Ciencias. Biología. U.N.A.M.
- Alvarez, J. 1982. Caída de hojarasca en una selva húmeda tropical de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Licenciatura. Biología. U.N.A.M.
- Bazzaz, F. A. 1983. Physiological ecology of plants of the wet tropics. 233-243. In: Medina, E., H. Mooney y C. Vazquez-Yanes. Dynamic of wet tropical forest and their species strategies. Dr. Junk Publ. London.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:351-371.
- Bhattacharyya, G. K. y R. A. Johnson. 1977. Statistical concepts and methods. Wiley. U.S.A.
- Bongers, F., J. Carabias, J. Meave del C. and J. Popma. ????. Structure and composition of lowland rainforest at Los Tuxtlas, Veracruz, México.
- Bosch, R. y C. Vazquez-Yanes 1985. Estudio preliminar de la viabilidad natural de las semillas de *Cecropia obtusifolia* y de los factores ambientales que la modifican. en: Regeneración de Selvas Vol II. Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (eds.). Xalapa, Veracruz, México.
- Brokaw, N. 1985. Gap phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66 (3): 682-687.
- Branchley, W.E. and K. Warrington. 1936. The weed seed population of arable soil. III. The establishment of weed species after reduction by fallowing. *J. Ecol.* 24: 479-501.
- Carabias, J. 1979. Análisis de la vegetación de selva alta perennifolia y comunidades derivadas de esta, en una zona calida húmeda de México, Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Licenciatura. Biología. U.N.A.M.
- Carabias, J. 1983. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; los Tuxtlas, Veracruz. p 27-66. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo eds. Investigación

- sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Alhambra. Xalapa, Veracruz, México.
- Castro, A. R. 1974. Viabilidad de semillas en muestras de suelo almacenadas en Los Tuxtlas, Ver. Tesis Biología. Fac. de Ciencias U.N.A.M.
- Cheke, A. S., Nanakon W. and C. Yankoses. 1979. Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in northern Thailand. *Biotrópica* 11 (2): 88-95.
- Cruz, A. 1981. Bird activity and seed dispersal of a montane forest tree (*Dunalia arborescens*) in Jamaica. *Rep. Bot.* 34-44.
- Córdova, B. 1985. Demografía de árboles tropicales. p 103-128. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo eds. Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II CECSA. México.
- Corral, S. 1981. Ecofisiología de la germinación de *Phytolacca rivinoides* Kunth e Bouché. Tesis Biología. Fac. de Ciencias U.N.A.M.
- Doyle, Mc.K. 1973. The ecology of coevolved seed dispersal system. Gilbert L. and P. Raven eds. *Coevolution of animal and plants*. University of Texas. Austin.
- Fleming T. y R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forest. *Rep. Bot.* 45-53. *Biotrópica*.
- Garwood, N. C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panamá: a community study. *Ecol. Mono.* 53 (2): 1; 59-181.
- Gómez-Pompa, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotica* 3 (2): 125-135.
- Gómez-Pompa, A., C. Vazquez-Yanes y S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: a nonrenewable resource. *Science* 177: 762-765.
- Gómez-Pompa, A. 1974. Recovery of tropical ecosystems. In: E.G. and F.B. Golley (Eds.) *Fragile ecosystems. Evaluation of research applications in the tropics*. Springer-Verlag. New York.
- Gómez-Pompa, A. y C. Vazquez-Yanes. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálidas húmedas de México.

- co. p 1-26. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo eds. Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II CECSA. México.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52:107-145.
- Guevara, S. y A. Gómez-Pompa. 1979. Determinación del contenido de semillas de muestras de suelo superficial de una selva tropical de Veracruz México. en: Gómez-Pompa et al. editores. Regeneración de selvas. CECSA. México.
- Guevara, S. 1986. Plant species availability and regeneration in Mexican Tropical Rain Forest. *Acta Universitatis Upsaliensis*. Almqvist & Winksell. Int. Stockholm Swiden.
- Hall, J. B. y M. D. Swaine. 1980. Seed stock in Ghanaian forest soils. *Biotrópica* 12 (4): 256-263.
- Hallé, F., Oldeman, R. y Tomlinson, P. 1978. Tropical trees and forest. An Architectural Analysis. Springer-Verlag. Nueva York.
- Harper, J. L. 1977. Population Biology of plants. Academic Press. London and New York.
- Hartshorn, G. S. 1978. Tree falls and forest dynamics. En: Tropical trees as living systems. P.B. Tomlinson y M.H. Zimmerman eds. Cambridge, Univ. Press. Cambridge, England
- Hayasi, I. and P. Numata. 1971. Viable buried seed population in the *Niscanthus* and *zoysia* type grasslands in Japan. Ecological studies in the buried seed population in the soil related to plant succesic succession VI. *Jap. J. Ecol.* 20: 243-252.
- Heimans, J. 1954. L'accessibilite terme nouveau en phytogeographie. *Vegetatio* 5-6: 142-146.
- Hegarty, T. W. 1978. The physiology of seed hidration and dehidration Between water stress and the control of germination: a review. *Plant, cell and environment.* 1:101-119.
- Holthuijzen, A. and J. Boerboom. 1982. The *Cecropia* seed bank in the Surinam Lowland Rain Forest. *Biotropica* 14 (1): 62-68.
- Hopkins, M. S. 1983. The species composition of soil seed banks, beneath lowland tropical rain forest in north Queensland, Australia. *Biotrópica* 15 (2): 90-99.

- Ibarra-Manriquez, G. 1985. Estudios preliminares de la flora leñosa de la estación de Biología tropical, Los Tuxtlas Ver. México. Tesis Biología. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- Janzen, D.H. 1971. Seed pradtation by animals. *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.* 2: 465-492.
- Keay, J. 1957. Wind dispersed species in Nigerian Forest *J. Ecol.* 45: 471-478.
- Kellman, M. C. 1978. Microdistribution of viable weed seed in tropical soil. *Jour. of Biog.* 5:291-300.
- Kellman, M. C. 1973. The viable weedseed content of some agricultural soils. *J. Appl. Ecol.* 11: 669-678.
- Krebs, Ch. 1978. *Ecology.* Harper & Row. New York.
- Kropac, Z. 1966. Estimation of weed seeds in arable soil. *Bot. Inst. of the Czechoslovak Ac. Sci. Ped.B.* 66S 105-128.
- Leach, C. 1982. Fundamentos de estadística: enfoque no paramétrico para ciencias sociales. Limusa. México.
- Liew, T. Ch. 1973. Occurrence of seeds in virgin forest top soil particular reference to secondary species in Sabah. *Mal. For.* 36 (3): 185-193.
- Livingston, R. and M.Alessio. 1968. Buried viable seed in succession field and forest stands. Harvard Forest, Massachusetts. *Bull. of the Torrey Botanical Club* 95 (1): 58-69.
- Lopez-Quiles, M. 1979. Estudios sobre germinación de semillas en condiciones naturales controladas. En: Gómez-Pompa et al. editores *Regeneración de Selvas.* CECSA. México.
- Martínez-Ramos, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis Biología. Fac. Ciencias U.N.A.M.
- Martínez-Ramos, M., 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: *Regeneración de Selvas.* Vol II Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (eds.) Alhambra. Xalapa, Veracruz, México
- Martínez-Ramos, M., J. Nuñez, y E. Alvarez. 1986. Estudios de la estructura, composición y dinámica de la selva alta perennifolia. Los Tuxtlas, Ver. *Memorias del II Simposio Ciencias.* Facultad de Ciencias U.N.A.M.

- Major, J. and W. Pyott. 1966. Buried viable seed in two California Bunch grass sites and their bearing on the definition of flora. *Vegetatio* 13: 253-282.
- Miranda, F. y Hernandez X. 1963. Estudios sobre la vegetación de México. En: *Xolocotzia*. U. A. CH. México.
- Müller-Dumbois, D. and H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley. New York.
- Ng, F. P. S. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees. In: *Tropical trees as living systems*. P. B. Tomlinson y M. H. Zimmerman (eds.) Cambridge University. London.
- Núñez-Farfán J. 1985. Aspectos ecológicos de especies pioneras en una selva húmeda de México. Tesis Licenciatura. Biología. Facultad de Ciencias U.N.A.M.
- Orozco-Segovia, A.; M. A. Armella; N. Correa y C. Vazquez-Yanes. 1985. Interacciones entre una población de murciélagos de la especie *Artibeus jamaicensis* y la vegetación del área circundante de la región de Los Tuxtlas, Ver. En: *Regeneración de Selvas Vol. II*. Gómez-Pompa A. y S. Del Amo (eds.) Xalapa, Veracruz, México.
- Pennington I. y J. Sarukhan. 1968. Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México. INIF. México.
- Pérez-Nasser, N. 1985. Viabilidad en el suelo de las semillas de once especies de la vegetación de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- Piñero, D. 1968. La distribución de las plantas en el espacio y su importancia en ecología vegetal. *Rev. Biología* No. 3
- Roberts, H. A. 1981. Seed Bank in soil. *Adv. Appl. Biol.* 6: 1-55.
- Roberts, E. H. 1972. Dormancy: factor affecting seed survival in the soil. In: *Viability of seeds*. Chapman and Hall. p.321-359.
- Ros, T.A. 1983. Fenología de una comunidad secundaria derivada de una selva alta perennifolia. Tesis Biología. Fac. de Ciencias U.N.A.M.
- Rzedowsky, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa. México.
- Rabinovich, J. 1982. *Introducción a la ecología de poblaciones animales*. CECSA. Mexico.

- Salmerón, R. 1984. Germinación de semillas acumuladas en el suelo de una selva húmeda tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis Biología. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- Siegel, S. 1956. Non Parametrical statistics Mc. Graw Hill. Mexico.
- Prevost, F. 1981. Presences de graines d'especies pionnières dans le sol de forêt primaire Guyana Dans: " L'écosystème forestier Guyannais stude et mise en valeur ". Bulletin de Lianzon du grange de tarvait.
- Simington, C. 1933. The study of secondary growth on rain forest sites in Malaya. Mal. For. 2: 107-117.
- Tourquebiau, E. 1981. Analyse architectural de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz) Mexique. Tesis (Doctorado del tercer ciclo). Université des sciences et techniques du Languedoc Montpellier.
- Trejo, L. 1976. Diseminación de semillas por aves en Los Tuxtlas Veracruz. en: Gómez-Pompa et al. editores. Regeneración de selvas. CECSA. México.
- Van Dorp, D. 1985. Frugivoria y dispersión de semillas por aves. En: Regeneración de selvas Vol. II Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo. eds. Alhambra. Jalapa, Veracruz, México.
- Vazquez-Yanes, C. et al. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, México. Biotrópica 7 (2): 73-76.
- Vazquez-Yanes, C. 1979. Notas sobre la ecología de la germinación de Cecropia obtusifolia Bertol. Turrialba 29 (2): 147-149.
- Vazquez-Yanes, C. 1980. Nota sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. Trop. Ecol. 21 (1): 103-112.
- Vazquez-Yanes, C. and H. Smith. 1982. Phytochrome controlled of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees Cecropia obtusifolia and Piper auritum and its ecological significance. New Phytol. 92: 477-485.
- Vazquez-Yanes, C. y S. Guevara. 1985. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. En: Regeneración de Selvas Vol II. Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (eds.) Alhambra. Jalapa, Veracruz, México.

- Vazquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia 1982a. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (Heliocarpus donnell-smithii) in response to diurnal fluctuations of temperature. *Physiological Plant* 56:295-298.
- Vazquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia 1982b. Germination of the seeds of a Tropical Rain Forest shrub Piper hispidum sw. (Piperaceae) under different light qualities. *Phyton* 42 (2): 143-149.
- Vazquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia 1983. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world: a review. 37-50. In: Medina, E., H. Mooney and C. Vazquez-Yanes *Physiological ecology of plants of the wet tropics. Tasks for vegetation science 12*. Dr. Junk publ. Netherlands.
- Vazquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. Un reflejo de su ambiente. *Ciencia* 35:191-201.
- Vazquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia 1985. Posibles efectos del microclima de los claros de la selva, sobre la germinación de tres especies de árboles pioneros: Cecropia obtusifolia, Heliocarpus donnell-smithii y Piper auritum p 241-254. En: Gomez-Pompa, A. y S. Del Amo eds. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II CECSA México.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. In: Thomlinson, P.B. and Zimmerman, M.H. Eds. *Tropical trees as living system* Cambridge University Press. p. 639-655.
- Whitmore, T. C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forest. *For. Abs. Bull.* 44 (12): 767-779.

APENDICE 1

Lista de especies.

No. prog. y colecta	Especie	Forma de vida.	Estrat. regen.
1 2	<i>Heliochrysis aff donnell-smithii</i> Rose	Arbol	Pionera
2 3	<i>Eupatorium cf. galeottii</i> Robins.	Arbol	Pionera
3 7	Especie No. 7	Hierba	-
4 9	<i>Solanum cf. schlechtendalianum</i> Walp.	Arbol	Pionera
5 15	<i>Passiflora trisetosa</i> D.C.	Trepadora	-
6 16	<i>Millieria quinqueliflora</i> L.	Arbusto	-
7 18	Solanaceae No. 4	Hierba	-
8 19	<i>Baccharis</i> sp.	Hierba	-
9 22	<i>Zanthoxylum kellermanii</i> P. Wilson	Arbol	Pionera
10 23	<i>Mikaniacordifolia</i> (L.) Willd.	Hierba	-
11 25	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bert.	Arbol	Pionera
12 26	Especie No. 26	-	-
13 28	<i>Spigelia</i> sp.	-	-
14 32	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Arbol	Pionera
15 36	<i>Iresine celosia</i>	Arbusto	-
16 38	Urticaceae No. 1	Arbol	-
17 43	Solanaceae No. 3	Hierba	-
18 48	Especie No. 48	-	-
19 49	<i>Jacaratia dolicaule</i> (Donn. Sm.) W.	Arbol	Pionera

20	56	<i>Ficus colubrina</i>	Arbol	Nomada
			estrangu	
			lador	
21	60	<i>Clidemia</i> sp.	Arbusto	-
22	61	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don	Arbol	Nomada
23	62	<i>Chamaedorasp.</i>	Arbol	Tolerante
24	68	<i>Phytolacca rivinoides</i> Kunth & Bouche	Arbusto	Pionera
25	69	Solanaceae No. 1	Hierba	-
26	70	<i>Solanum diphyllum</i>	Arbusto	Pionera
27	71	<i>Cissampelos</i> sp.	Trepadora	-
28	73	<i>Cissus sicyoides</i> L.	Trepadora	-
29	74	Especie No. 74	-	-
30	75	<i>Piper auritum</i>	Arbusto	Pionera
31	76	<i>Ficus insipida</i> Willd.	Arbol	Nomada
32	77	<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Griseb.	Arbusto	Pionera
33	78	Especie No. 78	-	-
34	79	<i>Sellaginella</i>	-	-
35	81	<i>Costus spicatus</i> Sw.	Hierba	-
36	82	<i>Neurolaena lobata</i> (L.) R. Br.	Arbusto	Pionera
37	83	Especie No. 83	-	-
38	84	<i>Odontonema</i> cf. <i>callistachium</i> (Schlecht. & Cham.) Kuntze	Arbusto	-
39	85	<i>Begonia</i> sp.	Hierba	-
40	86	Especie No. 86	-	-
41	87	<i>Piper hispidum</i> Sw.	Arbusto	Pionera

42	89	Piper sp.		Arbusto	-
43	90	Especie No. 90		-	-
44	92	Especie No. 92		-	-
45	95	Piper umbellatum		Arbusto	Pionera
46	98	Peperomia sp. 1		Hierba	-
47	100	Urera sp.		-	-
48	101	Ficus cf. radula		Arbol	Nómada
				estran	
				gulador	
49	102	Especie No. 102		-	-
50	103	Especie No. 103		-	-
51	104	Compositae No. 3		Hierba	-
52	105	Especie No. 105		-	-
53	107	Especie No. 107		-	-
54	108	Especie No. 108		-	-
55	109	Especie No. 109		-	-
56	110	Acalipha scutchii I.M. Johnst		Arbol	Pionera
57	112	Especie No. 112		-	-
58	114	Especie No. 114		-	-
59	116	Especie No. 116		-	-
60	117	Especie No. 117		-	-
61	118	Especie No. 118		-	-
62	119	cf. Mollimedia viridiflora		Arbol	-
63	120	Singonium sp.		Hierba	-
64	121	Especie No. 121		-	-
65	122	Especie No. 122		-	-

66	123	Zingiberaceae No. 1	-	-
67	124	Especie No. 124	-	-
68	125	Especie No. 125	-	-
69	126	Peperomia sp. 3	-	-
70	127	Peperomia sp. 2	-	-
71	129	Peperomia sp. 4	-	-
72	99	Especie No. 99	-	-

APENDICE 2

DATOS ORIGINALES

COLECTA 1

No. de cuadro

	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	T
Esp.																					
025	11	14	08	56	10	49	47	18	20	35	16	43	11	18	15	11	13	10	13	18	436
075	05	03	05	11	07	04	02	02	09	17	06	09	02	04	04	02	02	04	06	13	117
077	04	05	13	09	04	06	06	05	04	06	03	07	04	04	03	04	11	09	06	01	114
056	06	06	01	12	02	10	11	07	03	13	04	--	--	01	--	06	05	05	06	09	107
076	05	02	03	04	--	01	01	04	01	07	--	--	--	01	--	01	03	--	--	14	047
070	02	01	04	03	--	04	01	01	02	03	03	02	--	01	--	01	06	--	04	03	041
036	01	--	01	01	01	04	01	--	02	03	--	01	--	02	01	02	02	03	02	01	028
002	--	02	--	01	--	01	--	--	--	01	--	01	02	01	--	01	03	--	07	03	023
016	--	01	01	--	--	01	01	03	02	01	--	01	01	02	--	02	03	--	--	--	019
069	01	01	01	01	01	--	--	--	06	01	--	--	01	02	01	--	--	01	--	--	017
032	01	01	02	04	--	--	--	04	--	--	01	--	--	--	01	--	02	--	--	--	016
084	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	01	--	01	04	02	01	--	--	01	02	013
095	--	--	--	01	--	--	--	--	02	--	03	01	--	01	--	--	01	--	01	01	011
009	01	--	03	03	--	--	01	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	01	--	010
028	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	02	--	01	01	--	01	006
068	01	01	01	--	--	01	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	005
003	--	--	--	02	02	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	005
081	--	--	--	--	--	--	01	01	--	01	01	--	--	01	--	--	--	--	--	--	005
082	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	02	004
019	--	--	01	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	01	--	--	--	01	--	004

079 ----- 03 01 ----- 004
087 -- 01 -- -- 01 -- 01 -- -- -- 01 004
086 ----- 01 ----- 001
085 -- 01 -- -- -- 01 -- 002
073 ----- 01 -- -- 01 -- 002
007 ----- 01 ----- 001
071 ----- 01 ----- 001
074 ----- 01 ----- 001
062 ----- 01 ----- 001
061 ----- 01 ----- 001
038 01 ----- 001
048 ----- 01 ----- 001
089 ----- 01 ----- 001
018 ----- 01 ----- 001
090 ----- 01 ----- 001
098 ----- 01 ----- 001

No. Total
Ind. 41 38 47 109 28 85 76 48 54 90 39 67 24 50 29 34 53 34 53 68 1067
No. Total
Esp. 14 12 16 14 08 14 14 12 13 13 10 09 09 18 09 13 14 08 15 13 38

Acotaciones:

Ind= individuos

Esp= especie indicada con su número de colecta. (ver apendice 1)

I= Numero total de individuos por especie.

COLECTA 2

No. de Cuadro

	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	T
Esp.																					
025	01	01	01	06	--	24	07	15	21	30	19	24	08	14	05	14	20	17	16	23	265
077	04	02	05	05	03	08	16	08	03	12	05	06	01	06	06	01	02	06	07	03	109
082	--	--	02	--	02	01	--	--	02	01	02	--	--	--	--	09	05	--	07	63	94
095	--	--	--	--	--	03	04	07	01	05	06	04	01	04	09	05	03	02	09	01	64
056	02	05	01	01	01	01	03	01	12	04	02	03	01	01	02	--	03	05	03	--	51
002	02	--	--	01	01	--	--	--	02	04	04	01	--	01	06	06	08	11	06	02	55
070	02	02	02	02	--	01	01	02	02	05	02	02	--	--	03	02	05	03	11	--	47
087	02	01	--	--	03	03	01	02	--	--	01	01	--	01	--	03	05	--	01	--	24
100	02	--	--	--	--	01	02	02	01	03	03	01	02	04	04	--	01	02	03	02	33
098	--	--	--	01	--	06	03	04	03	06	--	01	--	--	--	--	--	--	01	--	25
016	--	--	03	--	--	--	01	02	--	06	--	02	02	01	--	--	--	01	02	01	21
075	02	--	--	02	--	03	--	01	01	01	01	01	--	02	--	--	--	--	03	02	19
069	--	--	05	08	--	--	01	01	--	01	--	01	--	01	--	--	--	--	01	--	19
032	--	--	--	01	--	01	03	01	--	01	01	04	--	02	--	01	01	--	--	--	16
036	--	--	--	--	--	01	02	--	--	02	01	--	01	--	02	--	--	01	03	--	13
068	--	--	--	--	02	--	--	--	--	--	01	--	02	01	04	--	--	--	--	01	11
108	02	--	01	--	02	--	--	--	01	03	--	--	--	--	01	--	01	01	--	--	12
009	01	02	--	01	--	--	01	01	01	01	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	09
084	--	--	--	--	--	--	--	--	01	--	01	01	--	01	--	--	--	03	01	01	09
081	01	--	--	--	--	--	02	--	--	02	01	--	--	--	--	01	--	--	02	--	08
116	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	02	02	--	01	--	--	01	--	--	--	06
060	01	--	--	02	--	--	01	--	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	05

023	--	02	--	01	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01	05
076	--	01	--	--	--	02	--	01	--	--	--	--	--	--	--	01	--	05
127	--	--	--	--	--	03	--	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	04
101	--	--	--	01	--	--	--	01	--	01	--	--	--	01	--	--	--	04
109	--	--	--	--	--	01	--	--	--	01	--	01	01	01	--	--	--	04
083	01	--	--	--	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	01	03
003	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01	--	01	--	--	03
110	--	01	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	02
114	01	--	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	02
121	--	--	--	01	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	02
043	--	--	02	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	02
117	--	--	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	01	--	--	--	--	02
119	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01	--	01	--	--	--	02
126	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01
049	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01
112	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01
071	--	--	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01
022	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01
122	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01
125	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01
120	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01
092	--	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01
118	--	--	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01
104	--	--	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01
107	--	--	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	01
015	--	--	--	--	--	--	--	--	01	--	--	--	--	--	--	--	--	01

123	----	01	----	01
103	----	01	----	01
026	----	01	----	01
102	----	01	----	01
028	----	01	----	01
073	----	01	----	01
105	----		01	01
124	----		01	01
085	----		01	01
129	----		01	01

No. Ind. Total
 24 17 21 34 18 56 52 50 56 91 52 58 18 44 45 44 59 57 80 101 977

No. Esp. Total
 14 09 09 14 11 15 18 14 18 21 17 19 08 18 13 11 16 16 20 12 57

Acotaciones:
 Ind. = Individuos
 Esp. = Especie indicada con su número de colecta (ver apéndice 1)
 T = Número total de individuos por especie.