

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO  
FACULTAD DE CIENCIAS

"Interferencia luminica de Astrocaryum mexicanum Liebm. (Palmae)  
en el sotobosque e implicaciones sobre la comunidad de plántulas  
y árboles jóvenes en Los Tuxtlas, Ver."

T E S I S

Que para obtener el título de:

B I O L O G O

Presenta:

GEORGE ALLEN DYER LEAL

Agosto de 1990

A llani i yeni y a todos los seres vivos del planeta.

A Jazmín

## AGRADECIMIENTOS

Quiero también agradecer muy especialmente al doctor Miguel Martínez Ramos a quien le debo el desarrollo de las ideas que siguen aunque también agradezco a Eduardo Rincón-Gallardo y Horacio Paz con quienes platiqué a veces las ideas. Y a Jazmín Díaz, Santiago Sinaca, Jorge Vilchis, Jorge Rodríguez, Araceli Enriquez y Silvia Phillip porque me ayudaron en el campo.

Les agradezco también a Carlos Vázquez Yanes, Exequiel Ezcurra, Juan Núñez Farfán y Miguel Franco que amablemente leyeron en algún momento mi trabajo.

También hay que agradecer al Centro de Ecología y a la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Instituto de Biología, UNAM por la ayuda prestada y especialmente al CONACyT que me otorgó una beca tesis de licenciatura para el desarrollo.

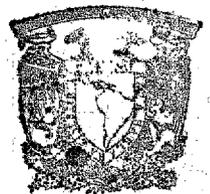
## INDICE GENERAL

Resumen . . . . .	i
1. INTRODUCCION . . . . .	1
2. ANTECEDENTES . . . . .	3
2.1 La competencia como fuerza estructuradora de las comunidades . . . . .	3
2.2 La estructura de las comunidades arbóreas tropicales . . . . .	4
2.3 Breve historia de las ideas sobre la estructuración de las comunidades arbóreas tropicales . . . . .	5
2.4 La estructura de la comunidad arbórea en Los Tuxtlas . . . . .	10
2.5 El ambiente lumínico del sotobosque . . . . .	12
3. MODELO DE DISTRIBUCION ESPACIAL DE PALMAS . . . . .	15
3.1 Indice de intercepción del vecindario de palmas. . . . .	15
3.1.1 <u>Calibración del Indice de Intercepción</u> . . . . .	17
3.1.2 <u>Fotografías hemisféricas del dosel.</u> . . . . .	17
4. MATERIALES, METODOS Y LOCALIDAD DE ESTUDIO . . . . .	19
4.1 Localidad de estudio . . . . .	19
4.2 Obtención del Indice de Intercepción del Vecindario (IV) . . . . .	20
4.3 Modificación de la definición del vecindario. . . . .	20
4.4 Evaluación de correlaciones entre el IV y la comunidad de plántulas y plantas pequeñas . . . . .	21
4.5 Determinación del IV para brinzales de dos especies arbóreas y para puntos aleatorios . . . . .	21
5. RESULTADOS . . . . .	23
5.1 Intercepción lumínica de <u>Astrocaryum mexicanum</u> según la definición original del vecindario de palmas . . . . .	23
5.2 Estimaciones del ambiente lumínico . . . . .	23
5.3 Calibración del IV . . . . .	25
5.4 Intercepción lumínica de <u>Astrocaryum mexicanum</u> según la definición modificada del vecindario . . . . .	27
5.5 Relación de plántulas y otras plantas pequeñas bajo vecindarios de <u>Astrocaryum mexicanum</u> . . . . .	28
5.6 Distribución de brinzales y puntos aleatorios en vecindarios de <u>Astrocaryum mexicanum</u> . . . . .	29

6. DISCUSION . . . . .	32
6.1 El ambiente lumínico del sotobosque . . . . .	32
6.2 La modificación del ambiente lumínico por <u>Astrocaryum mexicanum</u> . . . . .	35
6.3 El vecindario de palmas . . . . .	38
6.4 La interferencia de <u>Astrocaryum mexicanum</u> sobre plántulas y otras plantas pequeñas . . . . .	40
6.5 La interferencia de <u>Astrocaryum mexicanum</u> sobre brinzales de dos especies arbóreas . . . . .	41
6.6 El papel de <u>Astrocaryum mexicanum</u> en la comunidad arbórea . . . . .	42
6.7 El papel de <u>Astrocaryum mexicanum</u> en el contexto del mosaico de regeneración . . . . .	45
6.8 Las interacciones dentro del nivel autotrófico y la estructura de la comunidad arbórea . . . . .	48
7. BIBLIOGRAFIA . . . . .	52

## Resumen

Estudios anteriores han encontrado correlaciones negativas entre la densidad de individuos de Astrocaryum mexicanum en un sitio, y el número de especies y densidad de brinzales de otras especies arbóreas. El presente estudio pretende investigar si estos patrones son producto del fenómeno de interferencia lumínica ejercida por la palma sobre el sotobosque de la selva. Por medio de un modelo, basado en la distribución espacial de las palmas en torno a un punto en el suelo de la selva, se determinó el vecindario de palmas que afecta la cantidad de luz que a ese punto llega, y se le asignó un valor (índice de intercepción del vecindario = IV). De entre varios estimadores del ambiente lumínico, el factor de luz difusa anual es el que mejor se relaciona con el IV. Esta relación es significativa solamente dentro de tres de cinco de los parches del mosaico de la selva que fueron estudiados. En los otros dos, la interferencia de A. mexicanum está presente, pero no es el principal determinante del ambiente lumínico. Se evaluó el posible efecto de la interferencia de las palmas sobre la vegetación inferior a 1 m de altura. El IV se correlaciona con la cobertura, número de individuos y número de especies en este estrato. Se estudió también la relación entre el IV y la ocurrencia espacial de brinzales de dos especies arbóreas (Pseudolmedia oxyphyllaria y Poulsenia armata (Moraceae)) a través de un análisis estático. Se compararon las distribuciones de frecuencias de brinzales encontrados en vecindarios con diferente IV asociado, con una distribución observada al generar puntos al azar en el sotobosque. La distribución de P. oxyphyllaria difiere significativamente de la aleatoria. Los brinzales tienden a ocurrir en sitios de alto IV. La distribución de P. armata no difiere de ninguna otra. De los componentes incluidos en el IV, el número de palmas y la distancia de las copas de las palmas son responsables de las diferencias. Se discute la relevancia de estos resultados en el contexto de las hipótesis de estructuración de las comunidades arbóreas tropicales.



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

## 1. INTRODUCCION

En cuestión de diversidad de especies arbóreas, existe una gran gama de comunidades, desde los bosques boreales, en donde coexisten dos o tres especies por hectárea, hasta los bosques tropicales, en donde coexisten cientos de ellas (Gentry 1988). Explicar las causas de este tipo de diferencias entre ecosistemas es una de las tareas de la ecología contemporánea. Sin embargo, y tal vez debido a que la ecología se enfocó al estudio de los sistemas templados antes que al de los tropicales, resulta más intrigante la alta diversidad del trópico que la baja diversidad de las zonas templadas. A pesar de ello, el conocimiento ecológico de los bosques tropicales es escaso ya que por muchos años, su estudio, y el de los bosques en general (Noy-Meir 1987), consistió de descripciones de historia natural, y sólo recientemente se ha formalizado, e integrado con la teoría ecológica contemporánea. Dentro de este marco, la ecología tropical tiene entre sus objetivos conocer y evaluar las fuerzas, que dentro de un mismo nivel trófico, el autotrófico, intervienen en la estructuración de las comunidades arbóreas.

El presente trabajo pretende evaluar algunos aspectos de una de las fuerzas que, presumiblemente, interviene en la estructuración de las comunidades arbóreas de las selvas húmedas: la interferencia lumínica. En particular, se trata de conocer el papel que podría desempeñar una especie de alta jerarquía estructural, en la organización de la comunidad arbórea, y explorar la idea de la ocurrencia de especies claves (sensu Paine, 1966), dentro del nivel autotrófico, en las selvas. Con este propósito se usó la palma arborescente Astrocaryum mexicanum Liebm. (Palmae), una especie abundante del sotobosque de la selva de Los Tuxtlas, para evaluar el papel, que por efecto de interferencia lumínica, podría jugar en la estructuración de la comunidad arbórea. La exploración de este papel se logró mediante la elaboración de un modelo geométrico de la disposición espacial de las copas de la palma, que permitiera cuantificar su intercepción de la luz. El modelo fue calibrado con datos del ambiente lumínico del sotobosque ( $h = 0.9$  m) y utilizado para explorar el efecto de interferencia sobre el establecimiento y permanencia de plántulas y brinzales de especies arbóreas, y otras plantas pequeñas del sotobosque. A lo largo de este trabajo, se denomina intercepción lumínica a la oclusión de la luz, e interferencia al efecto biológico consecuente.

El trabajo representa una extensión de los estudios realizados sobre la ecología de poblaciones de Astrocaryum mexicanum en Los Tuxtlas, Veracruz (Piñero et al. 1977 y 1984; Piñero y Sarukhán 1982; Sarukhán 1978 y 1980; Sarukhán et al. 1985; Martínez-Ramos et al. 1988; Martínez-Ramos et al. 1989a y b). Se ha estructurado de la siguiente manera: como antecedentes, en primer lugar, se presenta una revisión de la teoría de la ecología de comunidades, restringida a las interacciones bióticas dentro de un mismo nivel trófico, en lo que concierne al problema de la coexistencia de especies. En segundo lugar, se hace una

revisión de este tema, enfocada a la comunidad arbórea de las selvas húmedas, y se esboza la historia de la idea de gremios de árboles tropicales. En seguida, se revisa la información sobre las relaciones entre A. mexicanum y el resto de la comunidad arbórea en Los Tuxtas. Finalmente, se examina el conocimiento actual del ambiente lumínico del sotobosque de las selvas húmedas. Posteriormente, se desarrolla el modelo propuesto para cuantificar la intercepción de la luz por A. mexicanum y el posible efecto de interferencia (sensu Harper, 1977) en la comunidad arbórea.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1 La competencia como fuerza estructuradora de las comunidades

Uno de los fundamentos de la teoría ecológica es el principio de exclusión competitiva. Este principio predice que en una situación de competencia interespecífica, donde las especies se disputan un recurso limitado, permanecerá en la comunidad la especie que logre acaparar el uso del recurso, excluyendo a las otras (Giller 1984). Por ende, una de las preocupaciones principales de la ecología es explicar la ubicua coexistencia de especies.

La teoría clásica de competencia (Chesson y Case 1986) sugiere que la coexistencia de dos o más especies es posible cuando los recursos cuya disponibilidad limita el crecimiento poblacional continuo, son consumidos en proporciones diferentes por las especies. El razonamiento es que siempre que existan estas diferencias, llamadas diferencias de nicho, las especies agotarán sus propios recursos, limitando su crecimiento poblacional, antes de agotar los recursos de otras especies (Giller 1984). Este razonamiento implica que el tamaño de la población de cada especie está regulado intraespecíficamente, conduciendo a una situación de coexistencia en equilibrio. Por lo tanto, la teoría clásica sostiene que el equilibrio y la coexistencia de las especies son consecuencia de las diferencias de nicho entre las especies.

Existen varias modificaciones a la teoría clásica que sugieren que algunas diferencias en el hábitat o en la historia de vida de las poblaciones son también suficientes para constituir diferencias entre nichos (Chesson y Case 1986). Alternativamente, se han propuesto hipótesis, denominadas "de no equilibrio", que opuestamente, se basan en las semejanzas entre las especies para explicar su coexistencia (Sale 1977; Hubbell y Foster 1986a). En general, se presupone que dichas semejanzas retardan la exclusión competitiva, al hacer la interacción cuasi-simétrica, o la evitan completamente (Sale 1977; Hubbell y Foster 1986a). En ninguno de los casos se presupone la existencia de mecanismos de regulación intraespecífica de los tamaños poblacionales, ni la ocurrencia de un equilibrio. Según estas teorías, las poblaciones son afectadas, más determinadamente, por fuerzas denso-independientes; el número de especies en un momento dado es el resultado de balances entre las tasas de extinción y colonización en una localidad.

Las teorías de equilibrio y no-equilibrio parten de supuestos muy diferentes, así como también son diferentes las predicciones en cuestión de equilibrio y estabilidad comunitaria a las que se llega en cada caso (Chesson y Case 1986). Sin

embargo, todas ellas presuponen la ocurrencia de interacciones competitivas interespecíficas como proceso determinante de la estructura de la comunidad.

Dentro de la teoría de competencia, se utilizó el concepto de "gremio" o "grupo ecológico" para referirse a aquel "conjunto de especies que utilizan un recurso particular de una manera funcionalmente similar" (Giller 1984). Debido a esta putativa similitud en la explotación de un recurso, se predijo que las especies integrantes de un gremio interactúan más intensamente entre sí que con el resto de la comunidad, constituyendo "el foro de las más intensas interacciones entre especies" (Pianka 1982; Giller 1984). Como consecuencia de ello, en un gremio pueden asociarse grupos filéticos tan disímiles como las hormigas y los roedores granívoros, o también distanciarse especies de un mismo grupo filético, como el de pinzones en las islas Galápagos, hasta explotar recursos muy diferentes (Roughgarden y Case 1986). Por lo mismo, la determinación de gremios es de importancia fundamental en la ecología de comunidades. Sin embargo, dentro de las diferentes hipótesis de organización de las comunidades, el concepto de gremio tiene bases e implicaciones contrastantes. Para las hipótesis de equilibrio, un gremio se encuentra constituido por especies que coexisten al especializarse cada una, en explotar un pequeño ámbito del espacio de recursos (Giller 1984; Denslow 1980, 1987), mientras que para las hipótesis de no-equilibrio, el gremio se encuentra conformado por especies generalistas, que coexisten al explotar, de una manera muy similar, el mismo gran ámbito de recursos (Sale 1977; Hubbell y Foster 1986a).

## 2.2 La estructura de las comunidades arbóreas tropicales

También en el estudio de la estructuración de las comunidades de árboles tropicales, se han sugerido hipótesis de coexistencia que se basan en diferencias entre los nichos (Denslow 1980, 1987; Orians 1982), así como otras que suponen semejanzas entre ellos (Hubbell y Foster 1986a). En todos los casos, se ha presupuesto la ocurrencia de fuertes interacciones competitivas interespecíficas.

En lo que respecta a la caracterización de gremios de árboles tropicales, se han sugerido ideas muy diferentes. Por una parte, se ha propuesto que estos gremios no son sino los extremos de un continuo de estrategias de regeneración (Whitmore 1978; Hartshorn 1978) que se reparten el recurso lumínico, principalmente (Denslow 1980, 1987), o mineral (Orians 1982). Por otra parte, se ha propuesto que los gremios constituyen verdaderos grupos de especies que han coevolucionado hacia determinadas estrategias de regeneración (Martínez-Ramos 1985) que están separadas funcionalmente por compromisos (Hubbell y Foster 1986a).

Sin embargo, estas ideas no son exclusivamente conclusiones basadas en observaciones, sino también predicciones basadas en

suposiciones respecto a cómo interactúan en competencia las poblaciones de árboles tropicales. Las pruebas no son abundantes, ni apuntan en un solo sentido. Sin embargo, en el sotobosque de los bosques húmedos tropicales, en donde se establece la regeneración de muchas especies, aparentemente el principal recurso limitante es la luz (Pearcy 1983; Denslow 1987; Chazdon 1988). El ambiente lumínico, como recurso, es muy particular, por lo que las posibles interacciones competitivas, y sus consecuencias evolutivas, han de ser muy particulares. Si es así, los gremios de árboles tropicales muy probablemente no se apegan a las predicciones de modelos basados en interacciones idealizadas, como lo están muchos de los anteriores.

### 2.3 Breve historia de las ideas sobre la estructuración de las comunidades arbóreas tropicales

Budowski (1963, 1965) definió grupos de especies con base en su presencia en diferentes etapas de la sucesión que ocurre a partir de una perturbación humana: pioneros, secundarios tempranos, secundarios tardíos y climax. A su vez, reconoció estas etapas con base en una serie de características florísticas, fisonómicas y estructurales: forma de la copa, tolerancia a la sombra, producción, dispersión y latencia de semillas, hábito decíduo u otro de las hojas, tamaño de estas, presencia de regeneración de las especies dominantes, crecimiento en altura y diámetro de los individuos, edad máxima de los dominantes y dureza y peso de la madera. Sin embargo, él se preocupó por definir las características de la comunidad en cada etapa seral más que aquellas propias de las especies. Así, los grupos ecológicos que sugiere son grupos de especies que coocurren en la sucesión antes que grupos de especies que comparten características ecológicas.

El énfasis en propiedades comunitarias tiñó también la visión de la dinámica de la selva que tuvo Budowski (1965). Para él, la sucesión es un factor que determina la distribución y abundancia de las especies conjuntamente con factores más ortodoxos como el clima, suelo, relieve, geología y dispersión de semillas. Bajo este punto de vista, en la comunidad de especies climax, se crean nichos que permiten la persistencia de especies pioneras y secundarias.

Con un enfoque semejante, Van Steenis (1958) sugirió la existencia de propiedades comunitarias que lo llevaron a comparar la selva con un organismo. Van Steenis distinguió, dentro de la comunidad arbórea, una clase de árboles que crecen en sitios perturbados y que son incapaces de regenerarse in situ. A estas especies las llamó especies nómadas. A las especies restantes, constituyentes de la matriz del bosque y capaces de regeneración in situ, las llamó driadas. Las especies nómadas, en su opinión, son necesarias para sanar las heridas del bosque producidas por aperturas del dosel, y tienen requerimientos (requieren de luz para germinación y crecimiento) que son satisfechos en áreas

restringidas del bosque. Como los pioneros de Budowski, los nómadas de van Steenis son ocupantes de hábitats temporales y parecen ser especies permitidas por la comunidad de driadas, que son los habitantes permanentes del bosque. Sin embargo, a diferencia de Budowski, van Steenis distinguió que cada especie posee una tolerancia autoecológica propia e independiente del superorganismo comunitario, y sugirió que la interacción autoecológica entre las especies produce el balance ecológico observado. Más particularmente, van Steenis observó -aunque también lo hizo Budowski- que las especies nómadas son tolerantes a climas estresantes y suelos ásperos.

La selva, como toda comunidad arbórea, esta sujeta a un proceso de reemplazamiento de árboles, a través de la muerte y caída de unos y el establecimiento de otros. Whitmore (1978) definió este proceso como "el ciclo de crecimiento del bosque", identificando tres fases que se suceden: fases de claro, de construcción y de madurez. El ciclo se inicia con la caída de un árbol y la creación consecuente de un claro que pasa a la etapa de construcción al crecer en él un bosque de árboles jóvenes. Estos mismos árboles maduran para llegar a la última fase del ciclo (Whitmore 1978). Este proceso resulta en un mosaico de parches cuyos tamaños se encuentran determinados por el tamaño del claro que les dá origen; la caída repentina de un árbol produce un claro grande, mientras que el desprendimiento de ramas y partes de un árbol dañado, moribundo o muerto produce claros más pequeños (Whitmore 1978). Más adelante, Whitmore (1989) elaboró sobre su modelo del ciclo de crecimiento: la muerte de los árboles climax producen claros grandes que son ocupados por árboles pioneros que al entrar a una etapa degenerativa producen claros pequeños que son ocupados por árboles climax. Esta elaboración resulta en un ciclo mayor, en el que alternan claros grandes y pequeños.

Whitmore (1978) propuso que este ciclo de crecimiento del bosque es un importante determinante de las características morfológicas y fisiológicas de las especies arbóreas. Con el antecedente de los experimentos de Kramer (1926, 1933, in Whitmore 1978), en los que se determinó que los claros pequeños son ocupados por especies del bosque primario, mientras que en los claros grandes estas especies son suprimidas por especies invasoras, Whitmore (1978) observó que los claros pequeños son colonizados por especies presentes como plántulas y brinzales, mientras que los claros grandes son colonizados por especies que estando ausentes del sotobosque, germinan con la apertura del claro. A estos grupos de especies los llamó respectivamente, tolerantes a la sombra y demandantes de luz, siendo estos conceptos ya usados anteriormente por forestales (Whitmore 1978). Para Whitmore (1978) este hecho significaba que si las especies del primer grupo son capaces de regenerarse in situ, las del segundo son especies equipadas para explotar espacios abiertos y áreas perturbadas. Whitmore (1978) sugirió que para cada grupo existen otras características relacionadas que forman síndromes, y equiparó los síndromes pionero y tolerante a la sombra con los

síndromes r y K utilizados por los zoólogos. No obstante que la conceptualización de estos grupos nació de la creencia de que sus estrategias de regeneración requieren claros de distinto tamaño, Whitmore (1989) reconoció posteriormente que especies de ambos grupos son capaces de regenerarse en claros grandes, pero siguió apoyando la antigua dicotomía, como una división natural, en un hecho de consecuencias ecológicas: la abundancia de individuos de especies con una u otra estrategia varía con los cambios en el régimen de perturbación. En algunos bosques de Nueva Guinea, con altas tasas de perturbación, las especies más abundantes son las demandantes de luz; en los bosque de Borneo y Surinam, con bajas tasas de perturbación, predominan las especies tolerantes a la sombra (Whitmore 1989).

Por otra parte, Whitmore (1978) afirmó que todas las especies difieren entre sí, ya sea en su tasa de germinación o en el tamaño y morfología de sus plántulas, y que diferentes especies tienen éxito en claros de diferente tamaño. Sugirió también que los síndromes por él propuestos no son dos categorías exclusivas y bien definidas, sino extremos de un gradiente. Sin embargo, en la actualidad reconoce sólo dos grupos de especies, basado en una sola de sus características: especies de germinación heliófila y especies de germinación ombrófila (Whitmore 1989).

Las observaciones en el campo llevaron a varios investigadores (Ricklefs 1977; Strong 1977; Whitmore 1978; Hartshorn 1978; Denslow 1980) a considerar los claros como un recurso necesario para la regeneración de la mayoría de las especies arbóreas. Quienes se guiaron por los supuestos de la teoría clásica, que predice situaciones de equilibrio, consideraron entonces a los claros como un recurso limitante y regulador de la regeneración de estas especies (Denslow 1980, 1987).

Hartshorn (1978) se preguntó cómo utilizan tantas especies este mismo recurso sin que se excluyan competitivamente entre ellas. Ya que los claros son áreas favorables a la colonización, él sugirió que dicho recurso podría teóricamente ser agotado por pocas o incluso una sola especie de árbol pionero -especies de gran capacidad invasora, rápido crecimiento, precocidad y alta producción de semillas. En su concepción, la coexistencia de las especies es permitida por la naturaleza impredecible, en espacio y tiempo, de los claros. En un ambiente en el que la aparición de claros es impredecible -en tamaño, distribución espacial y ocurrencia temporal-, cualquier especie se encuentra restringida en su potencial colonizador de claros debido a que el número de propágulos que produce es finito en tiempo y espacio. Esta es una hipótesis que no requiere, ni predice, una situación de equilibrio, ni diferencias entre las especies para explicar su coexistencia. Sin embargo, Hartshorn (1978; 1980) reconoció diferencias entre grupos de especies, basado en el grado de dependencia que tienen de los claros para su regeneración. Primeramente, a las especies que dependen de claros las llamó intolerantes a la sombra, aunque también describió estas especies

como incapaces de sobrevivir en la sombra como juveniles supresos). En seguida y basado en "numerosas diferencias adaptativas" (Hartshorn 1980), él dividió este grupo en especies pioneras (descritas anteriormente) y especies de claros. Reconoció la existencia de las especies que no dependen de claros, las tolerantes a la sombra de Whitmore, y dentro de ellas, describió las especies intermedias, que sólo requieren incrementos en luz para su reproducción, y las especies completamente tolerantes. De esta manera, Hartshorn ordenó los grupos de especies arbóreas a lo largo de un gradiente de dependencia de claros paralelo al cual estableció un gradiente de tamaños de claro en los que se regeneran dichas especies (Hartshorn 1978; 1980). De acuerdo a esto, las especies pioneras requieren de claros grandes a lo largo de todo su desarrollo, así como las "especies de claros" requieren claros más pequeños durante algunas etapas de su vida, mientras que las especies tolerantes no requieren de claros, sino solamente de ligeros incrementos de luz. Tal vez esta ordenación entre grupos respecto al tamaño de claro lo llevó a proponer (Hartshorn 1978) que hacia el interior de estos grupos, en especial dentro del grupo de especies de claros, existe también un gradiente en el tamaño de claro en el que las diferentes especies se regeneran.

Denslow (1980) sugirió más explícitamente la hipótesis de relación entre la dependencia de las especies por los claros y el tamaño de claros en los que se regeneran, al menos al nivel de grupos de especies. Las especies que requieren de claros en todas las etapas de su ciclo de vida generalmente se regeneran en claros grandes, mientras que las especies que son capaces de establecerse como plántulas en el sotobosque requieren de claros pequeños para su crecimiento. Las especies que no requieren claros para completar su ciclo de vida se regeneran en el sotobosque. Basada en esta hipótesis, Denslow (1980) sugirió la ordenación de todas las especies arbóreas y sus estrategias de regeneración a lo largo de un gradiente que corresponde al tamaño de claros que colonizan, hecho que queda explícito en la nomenclatura que utiliza para sus grupos de especies: especialistas de claros grandes, especialistas de claros pequeños y especialistas del sotobosque.

A pesar de que en este esquema las especies se ordenan a lo largo de un continuo con solo dos extremos (claros muy grandes por un lado y claros formados por los espacios entre las hojas por el otro), Denslow (1980) reconoció tres grupos de especies y propuso que cada grupo constituye una estrategia de regeneración, caracterizada por un síndrome. Sin embargo, sugiere también que existe todo un continuo de síndromes asociados al gradiente constituido por claros de diferente tamaño. De acuerdo a Denslow, las características de cada síndrome están correlacionadas con las características ambientales y de distribución del tamaño de claro del que es propio, es decir, estas características aparentemente adaptan a la especie al ambiente de ciertos claros.

Por otra parte, en este esquema, cada especie permanece confinada a una porción de la escala de tamaños de claro debido a que sus características constituyen un compromiso adaptativo entre claros de diferente tamaño (Denslow 1980). En resumen, se trata de una hipótesis de equilibrio que se basa exclusivamente en las diferencias de nicho para explicar la coexistencia.

Orians (1982) llevó más allá las ideas de especialización en claros, al sugerir que existen especies adaptadas a las condiciones particulares de tres zonas en cada claro: la raíz, el fuste y la copa del árbol caído. Su énfasis no residió en las diferencias en el ambiente lumínico de estas zonas, sino en una serie más extensa de diferencias ambientales.

Brokaw (1987) ha apoyado empíricamente la hipótesis de diferenciación de las especies arbóreas con relación al tamaño de los claros. Él ha sugerido que existe un continuo de estrategias de regeneración, que corresponde al gradiente de tamaño de claros. La ordenación de especies en este gradiente de regeneración requiere de propiedades (tasa de crecimiento, área de dispersión) y trae consecuencias (abundancia, dinámica poblacional) que son propios de cada estrategia (Brokaw 1987).

En general, estos autores manejan, en ocasiones implícitamente, una serie de conceptos que talvez son más concisamente descritos por Pickett (1983). En palabras de Pickett (1983), "la dinámica de la vegetación de las selvas es concebida como un proceso de creación y cierre de claros". Este es un proceso comunitario con repercusiones a nivel de las poblaciones de árboles, ya que las diferentes especies muestran una variedad de respuestas a estos claros (Pickett 1983). "El resultado más importante de la formación de claros, en un sentido ecológico, es que diferentes especies tienen éxito en claros de diferente tamaño, de tal manera que las especies pueden clasificarse de acuerdo al tamaño de claros en el que usualmente tienen éxito". A juicio de este autor, "esta clasificación es más apropiada para entender el papel de las diferentes especies en la dinámica de bosques no explotados, mientras que la clasificación análoga, enmarcada en un continuo de mayor a menor capacidad invasora, es más apropiada a la dinámica de la vegetación posterior a la explotación". Sin embargo, él mismo reconoce los pormenores de una clasificación simplista, en especial dados los "comportamientos compensatorios y requerimientos de las diferentes especies", y sugiere que la caracterización del "nicho de regeneración", *sensu* Grubb (1977), permitirá el refinamiento de esta clasificación.

Bajo consideraciones un tanto diferentes, Martínez-Ramos (1985) reconoció tres grupos de especies arbóreas que justificó como puntos de convergencia ecológica. Como los autores anteriores, él asoció estos grupos con diversos gradientes demográficos, como longevidad y tamaño de claros en que se regeneran, pero talvez los identificó más plenamente por sus estrategias de asignación energética. Para Martínez-Ramos (1985), los pioneros son especies que canalizan sus recursos hacia el crecimiento, reproducción y dispersión de semillas,

mientras que los nómadas los canalizan hacia la sobrevivencia, y los tolerantes, hacia la adquisición de tejidos fotosintéticos.

Hubbell y Foster (1983; 1986a) analizaron los patrones de distribución a gran escala, de individuos mayores que 20 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.), de un gran número de especies. A través de estos patrones, es posible estudiar la asociación entre el establecimiento de individuos de cierta especie y las características del ambiente, y así describir el nicho de tal especie, y el gremio al que pertenece. Ellos encontraron tres patrones generales de distribución, pero conceden que "la mayoría de las especies parecen tener sus propios patrones individuales de distribución y existen solamente ligeras asociaciones con hábitats particulares en algunas especies" (Hubbell y Foster 1983). Algunas especies muestran una distribución aleatoria, pero la mayoría exhiben una distribución agregada en el espacio.

Con respecto a las especies con distribución aleatoria, que por lo tanto no parecen estar asociadas a característica alguna del paisaje, los autores sugieren que "todos los sitios son igualmente buenos para su establecimiento y maduración". Estas especies no parecen tener nichos bien definidos. Entre las especies con distribución contagiada, algunas se asocian a características particulares del paisaje, como la topografía o los suelos (Hubbell y Foster 1983). Se puede decir que las especies que se asocian a una misma característica comparten un mismo nicho de hábitat (sensu Grubb, 1977) y conforman así un gremio. Otras especies tienen distribuciones asociadas a ambientes más particulares, como los claros, los bordes de los claros, o incluso sitios sombreados del sotobosque (Hubbell y Foster 1986a), conformando respectivos gremios. Sin embargo, muchas otras especies no se asocian con característica ambiental alguna. De estas especies, los autores sugieren que posiblemente su establecimiento "esta fuertemente influenciado por factores históricos transitorios, tales como perturbaciones por la caída de árboles, o por la reciente expansión a partir de pocos ancestros colonizadores, y no por condiciones microclimáticas fijas" (Hubbell y Foster 1983).

Por otra parte, Hubbell y Foster (1986a) realizaron un análisis de la composición florística del vecindario arbóreo de un árbol promedio para varias especies, y encontraron que este vecindario es sumamente rico en especies, pero también es sumamente variable. Por lo tanto, la probabilidad de que individuos de dos especies particulares se encuentren frecuentemente es muy baja. Ellos sugireren que esta impredecibilidad constituye una presión selectiva semejante para todas las especies; presión que ha de resultar en una evolución convergentem, contraria a la diferenciación de nichos. Por esto, estos autores sugieren que las especies que integran un mismo gremio, comparten morfologías y fenologías similares que les permiten "resolver los problemas fisiológicos básicos para su sobrevivencia dentro de las amplias zonas adaptativas de su gremio de historia de vida". También afirman que la fuerte

convergencia de las especies, en gremios, se debe a que existen pocas maneras de ser un árbol tropical, ya que ocurren grandes discontinuidades adaptativas y compromisos entre las mismas. Por lo tanto, predicen la existencia de pocos gremios (Hubbell y Foster 1986a).

Sin embargo, estas conclusiones se desprenden de la observación de patrones estáticos a gran escala, muy diferentes a aquellos que se pueden obtener de estudios poblacionales más minuciosos. En la región de Los Tuxtlas, Veracruz, en el sureste de México, se han realizado varios estudios poblacionales de la palma arborescente Astrocaryum mexicanum, que servirán de base para probar algunas hipótesis sobre las interacciones entre las especies arbóreas tropicales.

#### 2.4 La estructura de la comunidad arbórea en Los Tuxtlas

Desde los primeros estudios de la comunidad arbórea en Los Tuxtlas, se puso de manifiesto la ubicuidad de la palma arborescente Astrocaryum mexicanum, que en cuadros de 600 m<sup>2</sup>, alcanza densidades equivalentes a entre 300 y 1230 individuos (>3.3 cm d.a.p.) por hectárea (Piñero et al. 1977); densidades que constituyen entre el 20 y el 61% del total comunitario (Piñero et al. 1977). En materia de cobertura, la relación cobertura/área de muestreo, para A. mexicanum, registra valores entre 0.25 y 1.28, que corresponden a entre 8 y 45% del total de la comunidad (Piñero et al. 1977). Estos hechos condujeron a la sugerencia de que posiblemente "A. mexicanum juega el mismo papel que las especies características del dosel superior de la selva, y que su influencia en la determinación, tanto de las características fisionómicas y ecológicas de la comunidad es al menos tan importante, como la de las especies que se consideran dominantes de la comunidad" (Piñero et al. 1977). En este estudio se observó también, que la disminución de la importancia de la palma en diferentes sitios es acompañada por un "incremento general de especies del estrato inferior, especialmente por el incremento de individuos de Faramea occidentalis (Rubiaceae), sugiriendo un papel importante para A. mexicanum en la estructuración de este grupo de especies del sotobosque, mismo al que pertenece.

Por otra parte, se ha propuesto que el mayor efecto que A. mexicanum puede tener sobre la comunidad, es a través de la modificación del régimen lumínico del sotobosque (Sarukhán et al. 1985). La propuesta es plausible ya que Yoda (1974) encontró que para una selva húmeda malaya, la zona entre los 0 y 6 m de altura es aquella en donde decae más rápidamente la radiación lumínica. Esto es debido a la mayor densidad de área foliar, o a la más eficiente intercepción de la luz, que ejercen las frondas horizontales de las palmas (Yoda 1974).

Estudios subsecuentes exploraron el posible papel de la palma en la estructuración de la comunidad arbórea. En cuadros de 600 m<sup>2</sup>, existe una relación inversa entre la cobertura de

Astrocaryum mexicanum y el número de otras especies arbóreas (Sarukhán et al. 1985), sugiriendo un efecto diferencial sobre las especies. En cuadros de una hectárea, se observa una relación inversa entre el número de palmas y el número de brinzales (ind. >10 cm diámetro a la altura del pecho -d.a.p.) de otras especies (Piñero et al. 1986). Este último dato es cuanto más interesante porque se observa que las altas densidades de palmas, y consecuentes bajas densidades de otras especies, se encuentran en los sitios con mayor grado de perturbación, en donde presumiblemente deberían encontrarse altas densidades de brinzales de especies demandantes de claros (ver e. g. Brokaw 1985). Es posible entonces que la agregación de palmas, promovida por la apertura de un claro, produzca un dosel cerrado que limita diferencialmente la regeneración de las especies demandantes de claros. Sin embargo, investigaciones posteriores revelaron que las altas densidades de palmas se correlacionan con bajas densidades de especies arbóreas tanto del dosel inferior como del dosel superior, pero con altas densidades de especies de claros (Martínez-Ramos dat. no publ.). En conclusión, A. mexicanum podría afectar la distribución y abundancia de especies de diversos grupos ecológicos. Uno de los objetivos de esta tesis es explorar estas relaciones entre grupos ecológicos de árboles tropicales.

## 2.5 El ambiente lumínico del sotobosque

La luz es a menudo el principal factor limitante (Pearcy 1983; Chazdon 1988) y regulador (Denslow 1987) de los procesos del sotobosque, y sin embargo, es aún un factor poco entendido. El régimen lumínico del sotobosque está determinado tanto por la variación estacional, intrínseca al aparente movimiento del sol, y por las condiciones climáticas transitorias que modifican la intensidad y composición espectral de la radiación solar, así como por la estructura del bosque (Horn 1970; Pearcy 1983; Chazdon y Fetcher 1984; Canham 1988). La conjugación de estas variables produce gran heterogeneidad en el ambiente lumínico, que es la razón de que su estudio sea tan complejo.

Por mucho tiempo, se ha presupuesto que la luz esta compuesta por dos factores: luz de sombra y luz de rayo de sol, o más comúnmente, luz difusa y luz directa. Aunque esta distinción fue útil en el reconocimiento de la variación en la intensidad de la luz, operacionalmente puede resultar en subestimaciones del ambiente lumínico (Anderson y Miller 1974). La descomposición de la luz en dos factores dificulta también las comparaciones entre diferentes sitios; en un bosque maduro, Evans (1939) observó que un sitio con mayor intensidad de luz difusa que otro, puede experimentar también menor frecuencia de luz directa.

En lo que respecta a la luz directa, su misma consideración fue objeto de polémica por autores que la consideraban innecesaria e incluso equivocada, ya que su intensidad parecía anormal y fortuitamente variable (Walton 1936, in Evans 1956).

Para resolver tal problema, Evans et al. (1960) sugirieron mediciones prolongadas del factor de luz directa.

Otra dificultad en la descripción de ambientes lumínicos es la reproducibilidad de las mediciones. Algunos estudios tempranos investigaron esta situación para el factor de luz difusa, y concluyeron que, en condiciones nubladas, existe relativa estabilidad y reproducibilidad espacial (Evans 1939) y temporal (Evans et al. 1960) en los patrones de luz difusa del sotobosque. En condiciones nubladas, se puede esperar que, en un mismo punto, la luz difusa varíe por efecto del grado de nubosidad. Sin embargo, de acuerdo a Evans et al. (1960), a pesar de esta variación, las relaciones de intensidad entre diferentes puntos se conservan. En cuanto a la relación de los patrones de luz difusa en condiciones nubladas y soleadas, Evans (1939) sugirió que las relaciones de intensidad entre diferentes puntos se conservan, pero Evans et al. (1960) encontraron que dichas relaciones se pierden.

En cuanto a la luz directa, debido a la dificultad en su medición, tempranamente se exploró la posibilidad de predecirla con base en las mediciones de luz difusa. Para ello, se estudió la relación entre la intensidad de ambos factores en un mismo sitio. Los resultados fueron diversos; mientras que algunos estudios han sugerido su correlación (Sasaki y Mori 1981), otros han notado su ausencia de correlación (Evans 1939; Evans et al. 1960). Teóricamente, estos factores son independientes (ver sección 3.1), lo que es evidente si se piensa que la intensidad de la luz difusa puede aumentar en días nublados, mientras que la luz directa necesariamente disminuye (Anderson 1964). Chazdon y Fetcher (1984) encontraron que la razón guardada entre la luz del sotobosque y la de un claro es mayor en días nublados que en días despejados (Chazdon y Fetcher 1984), lo que sugiere que la razón entre luz difusa y directa es diferente entre estos sitios.

Un factor más de complejidad en el estudio de ambientes lumínicos es la naturaleza espectral de la luz. En muchos casos, dos ambientes lumínicos comparables en intensidad pueden corresponder, por diferencias en su composición espectral, a dos situaciones biológicas muy diferentes (Evans 1939; Chazdon 1988). El mismo paso a través de las nubes o del follaje afecta la composición espectral de la luz. La nubosidad es, pues, un modificador importante del ambiente lumínico. Otros efectos de la nubosidad han sido mencionados por Chazdon y Fetcher (1984). En Costa Rica, ellos observaron que la alta irradiación, producto de la mayor elevación solar en el verano, puede ser mitigada por nubes, comunes en esa estación del año. Sin embargo, en otros lugares, estos factores se conjugan de diferentes maneras; en Los Tuxtlas, las bajas latitudes solares de invierno son acompañadas por condiciones de gran nubosidad (Estrada et al. 1985), resultando en ambientes de baja luminosidad. El efecto de las nubes puede ser tal que la variabilidad diaria, dependiente de la nubosidad, es mayor que la variabilidad estacional, dependiente de la elevación solar (Chazdon y Fetcher 1984).

No obstante las dificultades que acompañan la complejidad de esta materia, su estudio puede facilitarse si se conocen las variables relevantes a la pregunta que se plantea; no todas las variables son pertinentes a una pregunta, y hay algunas que son suficientes para una respuesta. En estudios de fotosíntesis y ganancia de carbono, las unidades de luz apropiadas son flujo de quanta. Si se trata de estudios de balance energético o relaciones hídricas, son más apropiadas las unidades de energía, y en el caso de estudios de tasas de crecimiento, supervivencia y reproducción, los estimadores apropiados son por ciento de cielo abierto o total de minutos potenciales de luz directa (Pearcy 1983; Chazdon 1987).

Algunos estudios del ambiente lumínico del sotobosque han sugerido que la estructura del dosel, o incluso la cobertura de alguna especie particular, tiene un papel determinante del ambiente lumínico. Evans (1939) sugirió que la baja incidencia de períodos de alta intensidad lumínica (rayos directos), en bosques sucesionales, era debida al "parejo y continuo, aunque no denso, dosel de Musanga smithii". Horn (1971) sugirió que el trayecto íntegro de la sucesión en bosques, se debe a los cambios en las condiciones lumínicas, ocurridos por efecto de las diferencias en la cobertura de las diversas especies arbóreas. Otros estudios han sugerido este papel para la vegetación del sotobosque. Yoda (1974) obtuvo el perfil vertical de luz para una selva, y lo ajustó a una función con cuatro pendientes distintas. Cada pendiente corresponde a un coeficiente de extinción de luz, y ya que dicho coeficiente permanece constante mientras la densidad de área foliar no cambie, Yoda sugirió que el dosel de la selva se divide en cuatro zonas de diferente densidad de área foliar. La primera y la tercera corresponden al dosel de un árbol emergente y al dosel principal bajo este. En ambas capas, la luz se extingue a la misma tasa, mientras que entre ellas existe una capa en donde la densidad de hojas es muy reducida, y la luz permanece casi constante. La última capa corresponde a la zona cercana al suelo (hasta 4-6 m de altura), donde existe gran densidad de palmas, arbustos y brinzales. A esta capa corresponde el mayor coeficiente de extinción, y Yoda (1974) sugiere que esto se debe a "una mayor densidad de área foliar o a una más eficiente intercepción de la luz por las frondas palmares, que se extienden horizontalmente". En La Selva, Costa Rica, se encontró que la cobertura de la vegetación se reducía de 90.4 a 85 % cuando el sotobosque era removido (Marquis et al. 1986). Esto corresponde a una reducción de 36% en la luz que llega al suelo, por efecto de su paso a través del sotobosque. En comparación, en el sitio estudiado por Yoda (1974), el sotobosque interceptaba entre 60 y 70% de la luz que a él llegaba. En efecto, la densidad del sotobosque es muy notable en algunos bosques, como en Los Tuxtlas, Veracruz, en donde la densidad de palmas es tan grande que da la apariencia de haber un palmar dentro de la misma selva (Piñero et al. 1977; Estrada et al. 1985).

La modificación del ambiente luminoso por el follaje no es solamente a través de la intercepción de luz o la modificación de su composición espectral. A causa del efecto de penumbra, el dosel puede reducir parcialmente la intensidad de la luz que lo penetra (Smith et al. 1989), pero extender aparentemente el área de exposición a la misma (Miller y Norman 1971). Esta modificación puede variar por efecto de la forma de las hojas de una planta; su efecto se incrementa cuando las hojas tienen una razón perímetro/superficie elevada (Horn 1971). Las palmas, gracias a sus múltiples y largas pinas, representan el caso extremo de esta situación, exponiendo grandes superficies foliares con una alta relación de perímetro/superficie (obs. pers.). Por efecto de penumbra, una fronda de A. mexicanum, a 1 m o más del suelo, reduce la intensidad de toda la luz directa que pasa a través de ella (obs. pers., calculado con las ecuaciones de Smith et al. 1989).

No obstante la cantidad de sugerencias que prometen resultados interesantes, la intercepción luminica producida por el sotobosque, y por las palmas en particular, no ha sido investigada plenamente. Otro objetivo de esta tesis es producir algunos resultados en este sentido.

### 3. MODELO DE DISTRIBUCION ESPACIAL DE PALMAS

#### 3.1 Indice de intercepción del vecindario de palmas.

Con motivo de evaluar cuantitativamente la modificación del ambiente lumínico producida por las palmas de Astrocaryum mexicanum sobre el sotobosque, se elaboró un modelo de distribución espacial de dichas plantas. Este modelo tiene como base la cuantificación de la obstrucción de la bóveda celeste que para un punto determinado, produce la copa de una o más palmas, y utiliza dicho valor como estimador de la intercepción lumínica de tales copas. Es claro que el argumento fundamental del modelo es la suposición de que la cantidad de luz interceptada por las palmas es función precisa de la proporción de cielo cubierto por ellas.

El siguiente punto a considerar en la construcción del modelo es la decisión de cuál es, teóricamente, el vecindario de palmas que afecta el ambiente lumínico de cierto punto. Ya que la bóveda celeste puede representarse como una superficie hemisférica, este hemisferio es el área inicial de estudio, pero además, es necesario hacer las consideraciones siguientes:

a) aunque el argumento de la proporción de cielo abierto es en general válido en cuanto concierne al factor difuso de la luz, su extensión al factor directo sufre de limitaciones. La luz directa, que proviene directamente del sol, no proviene entonces de todo el cielo, sino que se restringe a una línea en el firmamento, descrita por la trayectoria diaria del sol; la suma de estas líneas a lo largo del año, producen una banda. En la selva de Los Tuxtlas, esta banda tiene como límites 85 grados de elevación al norte, y 49 grados al sur.

b) no obstante que en un lugar abierto, la luz proviene, a lo largo del día, de elevaciones entre 0 a 90 grados al este y oeste, la situación es diferente bajo un dosel. Evans (1939), en bosques tropicales de Nigeria, Ashton (1958), en Brazil, y Pearcy (1983), en Hawaii, observaron que los periodos de luz directa (sunflecks) ocurren durante las 4 a 6 horas alrededor del medio día; en otros momentos, el sol esta oculto debido "a la menguante transparencia del dosel" cercano al horizonte (Evans 1939). Este período de 6 horas corresponde a elevaciones solares superiores a los 45 grados. Anderson y Miller (1974) mencionan que la probabilidad de observar un hueco bajo un dosel, aumenta marcadamente con el ángulo sobre el horizonte, a excepción de cuando las hojas se disponen perfectamente horizontales. Este punto, al referirse a los huecos del dosel, conciernen tanto al factor difuso como al factor directo de la luz.

c) la intensidad de la luz sobre una superficie es función del ángulo entre la trayectoria de la luz y la normal a la superficie, decreciendo con el coseno del mismo. Por lo anterior, se puede suponer que es al medio día cuando la luz incide más intensamente sobre el suelo de la selva.

Por las consideraciones anteriores, se concluye que las obstrucciones capaces de modificar de manera importante el

ambiente luminoso de cierto punto en el sotobosque, son aquellas que se disponen por encima de los 45 grados de elevación con respecto al punto. Esta consideración restringe el área de estudio, originalmente una superficie hemisférica, a la base de un cono invertido de 90 grados, cuyo vertice se sitúa sobre el punto en cuestión (Fig. 1). El modelo debe entonces evaluar la disposición de las palmas cuyas copas se sitúan dentro del cono invertido, y cuantificar la obstrucción que producen del área transversal del cono. El siguiente punto es la cuantificación de dicha obstrucción.

En este punto, las consideraciones pertinentes son las que siguen:

a) la cobertura de la copa de una palma mayor de 1 m de altura es relativamente constante (Piñero et al 1977; Martínez-Ramos, datos sin publicar). Esta es aproximadamente un área circular de 7.25 m<sup>2</sup>.

b) si dicha cobertura es constante, entonces la proporción de bóveda (i. e. sección del cono) que una palma obstruye, depende de la distancia a la que la copa se halla del punto (Fig. 2, recuadro). Alternativamente, se puede considerar que esta distancia constituye el radio que describe una bóveda particular para cada palma, y que la proporción de bóveda que una palma obstruye depende del inverso del área de la bóveda en la que se dispone; el área de una bóveda es función del cuadrado de su radio (i. e. distancia de la copa) (Fig. 2).

c) las copas de las palmas se sobreponen (sin embargo, la incorporación, en el modelo, de este hecho, no modificó de manera importante los resultados, por lo que fue excluido, posteriormente, por la complicación que implica).

d) se hace la suposición de que la cobertura de una copa representa una superficie homogénea, si bien en la realidad tiene huecos en su interior.

El modelo asigna a cada palma (*i*) del vecindario, un índice de intercepción (*I*) que se calcula a partir del área de cobertura de la copa (*C*), y del cuadrado de la distancia del centro de la copa al punto (*r*<sup>2</sup>):

$$I_i = C / (2 * \pi * r_i^2)$$

Por ser constante,  $C / 2 * \pi$  se designa como *k*:

$$I_i = k / r_i^2 \quad (1)$$

Como el modelo no considera la sobreposición de copas, el índice de intercepción del vecindario (*IV*) se calcula como una simple sumatoria:

$$IV = \sum_{i=1}^n I_i \quad (2)$$

### 3.1.1 Calibración del IV

Para calcular el IV teórico de cierto punto, se considera que el vecindario esta compuesto por todas las palmas que disponen su copa, al menos parcialmente, dentro de un cono invertido de 90 grados con vértice en el punto, irrespectivamente de la lejanía de su copa. Sin embargo, esta definición del vecindario se basa en consideraciones teóricas (ver arriba) que posiblemente no son las más adecuadas. Por ello, es pertinente calibrar el IV, a través de la modificación de la definición original del vecindario, basándose en estimaciones directas del ambiente lumínico de los puntos. Una técnica particularmente útil para este propósito, es la basada en fotografías hemisféricas del dosel.

### 3.1.2 Fotografías hemisféricas del dosel.

Esta técnica de estimación del ambiente lumínico consiste en el análisis por computadora de fotografías hemisféricas del dosel (Chazdon y Field 1987). Su fundamento es el análisis de la distribución del follaje del dosel visible en la fotografía; la fotografía es el registro de las obstrucciones del cielo que experimenta el punto donde esta fue tomada. La fotografía es digitalizada y alimentada a una computadora para obtener estimaciones de la intensidad de la luz total anual, así como de sus componentes difuso y directo, en unidades de flujo de fotones fotosintéticamente activos o PPF (moles/m<sup>2</sup>/día<sup>-1</sup>). La fotografía hemisférica es una proyección plana circular de una superficie hemisférica, en este caso de la bóveda celeste. La proyección en cuestión es la proyección de Hill, en donde el ángulo de elevación de cierto objeto en la bóveda celeste, es proporcional al radio en el que se halla en la proyección circular.

Independientemente de la técnica, el factor de luz difusa de cierto sitio es función de a) la distribución de la intensidad de la radiación celeste difusa; b) la distribución de estructuras absorbentes de la luz; y c) la absorbancia, reflectancia y transmitancia de las mismas (Chazdon y Field 1987, Canham 1988). Sin embargo, la técnica fotográfica considera solamente algunos de los anteriores y hace algunas suposiciones simplificadoras (Chazdon y Field 1987). Se hace la suposición de que a) la radiación celeste difusa es isotrópica (es de intensidad uniforme en todo el cielo) y b) que las estructuras absorbentes no transmiten ni reflejan la luz. El componente difuso es calculado entonces a partir de la intensidad de la radiación celeste difusa y la disposición y tamaño de huecos en el dosel. La disposición y el tamaño de estos huecos registrados en la fotografía hemisférica, se utilizan para obtener una proporción ponderada de cielo abierto (Weighted Canopy Openness), es decir, la proporción ponderada de la bóveda celeste que no es interceptada por el

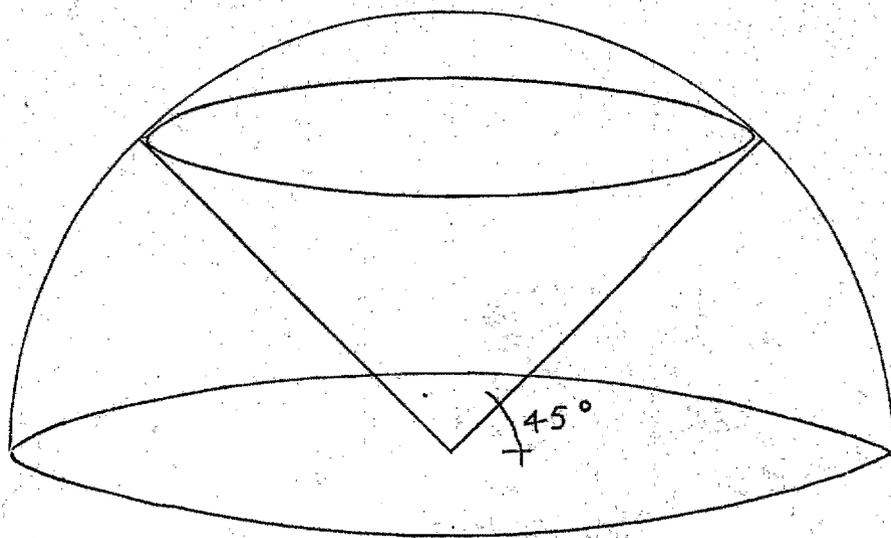
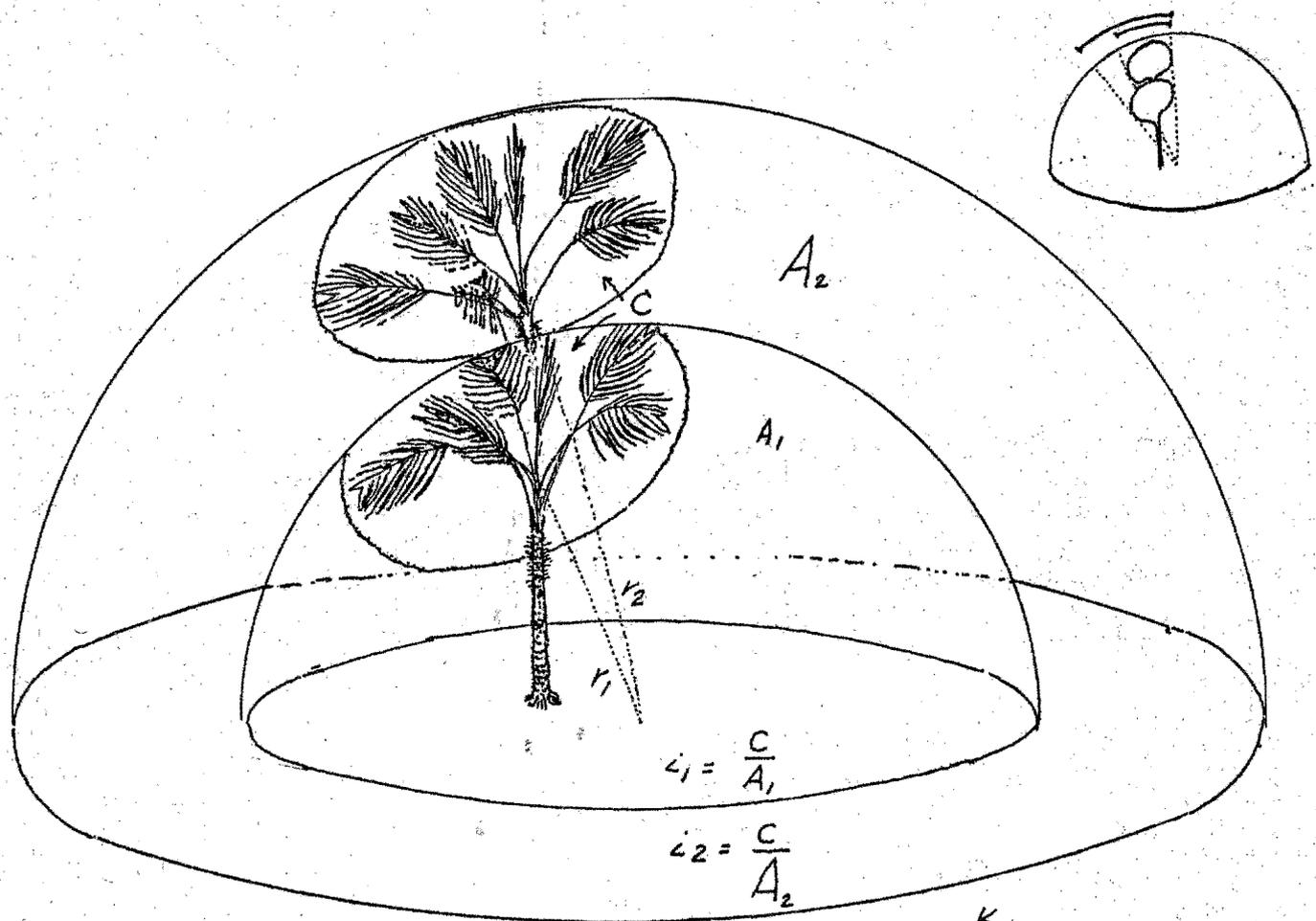


Fig. 1. Origen del cono invertido de intercepción lumínica potencial. El cono está descrito por una línea de 45 grados de inclinación, que gira alrededor de un eje vertical. Dentro de este espacio se sitúa la vegetación que tiene el potencial de obstruir una fracción importante de las aperturas del dosel superior que se experimentan en cierto punto del suelo —vértice del cono— en una selva.



$$A = \frac{4}{2} \pi r^2 \quad L_L = \frac{c}{2\pi r^2} \quad L_L = \frac{K}{r^2}$$

Fig. 2. Obstrucción de la bóveda celeste, producida por palmas de cobertura constante, pero altura variable, sobre un cierto punto del sotobosque. El radio de la bóveda sobre la que se dispone cada palma está determinado por la distancia del punto en cuestión, al centro de la copa de dicha palma. La obstrucción, medida en un índice de intercepción por palma (ii), depende de la cobertura constante de las palmas (c) y del área de la bóveda celeste (A). El área (A) depende de una constante (2 Pi) y del radio de la bóveda celeste, o distancia al centro de la copa.

follaje del dosel. El valor asignado a cada espacio abierto es ponderado por el coseno del ángulo con el que incidirá la luz, que a través de él pase, sobre la superficie horizontal del suelo. Este valor de WCO es multiplicado por el valor de la intensidad de radiación celeste difusa (PFD difuso) de un sitio abierto, para obtener el componente difuso de la luz del sitio en donde fue tomada la fotografía. El PFD difuso de un sitio abierto es calculado como el 15% de su PFD total (ver adelante).

El cálculo del componente directo de un sitio abierto se hace a partir del valor de la intensidad del PFD directo (85% del PFD total) ponderado por el coseno del ángulo de incidencia de la luz sobre la superficie horizontal del suelo. Para calcular el componente directo de un sitio determinado del sotobosque, la técnica simula la trayectoria solar a lo largo de la bóveda celeste y la compara con la disposición de huecos del dosel evidente en la fotografía, registrando el PFD que pasa por todos los huecos que son intersectados por la trayectoria.

La intensidad del PFD total de un sitio abierto es calculada a partir de i) una constante solar, ii) la transmisividad atmosférica, iii) una corrección por la longitud de la trayectoria de la luz por la atmósfera (que depende de la elevación solar), y iv) la proporción de luz visible que es fotosintética (51 % en los trópicos). Se considera que el 85% del PFD total corresponde a luz directa, mientras que el 15% restante corresponde a luz difusa.

Las pruebas realizadas por los autores de la técnica, mostraron que existe una fuerte correlación ( $r=0.911$ ,  $r_s=0.878$ ) entre los valores del PFD total diario estimado mediante esta técnica y aquellos medidos con fotómetros en 32 sitios del sotobosque en Los Tuxtlas (Chazdon y Field 1987). Las mayores diferencias entre los valores observados y estimados se debieron a que el componente directo estimado para varios sitios en sotobosque muy cerrado, sobrestimó el valor real. Por otra parte, las principales fuentes de error de la técnica son a) la distorsión producida por el lente; b) los límites de resolución de la fotografía y del digitalizador de la imagen; c) la mala identificación de áreas abiertas o cerradas; y d) las inexactitudes de las suposiciones tomadas en su elaboración. A estas últimas se añade la suposición de que no existe nubosidad. Una fuente de error particular de la estimación del componente directo, es la inexactitud en la alineación de la fotografía al ser digitalizada (Chazdon y Field 1987).

No obstante, al no considerar la variación atmosférica, esta técnica adquiere una ventaja, pues permite una confiable comparación del ambiente lumínico de diferentes sitios, que no depende de fluctuaciones temporales del clima.

#### 4. MATERIALES, METODOS Y LOCALIDAD DE ESTUDIO

##### 4.1 Localidad de estudio

El trabajo de campo se realizó en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, del Instituto de Biología, UNAM (Lot Helgueras 1976; Estrada *et al.* 1985). La estación se localiza en la región de Los Tuxtlas, Ver., en el km 33.5 km de la carretera de Catemaco a Monte Pio. La estación esta situada en la vertiente barlovento del volcán San Martín, a 3 km de la costa del Golfo de México. Su posición geográfica es de 95° 04' de longitud oeste y 18° 34' de latitud norte (Fig. 3).

El paisaje de la estación es notablemente accidentado, con variaciones en elevación de 150 a 530 m s.n.m., esta última correspondiente a la cima del Cerro del Vigía. En general, la región de Los Tuxtlas se encuentra cubierta por depósitos piroclásticos y derrames de lava, con la aparición esporádica de ventanas de sedimentos marinos del Terciario (Lot-Helgueras 1976). Se sabe que en la región están representados los litosoles, regosoles, suelos lateríticos rojos y amarillos y andosoles tropicales (Lot-Helgueras 1976).

El clima de la estación es cálido-húmedo (Lot-Helgueras 1976). La precipitación media anual es de 4560 mm y la temperatura de 23.7 °C, con temperaturas extremas promedio de 29 y 17 °C. La precipitación varía a lo largo del año, con 486 mm en los meses de lluvias -junio a febrero- y 112 mm en los meses secos -marzo a mayo. La época de lluvias es propiamente el verano, pero se prolonga hasta principios del otoño por la ocurrencia de ciclones tropicales, y al invierno por la aparición de los nortes, desplazamientos de masas de aire frío y húmedo provenientes del norte (Soto 1976).

El tipo de vegetación de la estación es la selva alta perennifolia (*sensu* Miranda y Hernández-X., 1969, *in* Martínez-Ramos 1985), con elementos arbóreos dominantes de entre 30 y 40 m de altura (Estrada *et al.* 1985; Bongers *et al.* 1988). Se han descrito para la Estación 818 especies de plantas vasculares, de las cuales, cerca de 250 corresponden a formas arbóreas (Ibarra-Manriquez y Sinaca-Colín, 1987). La nomenclatura y autoridades correspondientes a las especies consideradas en el presente estudio se basan en Ibarra-Manriquez y Sinaca-Colín (1987).

##### 4.2 Obtención del Índice de Intercepción del Vecindario

Se calculó el IV para 71 puntos distribuidos en cinco sitios de pendiente escasa y sin evidencias de perturbación reciente (*i. e.* 10 años), es decir, sitios con el dosel cerrado. En cada sitio, se escogieron aleatoriamente 16 puntos, de entre 64 posibles puntos situados a 3 metros entre sí en un arreglo cuadrangular de 8 x 8. Con el uso de un clisómetro, se determinó el vecindario de palmas (palmas con copas dentro del cono invertido de 90 grados) para estos puntos, situando el vértice

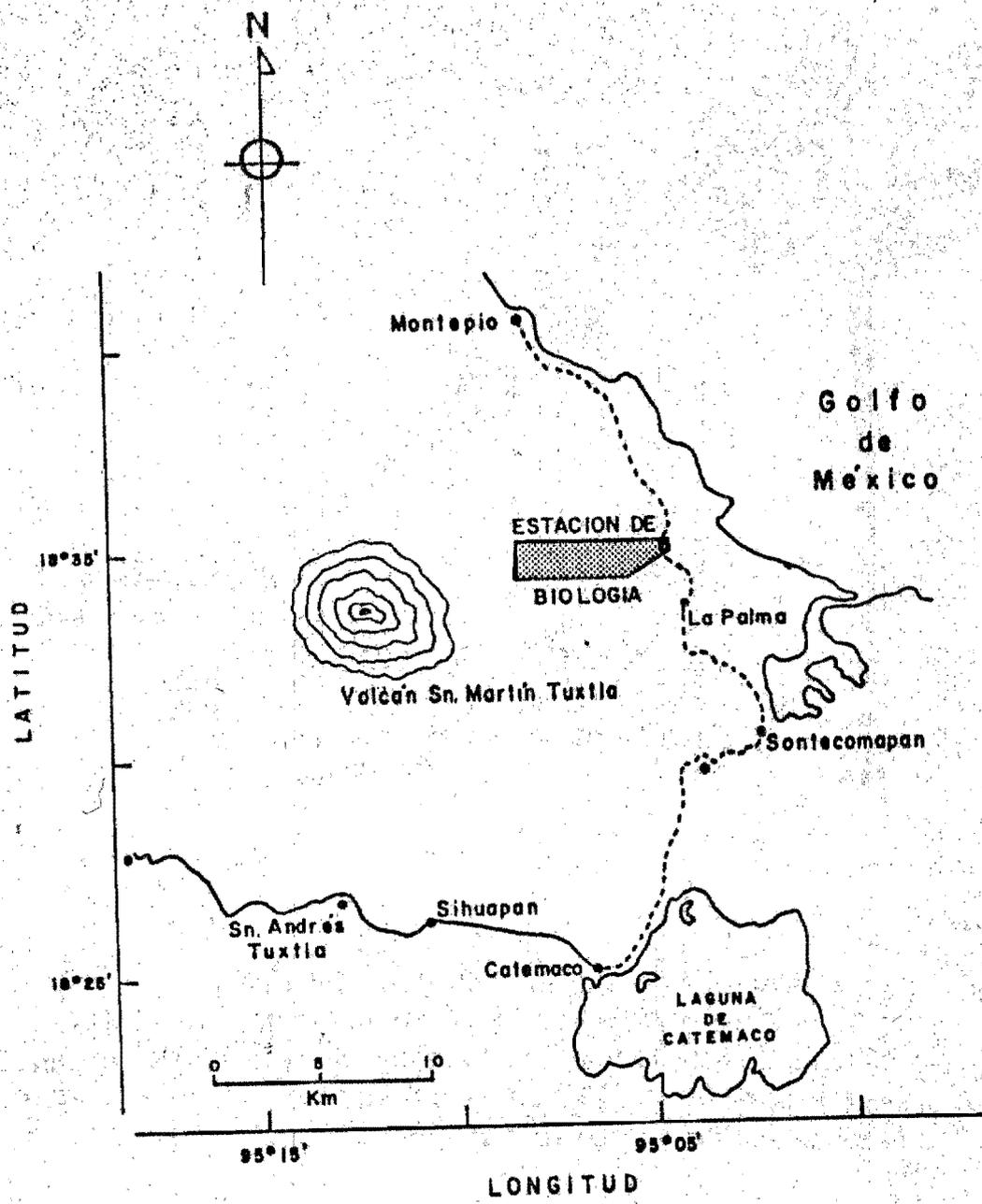


Fig.3 Localización del área de estudio. Tomado de Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín 1987

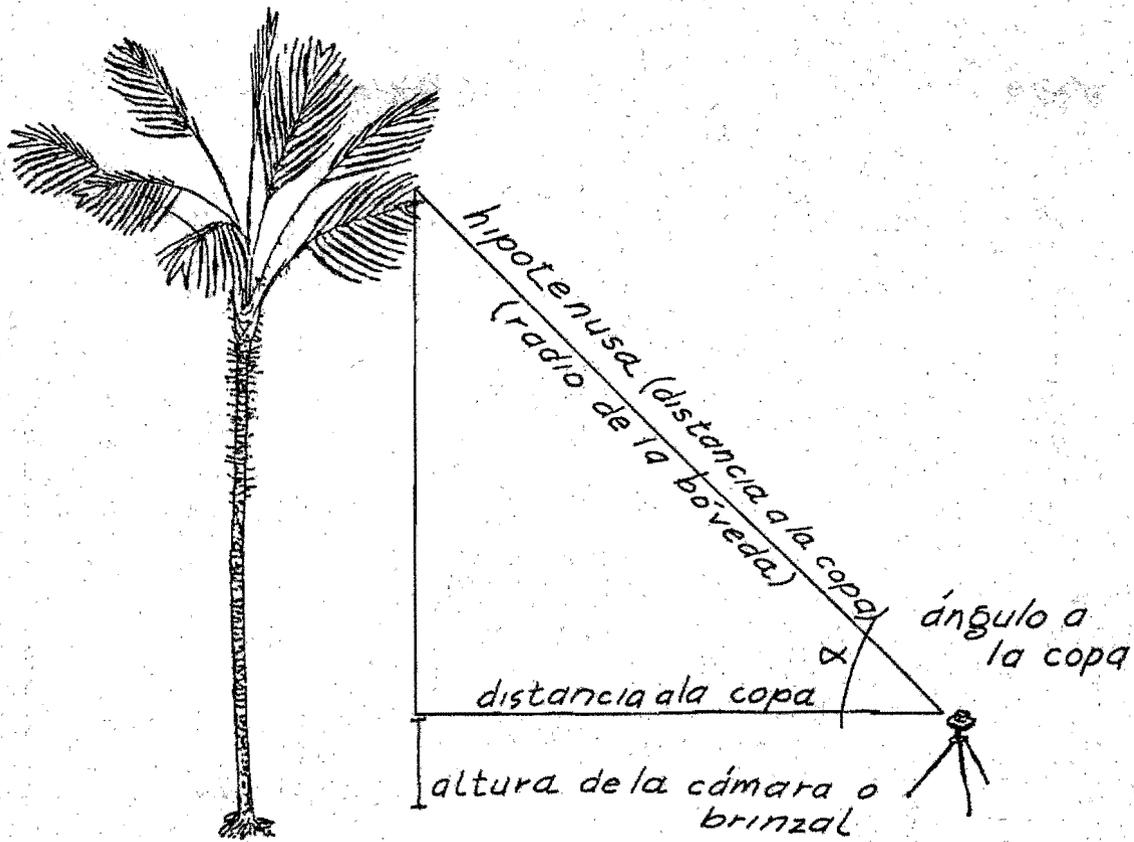


Fig. 4. Relación entre la distancia del punto a la palma, altura de la palma, distancia del punto al centro de la copa, y ángulo de elevación al centro de la copa de individuos de *Astrocaryum mexicanum*. Utilizado en el cálculo del IV. (El triángulo ha sido desplazado de la palma para mayor claridad).

del cono a una altura de 90 cm (Fig. 4). Esta última medida permitió evitar la cobertura de las muchas plantas que crecen por debajo de los 90 cm, y cuya respuesta ante el vecindario se pretende estudiar. Se consideraron dentro del cono todas las palmas cuya copa revasara completa o parcialmente la línea de 45 grados de elevación del cono. Una vez determinado el vecindario, para cada palma se calculó la distancia entre el centro de su copa y el vértice del cono. Esto se hizo suponiendo tal distancia como la hipotenusa de un triángulo rectángulo cuyo cateto opuesto es la altura de la palma hasta el centro de la copa, y cuyo cateto adyacente es la distancia horizontal del punto al tallo de la palma (Fig. 4). Con esta única medida se calculó el IV (Ecuaciones 1 y 2).

Los valores medios del IV de los cinco sitios se compararon con una prueba de Kruskal-Wallis, ya que la distribución de sus valores no se ajusta a una función normal, y las diferencias se determinaron con una prueba de comparaciones múltiples (Daniel 1978).

#### 4.3 Modificación de la definición del vecindario.

Se calibró el IV mediante la correlación de sus valores con diversos estimadores del ambiente lumínico, a través de la prueba de correlación de rangos de Spearman. Posteriormente, se modificó la definición del vecindario, limitando la generatriz (distancia a la que se extiende el cono) y alterando el ángulo del cono invertido, y obteniendo nuevos valores para el IV. Alterar el ángulo del cono permite excluir del vecindario palmas que por aparecer cerca del horizonte, se encuentran fuera de la zona del dosel que determina el ambiente lumínico de un punto; reducir la distancia a la que se extiende el cono permite excluir del vecindario palmas que por estar a demasiada altura, se confunden con otros árboles del sotobosque. Se probaron las correlaciones de los valores de estos IV, modificados en diversas formas, con los valores de las estimaciones fotográficas de la luz, observando el coeficiente de correlación y el nivel de significancia. Esto permitió adoptar una definición modificada del vecindario más acertada que la definición teórica original. Se compararon los valores del IV modificado adoptado, de los cinco sitios, con una prueba de Kruskal-Wallis, ya que su distribución no se ajusta a una función normal.

#### 4.4 Evaluación de correlaciones entre el IV y la comunidad de plántulas y plantas pequeñas

Tras haber probado la validez del IV modificado, como medida de la intercepción de luz por A. mexicanum, se utilizó el mismo para estudiar el posible efecto de interferencia de A. mexicanum sobre la comunidad de plántulas y otras plantas pequeñas: herbáceas, helechos, arbustos y palmas.

En cada uno de los 71 puntos utilizados en la calibración del IV, se colocó un cuadro de 1 m<sup>2</sup>, y se censó la totalidad de la vegetación ( $h < 1$  m) en su interior, registrándose especie, forma de vida y cobertura de cada individuo. Por medio de la prueba de correlación de rangos de Spearman, se probaron las correlaciones entre la cobertura, abundancia y riqueza de especies, total y por forma de vida, de los cuadros, con sus valores asociados del IV modificado.

#### 4.5 Determinación del IV para brinzales de dos especies arbóreas y para puntos aleatorios

Se utilizó el IV modificado para explorar el posible efecto de interferencia lumínica del vecindario de palmas sobre el establecimiento y persistencia de brinzales de otras dos especies arbóreas de la selva de Los Tuxtlas: Pseudolmedia oxyphyllaria Smith (Moraceae) y Poulsenia armata Standley (Moraceae). La exploración consistió de un análisis estático en el que se estudiaron las frecuencias con que se encuentran brinzales (árboles entre 0.5 y 1.5 m de altura) de cada especie en vecindarios de palmas con distinto IV asociado.

Dentro de una zona de dos hectáreas, de pendiente y edad de perturbación variable, se localizaron todos los brinzales de ambas especies con la altura indicada (90 individuos para P. oxyphyllaria y 45 para P. armata), excluyéndose los individuos localizados dentro de claros. Se determinó el vecindario de palmas, para estos brinzales, de acuerdo al procedimiento ya mencionado, situando el vértice del cono invertido a una altura de 1 m. Posteriormente, se tomó el ángulo de elevación de la copa y la distancia a la base del tronco de cada palma para determinar la distancia entre el vértice del cono y la copa de cada palma (Fig. 3) y calcular así el IV asociado a ese brinzal (Ecuaciones 1 y 2). Dentro de la misma zona de dos hectáreas, se eligieron aleatoriamente 65 puntos del suelo del bosque fuera de claros, y se determinó el vecindario de palmas y el IV correspondientes a cada uno.

Se obtuvo entonces una distribución de la frecuencia con la que se sitúan los brinzales de cada especie y los puntos aleatorios, en categorías de diferente valor de interferencia. Por medio de una prueba de Kolmogorov-Smirnov, se compararon las distribuciones de los tratamientos, ya que estas no se ajustan a una función normal. Las diferencias entre las distribuciones se estudiaron mediante la descomposición de los IV de cada tratamiento, en sus diferentes factores -número de palmas y distancia de sus copas al punto. Se probaron las diferencias en dichos factores, entre las series, mediante una prueba de Kruskal-Wallis. Finalmente, para describir el ambiente lumínico del sotobosque en esta zona, se obtuvieron estimaciones del mismo, para los 65 puntos aleatorios, mediante el uso de fotografías hemisféricas del dosel (ver sección 3.1.2).

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Intercepción lumínica de Astrocaryum mexicanum según la definición original del vecindario de palmas

Se obtuvo el número de palmas por vecindario, para los 71 puntos del sotobosque maduro y plano, basándose en la definición original. La distribución de frecuencias de número de palmas por vecindario se muestra en la Fig. 5a. El número más frecuente de palmas por vecindario es 1 ó 2, aunque también 4 es muy frecuente. El número máximo de palmas por vecindario es de 6, valor que ocurre en solo 6% de los puntos.

Se obtuvieron también los valores del IV asociados a estos puntos. La distribución de frecuencias de estos valores (Fig. 5b) muestra que los valores más frecuentes se encuentran entre 0.1 y 0.3 (unidades arbitrarias); el valor máximo del IV es de 1.3 y ocurre en un solo punto. Parte de la variación en el IV se debe a diferencias entre los cinco sitios elegidos para el estudio; la condición media del IV entre sitios difiere al 0.06 (Kruskal-Wallis;  $H=8.90$ ), aunque sólo dos de los sitios difieren significativamente entre sí (Comparaciones Múltiples; Daniel 1978) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Diferencias en el IV de 5 sitios del sotobosque maduro y plano en Los Tuxtlas, Ver. Se muestran el rango medio, por sitio, del IV original y modificado, según la prueba de Kruskal-Wallis ( $H=8.90$ ), y las diferencias significativas obtenidas mediante la prueba de comparaciones múltiples (tasa de error del experimento = 0.50).

sitio	(n)	rango IV original	rango IV modificado
1	12	33.4 ab	35.7 a
2	14	34.3 ab	40.5 a
3	15	39.2 ab	34.1 a
4	16	26.1 a	29.2 a
5	14	47.8 b	41.6 a

### 5.2 Estimaciones del ambiente lumínico

El Cuadro 2 concentra la información sobre el ambiente lumínico del sotobosque en los cinco sitios de estudio. Los valores de los tres estimadores lumínicos se distribuyen normalmente. El factor difuso de la luz tiene un valor promedio, para todos los puntos, de  $0.39 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  ( $\pm 0.16$  desv. est.); el factor directo,  $1.81 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  ( $\pm 0.85$  desv. est.) y la luz total (difusa más directa),  $2.20 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  ( $\pm 0.98$  desv. est.).

El coeficiente de variación de la luz difusa, directa y total es alto (42, 47 y 44% respectivamente), y es semejante para

todos ellos, indicando un notable grado de heterogeneidad espacial del ambiente lumínico. Esta variación se debe en parte a diferencias entre los sitios, sin embargo, los sitios en sí mismos son muy variables (Cuadro 2).

Un análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los sitios para el factor difuso ( $F=2.90$ ,  $p=0.03$ ), el directo ( $F=3.17$ ,  $p=0.02$ ), y la luz total ( $F=3.18$ ,  $p=0.02$ ). Dentro del ámbito de valores encontrados, el sitio 5 recibe las mayores intensidades de luz en todas sus formas, mientras que los sitios 1 y 4 reciben consistentemente las menores, y particularmente el sitio 1 ocupa el extremo inferior del ámbito (Fig. 6). Sin embargo, las únicas diferencias significativas consistentes son entre los sitios 1 y 4, y el sitio 5, ya que el sitio 2 no difiere significativamente de ningún otro (Fig. 6). Y en lo que respecta al sitio 3, este es el único entre todos los sitios, que cambia su posición relativa en intensidad de luz en sus diferentes formas (Fig. 6).

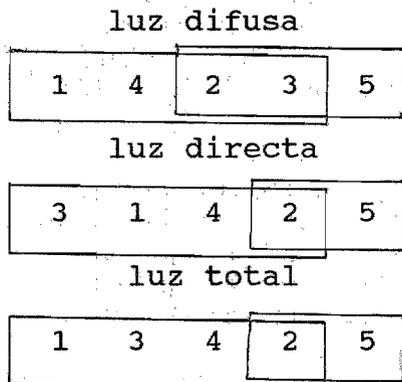


Fig. 6 Diferencias en luz difusa, directa y total en 5 sitios del sotobosque ( $p \leq 0.05$ ).

Respecto a la variación dentro de sitios, según el coeficiente de variación, el sitio 5 es el menos variable en todos los estimadores de luz, mientras que de la misma manera, el sitio 1 es el más variable. Esta singularmente reducida variación del sitio 5 en cuanto al coeficiente de variación, no existe en cuanto a la desviación standard, lo que sugiere que su ámbito de variación no es particularmente pequeño.

La proporción de la luz total debida a luz directa tiene un promedio, para todos los sitios, de 81% ( $\pm 5.4$  desv. est.) y no se observan diferencias significativas entre los sitios ( $F=1.63$ ,  $p=0.18$ ). Dentro del ámbito de valores encontrado, el sitio 3 ocupa el extremo inferior. El sitio 5 muestra la mayor variación de todos los sitios en esta variable.

Cuando se consideran todos los puntos, los tres estimadores del ambiente lumínico se correlacionan entre sí (Cuadro 3). Lo mismo ocurre para los sitios por separado, a excepción del sitio 5, en donde la luz difusa no se correlaciona con la luz directa ni con la total (Cuadro 3).

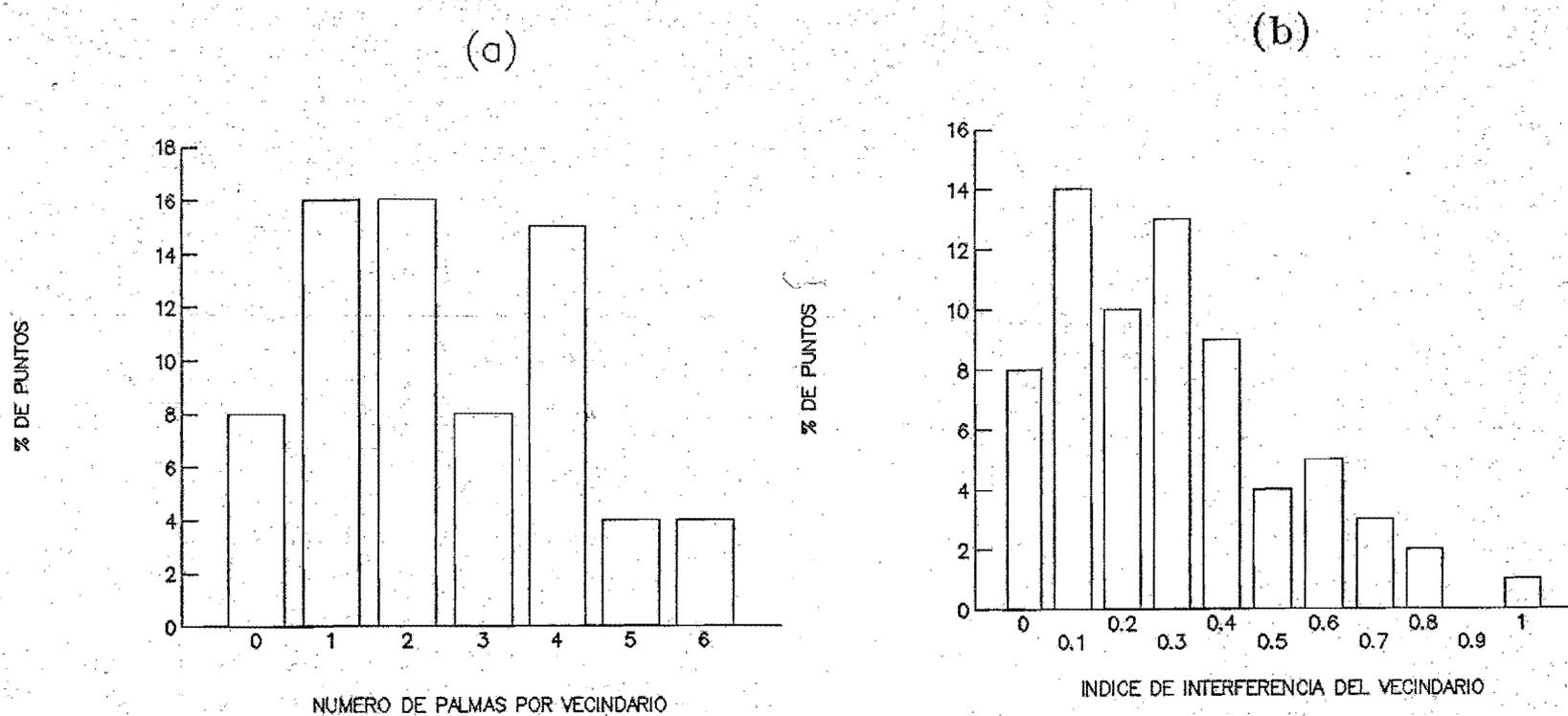


Fig. 5. Aspectos del vecindario de palmas de Astrocaryum mexicanum según la definición original, en 5 sitios del sotobosque maduro y plano en Los Tuxtlas, Ver. a) frecuencia de vecindarios en categorías de IV, y b) frecuencia de vecindarios con diferente número de palmas

Cuadro 2. Componentes del ambiente lumínico, a altura de 0.9 m, de 5 sitios del sotobosque maduro y plano en Los Tuxtlas, Ver. Se indican valores promedio (y coeficiente de variación) de luz difusa, directa y total ( $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) y porcentaje de la luz total debido a luz directa.

sitio	luz difusa	luz directa	luz total	%directo
1	0.30 (0.65)	1.57 (0.59)	1.87 (0.59)	83.0 (0.06)
2	0.38 (0.36)	1.88 (0.42)	2.26 (0.40)	82.0 (0.07)
3	0.40 (0.46)	1.48 (0.45)	1.89 (0.45)	78.2 (0.05)
4	0.35 (0.29)	1.69 (0.39)	2.04 (0.36)	81.8 (0.06)
5	0.50 (0.23)	2.45 (0.35)	2.94 (0.30)	81.7 (0.08)
Total	0.39 (0.42)	1.81 (0.47)	2.20 (0.44)	81.2 (0.07)

Cuadro 3. Correlaciones entre luz difusa, luz directa y luz total en 5 sitios del sotobosque maduro y plano de Los Tuxtlas, Ver. Prueba de correlación de rangos de Spearman. Coeficiente de correlación y (nivel de significancia).

sitio	difusa/directa	difusa/total	directa/total
1	0.86 (0.004)	0.87 (0.004)	0.99 (0.001)
2	0.79 (0.004)	0.85 (0.002)	0.99 (<0.001)
3	0.93 (<0.001)	0.96 (<0.001)	0.99 (<0.001)
4	0.64 (0.01)	0.67 (0.009)	0.99 (<0.001)
5	0.41 (0.14)	0.43 (0.12)	1.00 (0.003)
Total	0.77 (<0.001)	0.83 (<0.001)	0.99 (<0.001)

### 5.3 Calibración del índice de intercepción del vecindario

Para todos los puntos en conjunto, ninguna de las correlaciones entre estimadores de luz y el IV original resultó significativa (Cuadro 4). Para los sitios por separado, ninguna correlación resultó significativa al 0.05, sin embargo, se mostraron tendencias importantes en varios sitios (Cuadro 4). Para el sitio 3, existe una tendencia en la correlación entre el IV original y la luz difusa ( $p < 0.10$ ). La misma situación ocurre para los sitios 2 y 3 en las correlaciones entre el IV original y luz directa y total ( $p < 0.10$  en todos los casos).

Cuadro 4. Correlaciones entre diversos factores del ambiente lumínico y el IV original de 5 sitios del sotobosque maduro y plano en Los Tuxtlas, Ver. Prueba de correlación de rangos de Spearman. Coeficiente de correlación y (nivel de significancia)

sitio	luz difusa	luz directa	luz total
1	-0.30 (0.32)	-0.27 (0.38)	-0.24 (0.42)
2	-0.23 (0.40)	-0.50 (0.07)	-0.48 (0.08)
3	-0.46 (0.09)	-0.51 (0.06)	-0.49 (0.07)
4	0.11 (0.66)	0.22 (0.40)	0.21 (0.42)
5	-0.27 (0.33)	-0.15 (0.58)	-0.13 (0.63)
Total	-0.10 (0.38)	-0.09 (0.46)	-0.08 (0.48)

Con este punto de partida, se modificó la definición del vecindario, buscándose una mejor correlación entre el IV y el ambiente lumínico. Con base en la cantidad de variación explicada y la probabilidad de significancia de dichas correlaciones, se determinó el valor más apropiado para cada característica. Posteriormente, se siguió el mismo procedimiento para la combinación de modificaciones de ambas variables.

En lo que respecta al ángulo del cono, se conservó su valor original  $-90^\circ$ . Alternativamente, se modificó el umbral de inclusión de una palma como integrante del vecindario; la correlación con la luz es mejor cuando se incluyen en el vecindario solamente las palmas con la base de la copa dentro del

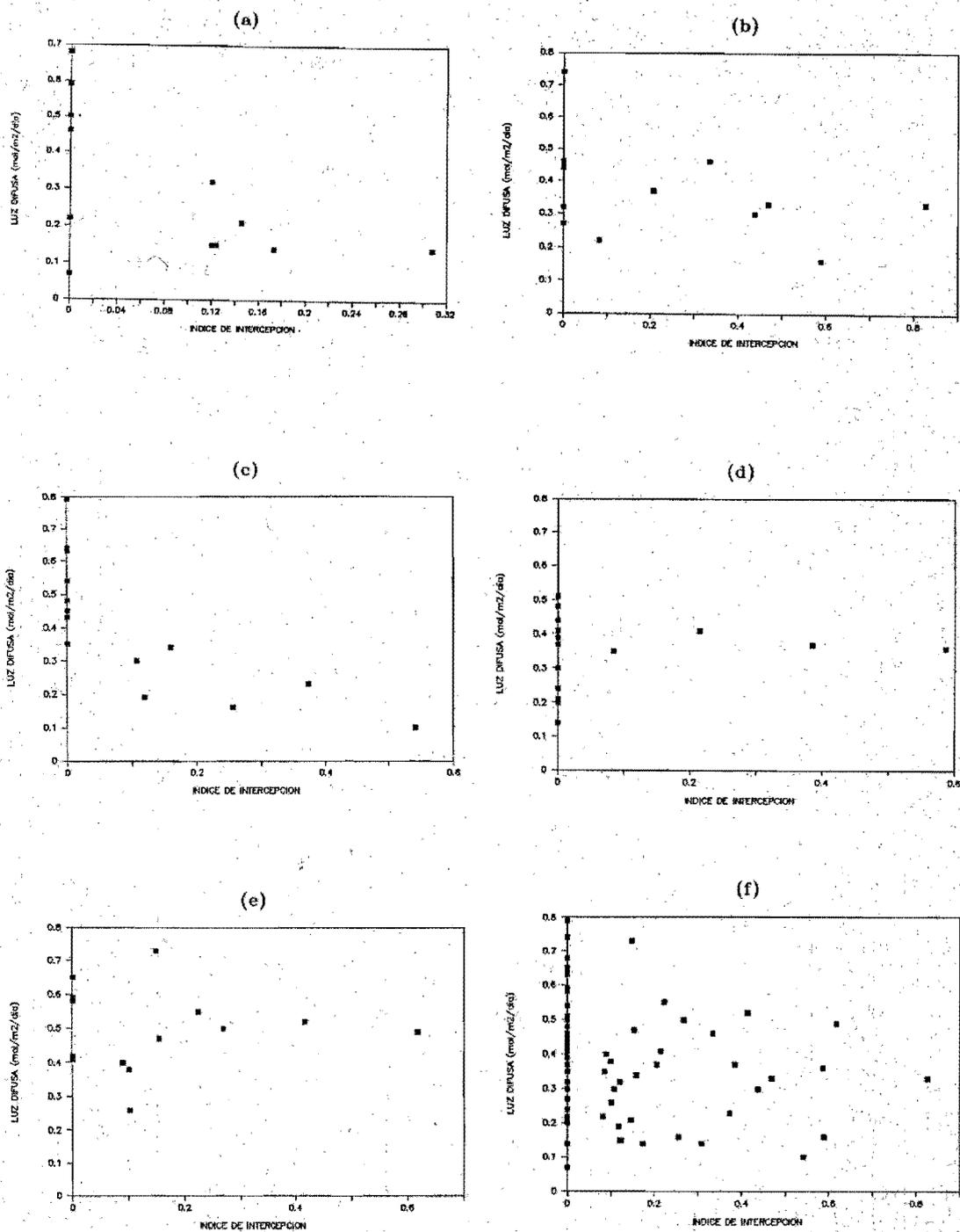


Fig. 7. Relación entre luz difusa ( $h = 0.9$  m) y el IV modificado para 5 sitios del sotobosque de Los Tuxtlas, Ver. a) sitio 1, b) sitio 2, c) sitio 3, d) sitio 4, e) sitio 5 y f) todos los sitios.

cono (Cuadro 5). En cuanto a la generatriz, el valor más apropiado es el de 3.5 m (Cuadro 5). En consecuencia, se redefinió el vecindario como el conjunto de palmas que disponen la base de su copa dentro de un cono invertido de 90 grados, que no se extiende más allá de 3.5 m de su vértice.

Cuadro 5. Correlaciones entre luz directa, difusa y total y diferentes IV, para un sitio (3) del sotobosque maduro y plano en Los Tuxtlas, Ver. a) IV según la definición original, b) ángulo del cono  $> 39^\circ$ , c) ángulo  $> 45^\circ$ , d) generatriz del cono  $< 4$  m, e) generatriz  $< 3.5$  m y f) IV según definición modificada (ángulo  $45^\circ$ , generatriz 3.5 m. Prueba de correlación de rangos de Spearman. Coeficiente de correlación y (probabilidad de significancia).

IV	luz difusa	luz directa	luz total
a	-0.46 (0.09)	-0.51 (0.06)	-0.49 (0.07)
b	-0.70 (0.01)	-0.67 (0.01)	-0.67 (0.01)
c	-0.70 (0.01)	-0.67 (0.01)	-0.67 (0.01)
d	-0.63 (0.02)	-0.70 (0.01)	-0.68 (0.01)
e	-0.69 (0.01)	-0.77 ( $<0.01$ )	-0.75 ( $<0.01$ )
f	-0.83 ( $<0.01$ )	-0.85 ( $<0.01$ )	-0.85 ( $<0.01$ )

#### 5.4 Intercepción lumínica de Astrocaryum mexicanum según la definición modificada del vecindario

Para todos los puntos en conjunto, resultaron significativas las correlaciones entre el IV modificado y la luz difusa, directa y total, aunque el porcentaje explicado de la variación es bajo (Cuadro 6). La correlación más significativa fue con el factor difuso ( $p < 0.01$ ) (Fig. 7).

Para los sitios por separado, se obtuvieron varias correlaciones significativas con diferentes factores (Cuadro 6). En el sitio 3, los tres componentes de la luz se correlacionan significativamente con el IV modificado; en el sitio 1, resulta significativa la correlación para el factor difuso ( $p < 0.05$ ); en el sitio 2, la correlación para luz total es significativa al

0.10. El porcentaje explicado de la variación, para estas correlaciones, va de 45 a 85.

Cuadro 6. Correlaciones entre diversos factores del ambiente lumínico y el IV modificado, para 5 sitios del sotobosque maduro y plano en Los Tuxtlas, Ver. Prueba de correlación de rangos de Spearman. Coeficiente de correlación y (nivel de significancia).

sitio	luz difusa	luz directa	luz total
1	-0.67 (0.02)	-0.39 (0.19)	-0.42 (0.16)
2	-0.33 (0.23)	-0.42 (0.13)	-0.45 (0.10)
3	-0.83 (0.002)	-0.85 (0.002)	-0.85 (0.001)
4	0.02 (0.93)	0.36 (0.17)	0.32 (0.22)
5	-0.02 (0.93)	-0.21 (0.45)	-0.20 (0.47)
Total	-0.33 (0.006)	-0.24 (0.05)	-0.25 (0.03)

Tras la modificación de la definición, el número más frecuente de palmas por vecindario es de 0 y el número máximo es de 2 (Fig. 8a). El valor más frecuente del IV es 0 (unidades arbitrarias), mientras que el valor máximo es de 0.9 (Fig 8b). Esta variación en el IV no es explicada por diferencias entre los sitios, ya que el valor medio del IV no difiere significativamente entre ellos (Kruskal-Wallis;  $H=4.23$ ,  $p=0.37$ ).

### 5.5 Relación de plántulas y otras plantas pequeñas bajo vecindarios de Astrocaryum mexicanum

Las correlaciones entre las variables de la comunidad, para el total de la vegetación, y el IV fueron significativas en todos los casos (Cuadro 7). Dentro de las diferentes formas de vida, las correlaciones fueron significativas solamente para bejucos, en el caso de cobertura y número de especies, y para plántulas, en el caso de cobertura (Cuadro 7). Sin embargo, al observar las gráficas correspondientes a la relación entre el IV y la

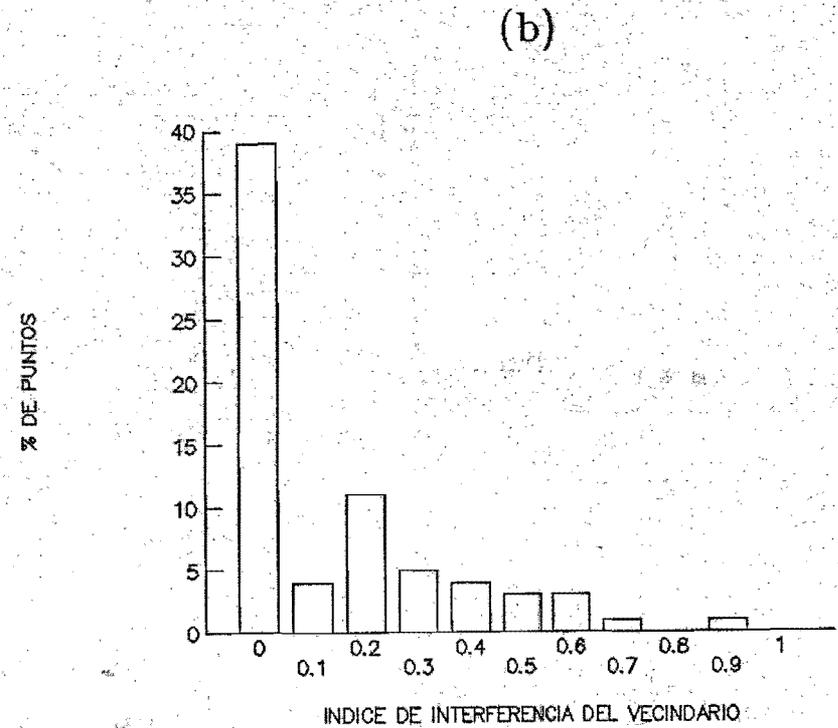
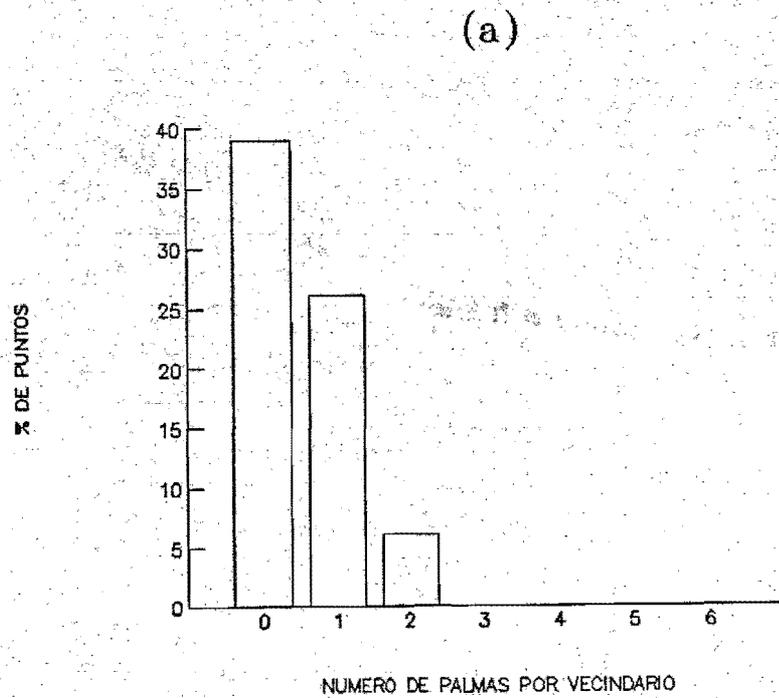


Fig. 8. Aspectos del vecindario de palmas de Astrocaryum mexicanum según la definición modificada, en 5 sitios del sotobosque maduro y plano en Los Tuxtlas, Ver. a) frecuencia de vecindarios en categorías de IV, y b) frecuencia de vecindarios con diferente número de palmas

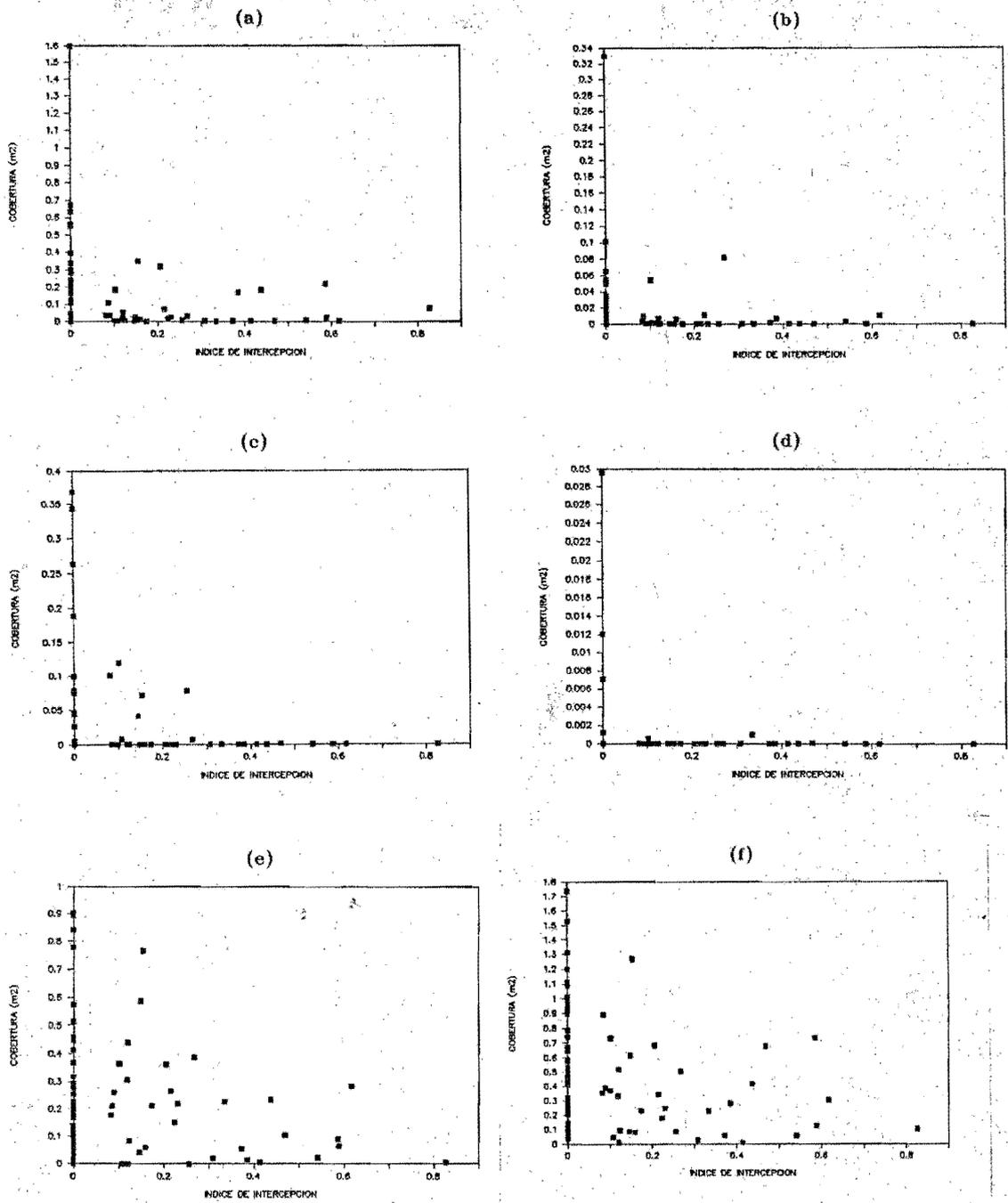


Fig. 9. Relación entre el IV modificado y la cobertura de la vegetación ( $h < 1$  m) en 71 cuadros de 1 m<sup>2</sup>, en Los Tuxtlas, Ver. a) plántulas de árboles, b) plántulas de bejucos, c) helechos d) arbustos, e) herbáceas y f) el total de la vegetación!

cobertura, se evidencia que aunque la variación es grande, existe un límite máximo bien definido (Fig. 9).

La forma de esta función límite es diferente para las varias formas de vida, pareciendo ser exponencial en el caso de plántulas de árboles y bejucos, arbustos y helechos, y lineal en el caso de herbáceas, palmas y vegetación en general (Fig. 9). Sin embargo, la significancia del límite no fue probada estadísticamente.

Cuadro 7. Correlación entre el IV y diversos parámetros de la comunidad vegetal, inferior a 1.0 m de altura, en el sotobosque maduro y plano en Los Tuxtlas, Ver. Prueba de correlación de rangos de Spearman. Coeficiente de correlación y (probabilidad de significancia).

forma de vida	cobertura	número de especies	número de individuos
vegetación general	-0.33 (<0.01)	-0.26 (0.02)	-0.23 (0.04)
árboles	-0.23 (0.05)	-0.10 (0.40)	-0.14 (0.21)
bejucos	-0.24 (0.04)	-0.30 (0.01)	-0.21 (0.07)
arbustos	0.08 (0.48)	0.08 (0.48)	
herbáceas	-0.12 (0.28)	-0.07 (0.52)	-0.08 (0.47)
helechos	-0.12 (0.28)	-0.09 (0.45)	-0.08 (0.48)
palmas	-0.11 (0.36)	-0.15 (0.18)	-0.13 (0.24)

#### 5.6 Distribución de brinzales y puntos aleatorios en vecindarios de Astrocaryum mexicanum

Dentro de la distribución de valores del IV modificado, tanto para brinzales como para puntos aleatorios, los valores de 0 son los más frecuentes (Fig. 10). No obstante esta semejanza en el valor modal, la forma de estas distribuciones difiere, especialmente en el caso de los puntos aleatorios en comparación a las dos especies. Por ejemplo, el 14% de los puntos aleatorios registran un valor de IV superior a 1, pero tales valores no

fueron encontrados para brinjal alguno; el valor máximo encontrado para Pseudolmedia oxyphyllaria es de 1, y de 0.8 para Poulsenia armata, mientras que para los puntos aleatorios es de 2. La prueba de Kolmogorov-Smirnov de dos muestras revela diferencias significativas entre la distribución de P. oxyphyllaria y la de puntos aleatorios; la distribución de P. armata no difiere significativamente de ninguna otra (Cuadro 8).

Cuadro 8. Diferencias en la distribución de valores del IV para individuos de Pseudolmedia oxyphyllaria, Poulsenia armata y puntos aleatorios. Se muestran estadísticos de la prueba de Kolmogorov-Smirnov ( $p < 0.01$ ).

	D	D max	p
<u>P. oxyphyllaria</u> / puntos aleatorios	0.22	0.27	<0.01
<u>P. armata</u> / puntos aleatorios	0.27	0.26	<0.10
<u>P. oxyphyllaria</u> / <u>P. armata</u>	0.25	0.09	>0.10

El estudio de los componentes del IV -distancia y número de palmas por vecindario- se muestra en la Fig. 11. La distribución de abundancias de palmas a diferentes distancias, para un vecindario promedio de cada tratamiento, sugiere diferencias en estos factores. El vecindario promedio de Pseudolmedia oxyphyllaria y el de Poulsenia armata son similares en cuanto a número de palmas y distancia a la que se disponen, mientras que el vecindario promedio de un punto aleatorio parece contener un mayor número de palmas. Este excedente es aparente a varias distancias, pero especialmente a distancias cortas. Las distribuciones (Fig. 11) fueron de valor heurístico, pero a través de ellas no es posible analizar la contribución de cada componente, ya que incluyen la variación tanto del número de palmas como de la distancia de sus copas. Alternativamente, para analizar esta contribución, se obtuvo la frecuencia de número de palmas por vecindario para cada tratamiento (Fig. 12). Una prueba de Kruskal-Wallis muestra diferencias significativas, entre tratamientos, para esta variable ( $H=5.87$ ,  $p=0.053$ ) (Cuadro 9). La prueba de comparaciones múltiples (tasa de error del experimento = 0.15) revela que las diferencias son entre P. oxyphyllaria y los puntos aleatorios. La comparación entre P. armata y los puntos aleatorios tiende ligeramente a mostrar una diferencia, pero no es significativa, así como tampoco lo es con P. oxyphyllaria.

El otro componente del IV -distancia de las copas de las palmas- fue estudiado mediante la comparación, entre tratamientos, de la distancia de la palma más cercana de cada vecindario. Nuevamente, se observan diferencias significativas entre las distribuciones (Kruskal-Wallis,  $H=8.01$ ,  $p=0.02$ ). La prueba de comparaciones múltiples muestra que las diferencias son

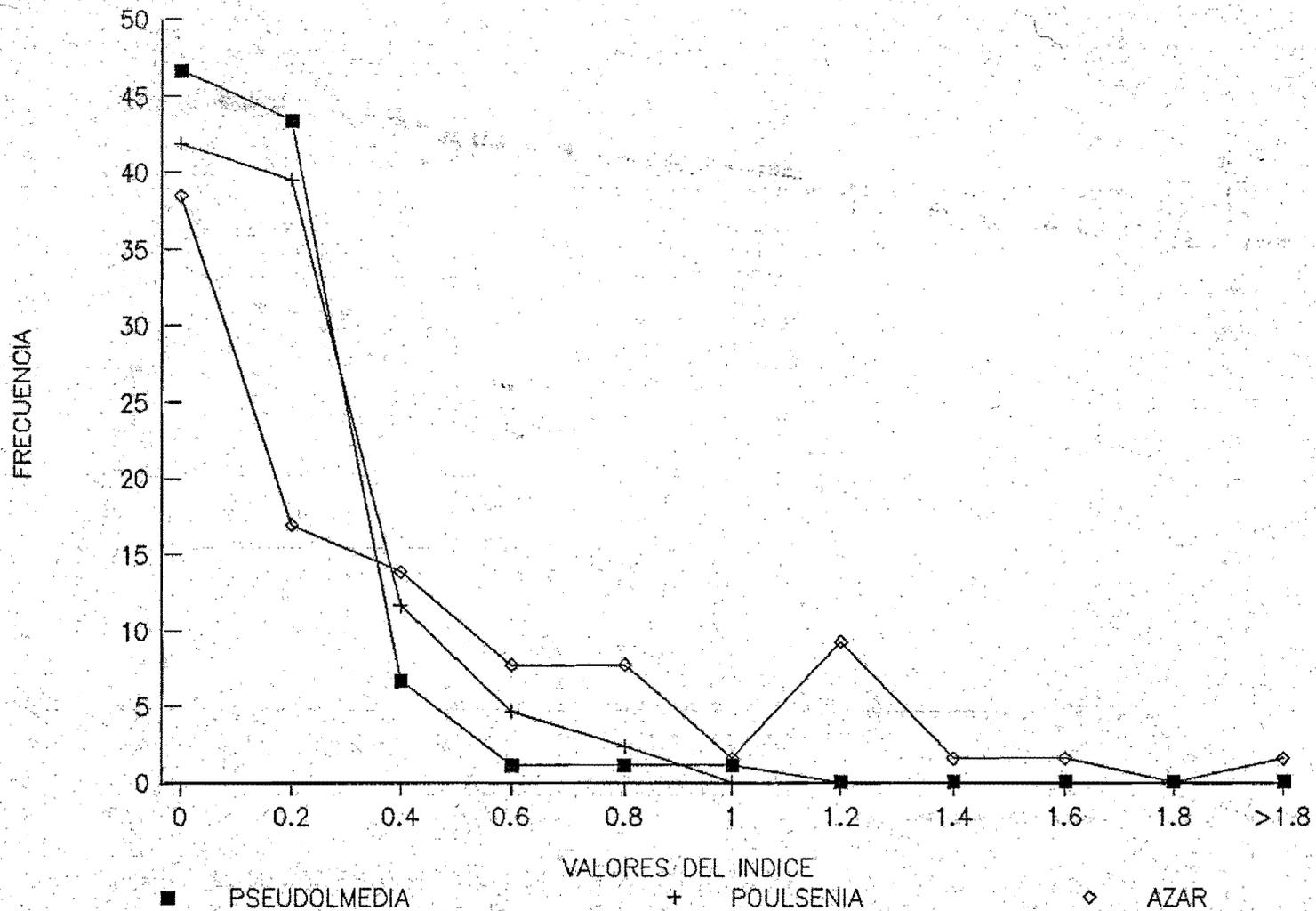


Fig. 10. Frecuencia de vecindarios con diferente IV modificado asociado, para brinzales ( $0.5 < h < 1.5$  m) de Pseudolmedia oxyphyllaria ( $n=90$ ), Poulsenia armata ( $n=43$ ) y puntos aleatorios ( $n=65$ ) en un área de 2 ha en Los Tuxtlas, Ver.

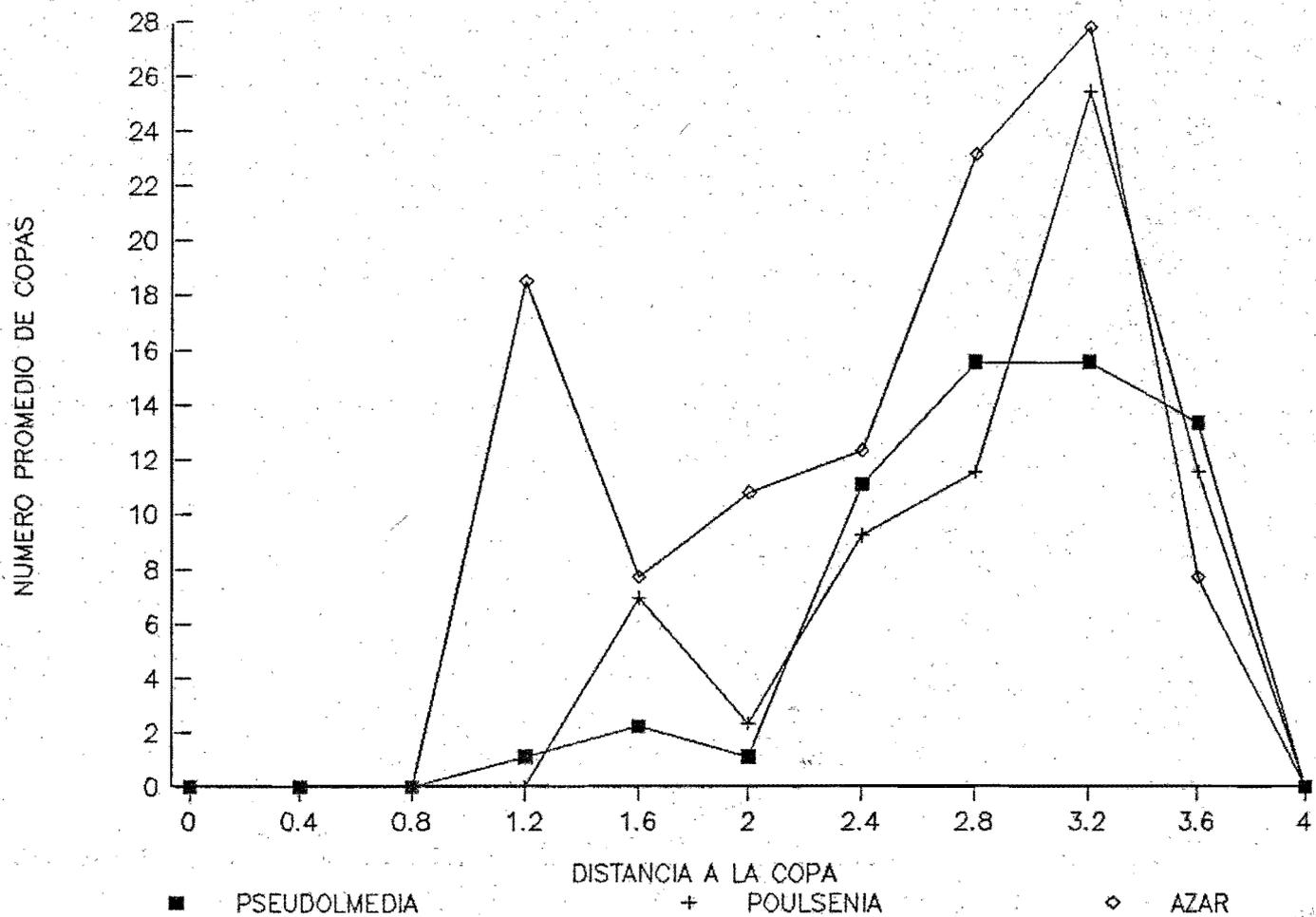


Fig. 11. Número de copas de *Astrocaryum mexicanum* a diferentes distancias de un brinzal promedio de *Pseudolmedia oxyphyllaria* (n=90), *Poulsenia armata* (n=45), y de un punto aleatorio promedio (n=65), en un área de 2 ha en Los Tuxtlas, Ver.

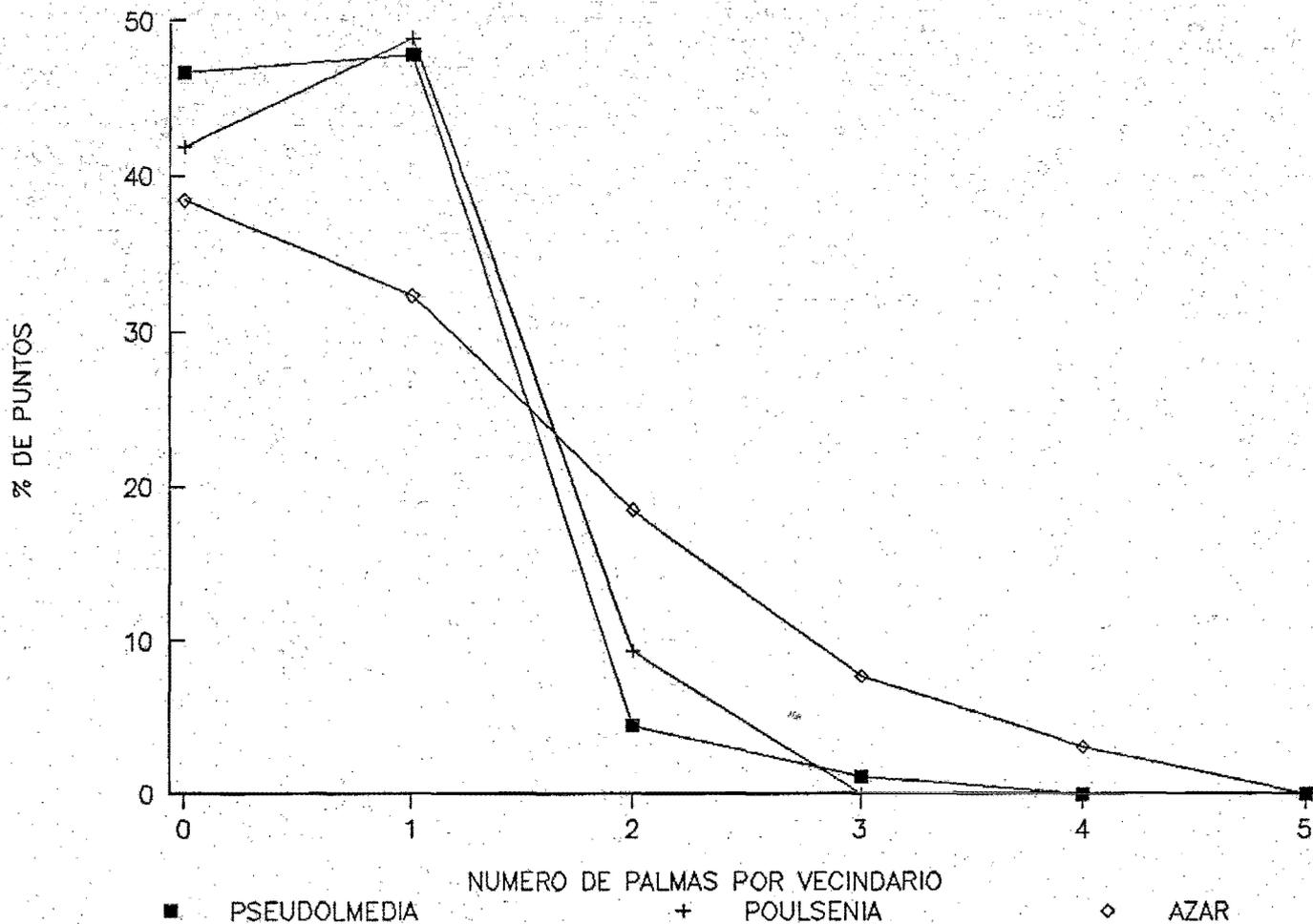
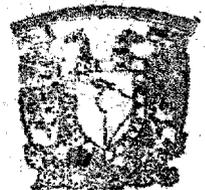


Fig. 12. Frecuencia de vecindarios de brinzales de Pseudolmedia oxyphyllaria (n=90), Poulsenia armata (n=45) y de puntos aleatorios (n=65) con diferente número de palmas de Astrocaryum mexicanum en un área de 2 ha en Los Tuxtlas, Ver.

entre Pseudolmedia oxyphyllaria y los puntos aleatorios, mientras que Poulsenia armata no difiere significativamente de ningún tratamiento (Cuadro 9).

Cuadro 9. Diferencias en los componentes del IV modificado, para brinzales de Pseudolmedia oxyphyllaria, Poulsenia armata y puntos aleatorios, en el sotobosque de Los Tuxtlas, Ver. Se muestran el rango medio de número de palmas y distancia de la copa más cercana por vecindario, obtenido con la prueba de Kruskal-Wallis, y las diferencias significativas, obtenidas de la prueba de Comparaciones Múltiples (tasa de error del experimento = 0.15 (Daniel 1978)).

tratamiento	(n)	número de palmas	distancia de la copa
<u>P. oxyphyllaria</u>	90	91.4 a	109.1 b
<u>P. armata</u>	43	97.3 ab	102.7 ab
puntos aleatorios	65	112.2 b	84.1 a



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

## 6. DISCUSION

### 6.1 El ambiente lumínico del sotobosque

Algunas de las estimaciones del ambiente lumínico en el presente estudio fueron obtenidas de fotografías hemisféricas tomadas en 71 puntos del sotobosque, en cinco sitios distintos. Sin embargo, estos puntos no constituyen una muestra aleatoria del sotobosque en Los Tuxtlas, ya que los sitios fueron seleccionados particularmente por su poca pendiente y por la aparente ausencia de perturbación, lo que descalifica al ambiente lumínico de estos puntos como una muestra representativa del sotobosque general. No obstante, aún es posible hacer conclusiones del ambiente lumínico particular de estos puntos, a los que se hará referencia en adelante como sotobosque maduro en sitio plano. Por otra parte, los 65 puntos del muestreo de puntos aleatorios, sí constituyen una muestra representativa del sotobosque fuera de claros. A este conjunto se le llamará en adelante sotobosque general.

La cantidad de luz total en el sotobosque maduro y plano es en promedio de  $2.2 \text{ moles m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , mientras que en el sotobosque general es mayor que 7. Ambas cifras son considerablemente más altas que aquellas reportadas para otras selvas húmedas (Cuadro 10), y ello probablemente se debe a las diferencias de las técnicas usadas. La técnica fotográfica supone un cielo despejado, y no considera la variación atmosférica, siendo esta un perenne modificador de la intensidad de la luz. Por ejemplo, la radiación total diaria reportada para Hawaii, obtenida directamente con sensores, y correspondiente al promedio de 35 días frecuentemente nublados (Pearcy 1983), es considerablemente baja (Cuadro 10); sin embargo, el valor para los días más despejados -aunque no carentes de nubes- es mayor, variando de  $1.3$  a  $2.5 \text{ moles m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  entre diferentes puntos (Pearcy 1983). El valor obtenido, en el presente estudio, para el sotobosque maduro y plano de Los Tuxtlas, se sitúa dentro de este ámbito, y muy probablemente se redujera al considerar la nubosidad. La negligencia de la nubosidad es, pues, una fuerte fuente de

Cuadro 10. Ambiente lumínico del sotobosque en varias selvas húmedas. Densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) ( $\text{moles m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) y proporción de luz transmitida a través del dosel (de Chazdon y Fetcher 1984).

localidad	PPFD	proporción de luz transmitida
Australia	0.21	0.48
Hawaii	0.55-1.38	1.5-3.8
Costa Rica	0.26-0.34	1-2

imprecisión en la técnica fotográfica, y el error asociado a ella se refleja en otras variables.

Todos los estimadores lumínicos obtenidos se correlacionan entre sí al considerar el total de puntos muestreados (Cuadro 3). Cuando se considera cada sitio por separado, lo anterior es cierto para los sitios 1, 2, 3 y 4, pero no para el sitio 5. En el sitio 5, la luz difusa no se correlaciona con la luz directa ni con la luz total. Estas correlaciones no resultan obvias, ya que los factores son relativamente independientes; tanto la estructura del dosel (ver secciones 3.1 y 6.2), como la variación atmosférica, influyen de diferente manera sobre cada factor. Por ejemplo, la nubosidad y la bruma disminuyen la intensidad de la luz directa, pero pueden disminuir o aumentar la intensidad absoluta de la luz difusa (Evans *et al* 1960; Chazdon y Fetcher 1984; Young y Smith 1983, *in* Chazdon 1988). Por lo tanto, es posible que las correlaciones encontradas sean, en gran medida, producto de la técnica fotográfica empleada y su negligencia del efecto diferencial de la nubosidad. La mayoría de los estudios anteriores (Evans 1939; Evans *et al.* 1960; Anderson 1964) han encontrado, utilizando mediciones directas, independencia de estos factores; Pearcy (1983), utilizando una técnica fotográfica, encontró covariación entre el factor difuso y directo de una serie de puntos, e independencia en otra.

Es interesante notar que el sitio 5, en donde no existe correlación entre luz difusa y directa, es también el sitio con mayor valor para ambos factores (Cuadro 2). Sin embargo, ninguno de los estimadores de luz es particularmente variable en este sitio, sino por el contrario, todos ocupan los menores niveles promedio de variación en el ámbito encontrado (Cuadro 2). Tampoco la proporción de luz difusa/luz directa es diferente a otros sitios, aunque sí es particularmente variable. Por lo tanto, la ausencia de correlación sólo puede relacionarse, aquí, a los relativamente altos niveles lumínicos.

Otro aspecto del efecto diferencial de la nubosidad sobre los factores de la luz es la modificación de la razón guardada entre luz difusa y luz directa. Generalmente, la presencia de bruma y nubosidad desvían la razón en favor de la luz difusa. Esta situación se ha registrado en varios estudios (Anderson 1964; Evans *et al* 1966; Chazdon y Fetcher 1984; Young y Smith 1983, *in* Chazdon 1988) y ha sido explicada en función del coeficiente de transmisión atmosférica por Canham (1988).

Esta situación constituye otra imprecisión de la técnica empleada. Según el presente estudio, en promedio, el 81% de la luz total es luz directa; proporción elevada comparada con las reportadas para esta misma localidad y otros sitios (Cuadro 11). En Los Tuxtlas, Chazdon *et al.* (*in* Chazdon 1988) encontraron, con el uso de sensores durante un día, que entre el 16 y el 44% de la luz en el sotobosque se debe a luz directa. En Hawaii, Pearcy (1983) encontró que en un día despejado, la proporción de luz debida al factor directo en el sotobosque, alcanza el 80%. Sin embargo, la proporción se reduce hasta el 40% si se considera la

variación en 5 semanas de muestreo. Y más aun, este periodo no corresponde al de mayor nubosidad en el año, por lo que si se integrara la variación anual, posiblemente se redujera más allá la proporción de luz directa.

Cuadro 11. Ambiente lumínico del sotobosque en varias selvas húmedas. Porcentaje de la densidad de flujo de fotones debida a la luz directa (de Chazdon 1988).

localidad	porcentaje
Australia	62
Australia	12-65
Hawaii	40
Costa Rica	10-78
México	16-44

Por otra parte, el 81% debido a luz directa en el sotobosque de Los Tuxtlas es ligeramente más bajo que el 85% que se encontraría con esta técnica en un sitio completamente expuesto (Chazdon y Field 1987, ver sección 3.1.2). Este resultado apoya la impresión de que, cuando el cielo esta despejado, la proporción entre luz difusa y luz directa es mayor en sitios cerrados que en claros (Chazdon y Fetcher 1984, ver abajo), y sugiere que esta situación se dá como consecuencia de la estructura del dosel y no solamente en periodos de nubosidad (ver abajo).

Los anteriores efectos de la nubosidad se conjugan con resultados interesantes: la nubosidad puede alterar las relaciones de luminosidad que se darían, en un día despejado, entre dos sitios en el sotobosque, un sitio en el sotobosque y uno en claro, o dos sitios en un claro. Si la razón entre luz difusa y luz directa varía espacialmente, y la nubosidad modifica la intensidad de estos factores diferencialmente, el efecto de la nubosidad debe variar en el espacio, menguando más fuertemente la luz total de puntos que recibirían una alta proporción de luz directa, que aquella de puntos que reciben una alta proporción de luz difusa. En consecuencia, un sitio de relativamente baja luminosidad en un día despejado, puede convertirse en un punto de relativamente alta intensidad en un día nublado.\* Posiblemente,

\* Los datos obtenidos en el presente estudio (Cuadro 2) sugieren que la razón luz difusa/luz directa es poco variable en el sotobosque; sin embargo, a pesar de ello, puede esperarse que esta razón varíe fuertemente entre un punto en el sotobosque al sur, y otro al norte, de incluso un pequeño hueco en el dosel. Ambos puntos experimentan un aumento en el nivel lumínico, pero en el punto al norte, este aumento esta dado, principalmente, por luz directa, mientras que en el punto al sur, el aumento es, casi exclusivamente, en luz difusa.

esta es la razón por la que Raich (1989) encontró que aunque durante cierta época del año, en un claro se recibe considerablemente más luz que en el sotobosque, durante otra época -presumiblemente época de lluvias-, se recibe una cantidad semejante de luz en ambos puntos. También la ocurrencia de nubes a determinadas horas del día (Evans 1939; Evans 1956; Ashton 1958) puede afectar diferencialmente a los puntos alrededor de un claro, dependiendo de su disposición (Bazzaz 1984).

En conclusión, en Los Tuxtlas, donde el número de días nublados al año es elevado, la luz difusa podría constituir la mayor proporción de la luz total del sotobosque. Y si la luz difusa es un recurso tan importante en muchos micrositios del sotobosque de Los Tuxtlas, y de otras selvas húmedas, sería posible esperar una amplia distribución de individuos de especies capaces de utilizar eficientemente este recurso, a diferencia de aquellas especies capaces de utilizar pulsos de luz directa de alta intensidad (sunflecks) (i. e. especies como Claoxylon sandwicense y Euphorbia forbesii, respectivamente, (Robichaux y Pearcy 1980; Pearcy y Calkin 1983)).\*

Por otra parte, se ha sugerido que la estructura del dosel es el principal determinante de la variación lumínica espacial, mientras que el efecto de la nubosidad es homogéneo (Pearcy 1983). Sin embargo, la nubosidad influye diferencialmente sobre puntos con distinta proporción luz difusa/luz directa, o con distinta disposición alrededor de un claro. Además, la nubosidad afecta no solamente la cantidad de luz, sino también su intensidad instantánea y la variación asociada. Por lo tanto, es necesario considerar la nubosidad como otro determinante fundamental, de la variación lumínica espacial y temporal del sotobosque e incorporarla en la descripción de los microambientes del sotobosque.

Finalmente, el ambiente lumínico de los puntos muestreados es considerablemente variable en cualquiera de sus formas (Cuadro 2). Su variación se debe, parcialmente, a diferencias entre los sitios, pero los sitios son, en sí mismos, muy variables. Las diferencias entre los sitios se deben, principalmente, al dosel superior, ya que la intercepción de Astrocaryum mexicanum no difiere significativamente entre ellos (Cuadro 1). Pero la variación interna de los sitios, puede deberse tanto al dosel superior, como a las diferencias en la intercepción de A. mexicanum sufrida en cada punto (ver sección 6.3). Respecto a esta variación interna de sitios, esta parece estar asociada al nivel promedio de luminosidad. El sitio 1, que recibe menor cantidad de luz que cualquier otro, es el sitio más variable en todos los estimadores de luz, mientras que de la misma manera, el sitio 5, es el que recibe mayor cantidad de luz y el menos variable.

---

\* Sin embargo, la distribución de las especies vegetales del sotobosque, en estos sistemas, no parece estar determinada exclusivamente por su respuesta a la luz (ver sección 6.4).

## 6.2 La modificación del ambiente lumínico por Astrocaryum mexicanum

Los valores del IV modificado se correlacionan con todos los estimadores lumínicos -luz difusa, directa y total-, sin embargo, es pertinente hacer una advertencia en este sentido. La correlación de la cobertura de Astrocaryum mexicanum con la cantidad de luz directa en un punto particular, sufre de los siguientes pormenores: a) mientras que la luz difusa depende de huecos en toda la sección del cono, por lo que la copa de cualquier palma puede constituir una obstrucción, la luz directa depende sólo de determinados huecos, que muy a menudo tienen una distribución agregada (Pearcy 1983; Chazdon 1988). Esta agregación favorece que, en ocasiones, una palma no constituya obstrucción alguna a la luz directa, mientras que en otras pueda obstruir completamente su paso; b) en el vecindario de A. mexicanum se incluyen palmas que se disponen sobre los 45 grados de elevación en todas direcciones, incluso al norte, mientras que en Los Tuxtlas, la elevación-norte mínima del sol es de 5 grados (ver sección 3.1). Por lo tanto, el vecindario incluye algunas palmas que jamás obstruyen la luz directa; y c) la técnica fotográfica, en lo que respecta a las estimaciones de luz directa, es sumamente sensible al movimiento del follaje cercano a la cámara, como el de A. mexicanum, y es por lo tanto menos precisa en estas estimaciones (Salmimen *et al.* 1983), en especial en sitios muy sombreados del sotobosque (Chazdon y Field 1987). Ya que la luz total está altamente determinada por la luz directa, todos los puntos anteriores se cumplen también para esta variable.

Como ya fue mencionado, las altas correlaciones entre los diversos estimadores de luz pueden deberse a la técnica fotográfica (ver sección 6.1), y tal vez estas mismas correlaciones -posiblemente sesgadas- son la causa de que todos los estimadores lumínicos se correlacionen con el IV. Aunque es posible que la luz directa sí esté asociada al vecindario de palmas cuando se considera una serie de puntos, no es probable que el vecindario determine a esta, en cada uno de los puntos. En conclusión, la variación de la luz difusa es quizá el más certero efecto del vecindario de A. mexicanum en cualquier punto bajo su sombra.

Tanto las modificaciones sobre el ángulo como aquellas sobre la generatriz del cono invertido, lograron determinar más precisamente el vecindario de palmas que afecta el ambiente lumínico de cierto punto. Sin embargo, la correlación más explicativa y significativa se encontró con la combinación de ambas modificaciones. Estas modificaciones son justificadas, no solamente por el aumento en la explicación y significancia de las correlaciones, sino también desde el punto de vista empírico.

-----  
\* Esta situación puede cambiar en los claros, en donde la mayor parte del cielo está abierto y casi cualquier palma lo obstruye.

Varios estudios (ver sección 3.1) han hecho manifiesto que la luz del sotobosque proviene principalmente de huecos del dosel situados cerca del cénit. Esto es efecto del aumento en longitud de la trayectoria de la luz a través del dosel, que acompaña a la disminución del ángulo que dicho haz de luz forma con el suelo (Anderson y Miller 1974). Es decir, la menguante transparencia del dosel cerca del horizonte es efecto de la acumulación de área foliar a distancias de decenas de metros. Esta distante, aunque variable, intercepción de fondo es menor cercana al cénit, en donde la profundidad aparente del bosque, y la trayectoria de la luz, es mínima.\* Por lo tanto, es alrededor del cénit donde la luz puede ser interceptada más determinadamente por el área foliar de A. mexicanum; área aumentada, en apariencia, por su cercanía (Fig. 2). Es probable que la modificación al ángulo del cono, y la exclusión de palmas cercanas al horizonte, hayan precisado esta situación más allá de la definición teórica original. Por otra parte, la copa de A. mexicanum no es esférica; vista hacia arriba, aparece circular, pero conforme se acerca al horizonte se distorsiona, haciéndose irregular y de menor tamaño (obs. pers.). Esto podría resultar en una imprecisión en la fórmula del índice de intercepción por palma ( $I_p$ ) -que supone un área de copa circular y constante-, y en consecuencia, en una alteración de la correlación con luz, independientemente de su intercepción real. Sin embargo, dicha imprecisión es probablemente demasiado pequeña para ser importante.

La justificación de la modificación a la generatriz del cono es quizá más aventurada. El cono, que originalmente se extendía indefinidamente hacia arriba, fué limitado a una generatriz de 3.5 m. Esto significa que la consideración de las palmas distantes, o posiblemente las palmas altas, no ayuda a explicar la variación de la luz. Es posible que esto se deba a que estas palmas altas son remplazadas, en su ausencia, por algún otro árbol de esa altura y de cobertura semejante. Por otra parte, las palmas a alturas menores que 3.5 m, difícilmente pueden ser remplazadas por brinzales de coberturas similares (ver sección 6.6). Alternativamente, la pequeña intercepción de estas palmas distantes podría perderse dentro de la variación de la intercepción de fondo.

Por otra parte, mientras que el IV se correlaciona significativamente con la luz cuando se considera la totalidad de los puntos, no es así cuando se consideran los sitios por separado. Existen dichas correlaciones para los sitios 1, 2 y 3, mientras que no las hay para los sitios 4 y 5. Además, el porcentaje explicado de la variación, para la totalidad de los puntos, es bajo. De aquí se desprende que, si bien Astrocaryum mexicanum no es, en caso alguno, el único determinante del ambiente lumínico del sotobosque, la relación entre el IV y el

---

\* En terrenos en pendiente, la profundidad mínima aparente del bosque puede desplazarse en la misma dirección que la normal al suelo (P. Bennet, com. pers.).

ambiente lumínico es oscurecida por la consideración de más de un sitio. Por otra parte, la relación, en un solo sitio, entre el IV y la luz en un solo sitio, puede ser alta (i. e. sitios 1, 2 y 3) o inexistente (sitios 4 y 5) (Cuadro 6). El ambiente lumínico está determinado no solamente por el dosel del sotobosque, sino también por el dosel superior y la vegetación entre ambos, por lo que la variación en la densidad del follaje de estos últimos tenderá a oscurecer la relación entre el IV y la luz. Un sitio puede corresponder a un parche natural en el mosaico de regeneración, dentro del cual, debido a la ocurrencia de árboles coetáneos, la estructura del dosel superior tenderá a ser homogénea. Así también, por efecto del crecimiento del área del cono con la altura (ver sección 6.3 y Fig. 1), todos los puntos dentro de un sitio comparten, en gran medida, el dosel superior. En cambio, por el mismo efecto, dichos puntos experimentan un sotobosque muy particular, que además, puede ser muy heterogéneo (obs. pers.). En conclusión, la variación del ambiente lumínico, dentro de un sitio, puede estar determinada por la variación de la cobertura del sotobosque (i. e. el dosel de A. mexicanum), más que por el putativamente homogéneo dosel superior local. Si, en cambio, un sitio corresponde con más de un parche de regeneración, su dosel superior será muy variable, y contribuirá, por lo tanto, a la variación del ambiente lumínico bajo él. Este podría ser el caso de alguno de los sitios en el presente estudio (i. e. el sitio 5).

En los sitios 4 y 5, y en menor medida, en el sitio 2, no se encontró una correlación entre el IV y la luz. Los sitios 5 y 4, seguidos por el sitio 2, exhiben los niveles menos variables de luz difusa (Cuadro 2, Fig. 7). La ausencia de correlación pudiera deberse a la estrechez del ámbito de la variable; en los dos primeros sitios, los puntos con IV mayores que 0.2 reciben niveles de radiación difusa casi constantes, aunque relativamente elevados. En el sitio 5, un sitio estructuralmente heterogéneo, la constancia podría deberse al amortiguamiento, por la cobertura de A. mexicanum, de la heterogeneidad del dosel superior —sugerencia sujeta a comprobación. En el sitio 4, un sitio muy homogéneo, la situación parece ser otra. En el sitio 4, se reciben las menores intensidades de luz difusa, y la variación entre puntos está dada, casi exclusivamente, por puntos con IV iguales a 0 (Fig. 7). Además, en este sitio, solamente 4/15 de los puntos tienen IV diferentes que 0. Aquí, el papel de A. mexicanum, en la determinación del ambiente lumínico, es limitado (ver sección 6.7).

Como corolario de lo anterior, se puede decir que un cierto vecindario de Astrocaryum mexicanum no se asocia a un ambiente lumínico determinado, bajo él; para descubrir tal asociación es necesario considerar el dosel superior. Sin embargo, irrespectivamente de la relación local entre el IV y el ambiente lumínico, un vecindario de A. mexicanum, en cualquier punto del sotobosque, reduce el nivel lumínico producido por el dosel superior, en un grado asociado, de manera precisa, a su IV. Por lo tanto, los puntos más luminosos del sotobosque, generalmente

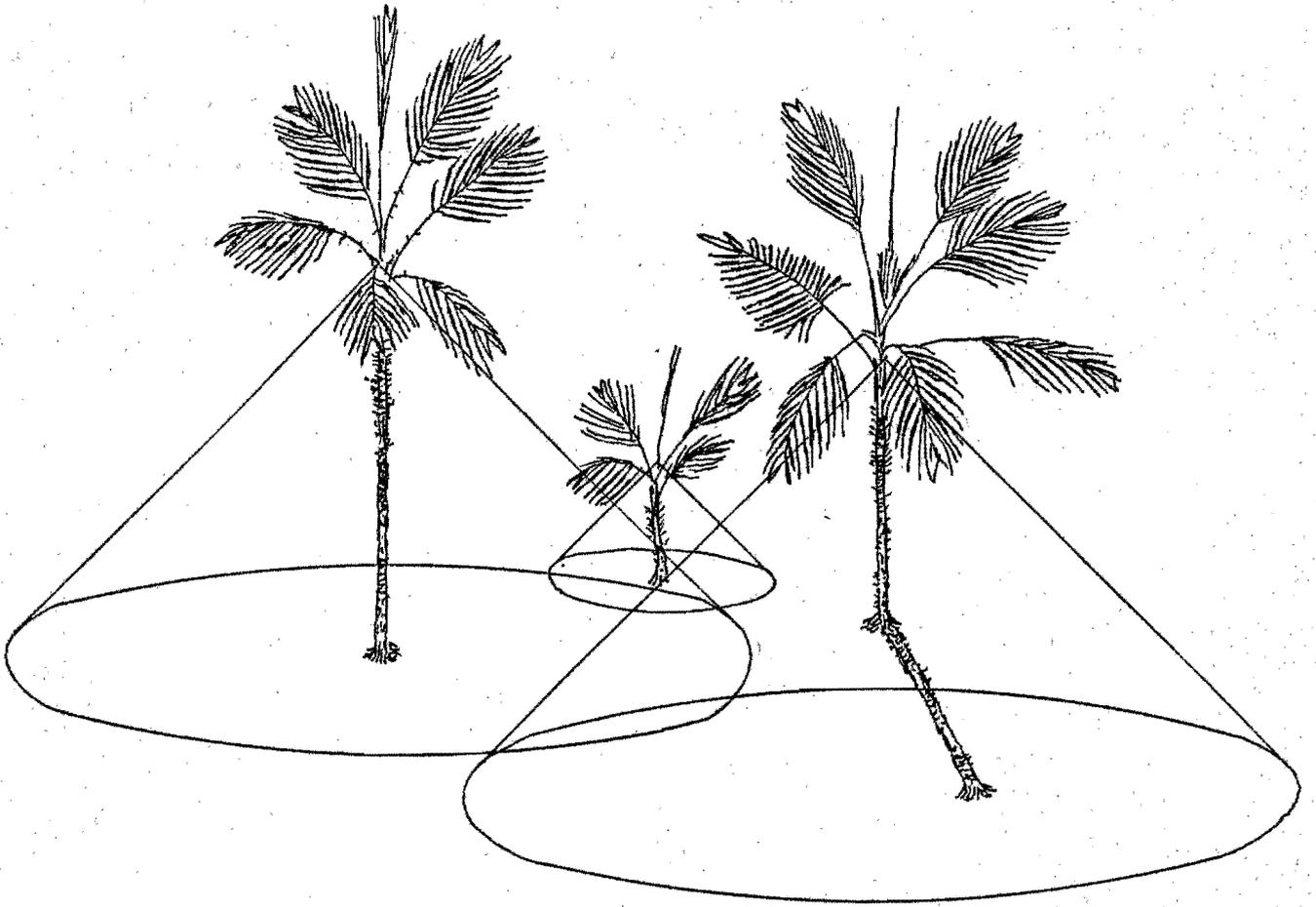


Fig. 13. Area de intercepción lumínica para palmas de diferente altura, el área de intercepción de una palma aumenta con la altura de su copa, pero la intensidad de la intercepción disminuye.

están fuera de la influencia de A. mexicanum, mientras que los vecindarios con los mayores valores de IV producen, generalmente, ambientes muy sombríos (Fig. 7). El efecto de A. mexicanum sobre el nivel lumínico promedio del sotobosque en Los Tuxtlas, y el ambiente lumínico que ocurriría en su ausencia, requieren de mayor discusión (ver sección 6.6).

### 6.3 El vecindario de palmas

Las modificaciones en la identidad del vecindario tienen consecuencias sobre la influencia espacial, y temporal, de un vecindario, así como sobre la influencia de Astrocaryum mexicanum como población. Estas observaciones han modificado la concepción del papel de A. mexicanum en Los Tuxtlas.

Respecto a la intercepción de una sola palma, la relación entre el IV y la luz sugiere que mientras más lejana está dicho individuo, más alta debe desplegar su copa para incluirse en el vecindario (Fig. 1). En consecuencia, entre más alta es tal palma, mayor es el número de vecindarios en los que se incluye, es decir, mayor es el área de sotobosque que afecta (Fig. 13). Sin embargo, mientras más alta (*i. e.* distante), también es menor la intensidad de su intercepción, hasta dejar de tener efecto más allá de los 3.5 m. Existe, pues, una relación inversa entre la intensidad y la extensión de la intercepción de cada individuo.

Respecto a la intercepción local del vecindario, se puede decir que es más local de lo que anteriormente se creía. Con la definición original del vecindario se presuponían áreas de influencia de 100 m<sup>2</sup>; áreas que no difieren de aquellas que intuitivamente se manejaban en estudios anteriores (Martínez Ramos, com. pers.). Mientras que de la definición modificada se desprende que el ambiente lumínico de un punto cualquiera, en el sotobosque de Los Tuxtlas, es afectado por las palmas que crecen dentro de un área circular máxima de 20 m<sup>2</sup>. Ello tiene consecuencias sobre la intensidad y la frecuencia de la interferencia de la población de A. mexicanum.

En áreas de 100 m<sup>2</sup>, es muy probable encontrar al menos una palma de Astrocaryum mexicanum\*, mientras que en áreas de 20 m<sup>2</sup> es frecuente que tales estén ausentes. Consecuentemente, la interferencia de A. mexicanum es también menos frecuente de lo esperado. En efecto, tras la modificación del vecindario, el número modal de palmas por vecindario, en el sotobosque maduro y plano, se redujo de entre 1 y 2 a 0, valor que se registra en casi 55% de los puntos (Fig. 5a y 8a). Esto implica que más de la mitad del sotobosque está libre de la interferencia de A. mexicanum. A diferencia, en el sotobosque general se observa que solamente el 38% de los puntos están fuera de la interferencia de -----

\* En un muestreo de 500 cuadros de 10 x 10 m, sólo el 2% no presentó palmas (> 1 m de altura troncal) (Martínez-Ramos et al. 1988)).

A. mexicanum (Fig. 12). Esta diferencia puede deberse a la respuesta demográfica de A. mexicanum, ante la apertura de claros (ver sección 6.7). La densidad de A. mexicanum es función de la edad de perturbación del sitio (Martínez-Ramos, com. pers.); el sotobosque general, a diferencia del maduro y plano, se encuentran en zonas de pendiente y edad muy diversas.

Ya que para el IV, la cobertura de las palmas en un vecindario es sumatoria -y no es proporcional al área de muestreo, como en un índice de área foliar-, los vecindarios modificados (i. e. truncados) necesariamente tienen menores valores de interferencia que los vecindarios originales. Por ello, tras la modificación del vecindario, el valor modal del IV, en el sotobosque maduro, se redujo de 0.1 a 0, y su valor máximo de 1.3 a 0.9 (Fig. 5b y 8b), aunque, en el sotobosque general, el valor máximo permanece alto - 2.0- (Fig 10).

La variación espacial de la intercepción del vecindario es otro aspecto importante del papel de Astrocaryum mexicanum en el contexto del mosaico de regeneración. Al observador casual le es posible apreciar que existen diferencias en la densidad de A. mexicanum, entre diferentes sitios. Ello sugeriría una mayor intercepción en uno u otro sitio (ver Fig. 17, sección 6.7). Sin embargo, no toda la población de palmas tiene un efecto significativo de intercepción, y la composición de vecindarios interceptores no parece variar, considerablemente, en el espacio. Originalmente, se observaban diferencias en el IV entre los sitios 4 y 5, pero tras la modificación del vecindario, ninguno de los sitios difiere. La intercepción de A. mexicanum es muy similar en todos ellos, a pesar de las diferencias en la estructura de edades de sus poblaciones (ver sección 6.7).

#### 6.4 La interferencia de Astrocaryum mexicanum sobre plántulas y otras plantas pequeñas

Las correlaciones entre el IV y las variables de la comunidad vegetal inferior a 1 m, sugieren que A. mexicanum es un determinante de la estructura y dinámica de este estrato. Tanto la cobertura, como el número de individuos y de especies están negativamente relacionados a la cobertura de estas palmas. Respecto al número de especies, los resultados no sugieren, por sí solos, un efecto diferencial sobre las especies (pero ver sección 6.5). Más parece ser el caso que la reducción en el número de especie, con el aumento en el IV, es consecuencia de la reducción en el número de individuos. Al investigar el efecto de una bromelia terrestre de alta cobertura, sobre la regeneración de la comunidad arbórea, Brokaw (1983) encontró que esta influye sobre el número de individuos y de especies que crecen en la zona de sus colonias, pero no encontró evidencias de un efecto diferencial sobre las especies. Sin embargo, en el caso de A. mexicanum, tal efecto diferencial sí se evidencia al separar, en el análisis, los individuos por forma de vida.

La Fig. 9 sugiere un efecto diferencial entre formas de vida. El aparente límite máximo de cobertura con relación al IV, parece decrecer exponencialmente, en el caso de plántulas de árboles y bejucos, pero linealmente para la vegetación en general. La linealidad de la respuesta de esta vegetación puede ser reflejo de la respuesta sobre las herbáceas (Fig. 9), que constituyen el componente principal en cobertura a este nivel (Martínez-Ramos, en prep.), más que para árboles y bejucos. Ello refleja el requerimiento de luz de muchas especies de árboles y bejucos, y la relativa tolerancia a la sombra de gran número de especies herbáceas (Martínez-Ramos, en prep.).

Estos putativos límites máximos de cobertura sugieren patrones interesantes. El límite máximo para árboles, bejucos y arbustos cae rápidamente entre valores de 0 y 0.2 del IV, mientras que el límite para helechos cae entre 0 y 0.3. Esto significaría que las plántulas de árboles, bejucos, arbustos y helechos son sensibles a un umbral de luz, bajo el cual no acumulan cobertura. Las coberturas relativamente constantes, en vecindarios con mayor intercepción, podrían ser el producto de las reservas cotiledonarias de una comunidad de plántulas con una elevada tasa de recambio. Esto es apoyado por los resultados de Marquis *et al.* (1986), que no encontraron efecto de la cobertura del sotobosque, y la variación lumínica asociada, sobre la germinación y sobrevivencia de plántulas de especies de diversas formas de vida.

#### 6.5 La interferencia de Astrocaryum mexicanum sobre dos especies de brinzales

En la información obtenida en el presente trabajo, se aprecia que solamente la distribución de Pseudolmedia oxyphyllaria difiere de la aleatoria, mientras que Poulsenia armata no difiere de ningún otro tratamiento (Cuadro 8); sin embargo, el valor máximo del IV para P. oxyphyllaria es de 1, y de 0.8 para P. armata, mientras que el 14% de los puntos aleatorios tienen un valor superior a 1 (Fig 10). Esto sugiere que los brinzales de ambas especies (aunque significativamente sólo los de P. oxyphyllaria) no se encuentran en sitios de muy alto valor de interferencia. El carácter de estos puntos de alta intercepción es muy particular. El estudio de dichos puntos muestra que en la gran mayoría de ellos, una sola palma, a una distancia menor que 1 m, produce los altos valores. Una palma de 1.25 m de altura tiene un radio de cobertura de 1.76 m, por lo que si P. oxyphyllaria y P. armata no habitan puntos con un IV mayor que 1.0, significa que no habitan dentro de la copa de una palma, hecho que es obvio a simple vista. Sin embargo, a pesar de ello, tal situación puede ser un caso de competencia por ocupación del espacio. Este tipo de situaciones no se ha estudiado para árboles del sotobosque de las selvas húmedas;

queda aún por saber si esta interacción se reduce a interferencia lumínica, o si tiene una naturaleza propia (e. g. crown shyness).

Por otra parte, estos puntos de alta interferencia no son la única razón de la diferencia entre los brinzales de Pseudolmedia oxyphyllaria y los puntos aleatorios, ya que esta se mantiene aun si se excluyen dichos puntos. El análisis del IV en sus componentes ofrece una explicación más extensa.

Ambos componentes muestran una diferencia entre Pseudolmedia oxyphyllaria y los puntos aleatorios (Fig. 11 y 12). El número de palmas difiere a varias distancias, pero más visiblemente a distancias cortas. Estas palmas cercanas producen una intercepción lumínica cuadráticamente mayor que las lejanas (Ecuación 1), por lo que su efecto es importante. Por lo tanto, es pertinente concluir que el establecimiento o la sobrevivencia de los individuos de P. oxyphyllaria esta influenciado por la densidad de palmas de A. mexicanum, pero talvez más importantemente, por la cercanía de sus copas.

No obstante que no se observan diferencias significativas entre especies, en cuanto al IV, número de palmas por vecindario y distancia de la palma más cercana (Cuadros 8 y 9), hay que notar que solamente Pseudolmedia oxyphyllaria difiere de los puntos aleatorios. Esto sugiere que Astrocaryum mexicanum tiene mayor interferencia sobre esta última que sobre Poulsenia armata. Ambas especies han sido clasificadas como nómadas por Martínez-Ramos (1985), pero dados los resultados de este estudio, sería factible sugerir que los brinzales de P. armata son más tolerantes a la sombra que los de P. oxyphyllaria, sin embargo, los resultados de otros estudios son contradictorios. En claros, el crecimiento en diámetro, de brinzales de ambas especies, es muy similar (Martínez-Ramos, manus.), pero la ganancia diaria en biomasa de las plántulas de P. oxyphyllaria es mayor, tanto en claro como en sombra, que la de plántulas de P. armata (Popma y Bongers 1988). Paradójicamente, estas últimas incluso pierden biomasa en la sombra (Popma y Bongers 1988), a pesar de que sus brinzales ( d.a.p. = 1-4 cm) han sido asignados a la categoría más ombrófila (Hubbel y Foster 1987a). La ecofisiología de estas especies, y de los árboles tropicales en general, es aún un tema poco conocido -aunque ya se contemplan esfuerzos encaminados a abordar este problema con un enfoque poblacional (Martínez-Ramos 1989)-, y es posible que las características fisiológicas de una especie cambien en el transcurso de su ciclo de vida (Clark y Clark 1987).

La biología de las especies arbóreas tropicales y el mismo bosque húmedo tropical son en extremo variables y complejos (Clark y Clark 1987; Lieberman et al. 1989; Martínez-Ramos et al. 1989a y b). Si las especies pudieran ser caracterizadas exclusivamente por su respuesta a la luz (Whitmore 1989), se esperaría que la relación entre su distribución y la intercepción lumínica de Astrocaryum mexicanum fuera estrecha, pero esto no ocurre. Las abundancias potenciales para estas especies -deducidas de sus abundancias en vecindarios con diferentes IV asociados, y de las abundancias de estos vecindarios en el sotobosque- no corresponden

a las abundancias observadas. Por ejemplo, a pesar de que P. armata no responde negativamente ante A. mexicanum, como lo hace P. oxyphyllaria, sí es menos abundante que esta última. De ello se deduce que las abundancias de estas especies están afectadas también por factores diferentes al ambiente lumínico; en Isla Barro Colorado, Panamá, P. armata se limita grandemente a pendientes pronunciadas (Hubbell y Foster 1986a), posiblemente debido a su susceptibilidad a la sequías (Hubbell y Foster 1987b). Robichaux y Pearcy (1980), Chazdon (1986) y otros investigadores (Field, com. pers.) han tratado de explicar la distribución de especies del sotobosque a través de sus capacidades fotosintéticas. Sin embargo, Oberbauer et al. (1988 y 1989) no han encontrado diferencias en el ambiente lumínico experimentado por brinzales de especies de historia de vida muy diferente, así como tampoco se han encontrado para 5 especies del género Piper, de fisiología contrastante (Field, com. pers.). Estos resultados, así como el resultado del presente estudio, sugieren que los individuos de cierta especie no ocupan únicamente los microsítios en donde su capacidad competitiva pudiera ser máxima (Canham 1984), sino tal vez aquellos microsítios donde su nicho de regeneración, sensu Grubb (1977), ha persistido a pesar del tiempo. Para comprender la distribución y abundancia de estos organismos, parece necesario estudiar otras interacciones bióticas que la competencia: infección por patógenos y micorrizas, depredación de semillas y herbivoría, polinización y dispersión.

#### 6.6 El papel de Astrocaryum mexicanum en la comunidad arbórea

Con anterioridad se ha evidenciado que dentro del nivel de los autótrofos, las especies vegetales con elevada cobertura pueden jugar un papel clave, sensu Paine (1966), dentro de su nivel trófico (Miller y Werner 1987). Por otra parte, en las selvas húmedas, donde la mayoría de las especies arbóreas cuentan con densidades poblacionales equivalentes ó menores a un solo individuo adulto por hectárea (Hubbell y Foster 1983), la influencia de la mayoría de las especies sobre el resto de la vegetación puede ser muy limitada (Hubbell y Foster 1986a). Este no es el caso de Astrocaryum mexicanum en Los Tuxtlas. A. mexicanum, como algunas otras especies del sotobosque (Hubbell y Foster 1986a), alcanza una densidad poblacional considerablemente alta, que sumada a su notable cobertura, le confiere un papel singular en la determinación del ambiente lumínico del sotobosque.

Mucho se ha hablado sobre la importancia de la cobertura del dosel superior en la determinación del ambiente lumínico (Brokaw 1982; Martínez-Ramos 1985; Martínez-Ramos et al. 1988, Martínez-Ramos et al. 1989a y b), mientras que poco se ha dicho sobre el sotobosque. Queda claro que en la mayoría de los casos, la cobertura de la vegetación del sotobosque de una selva húmeda no

es el único determinante del ambiente lumínico en el suelo; sin embargo, la intercepción de la luz debida al sotobosque es de naturaleza particular. Por su reducida altura, el follaje de una sola planta del sotobosque es capaz de influir de manera importante en el nivel lumínico del suelo bajo ella; mientras que por su misma altura, este follaje puede no afectar la luz del suelo a una corta distancia (ver sección 6.3). El resultado es un fino mosaico de ambientes lumínicos contrastantes. Por ejemplo, Chazdon *et al.* (1988) encontraron gran variación espacial en el ambiente lumínico del sotobosque de Los Tuxtlas, a distancias horizontales incluso menores que 1 m. Si dicha variación fuera debida al dosel superior, tendería a desaparecer al considerarse su fluctuación temporal. Alternativamente, si la variación fuera debida al dosel del sotobosque, se conservaría, en gran medida, a pesar del paso del tiempo. En el primer caso, el mosaico sería temporal, y el microambiente lumínico del sotobosque, homogéneo. En el segundo caso, el mosaico sería permanente, y el sotobosque, una pléyade de microambientes lumínicos.

El área de influencia de 20 m<sup>2</sup> para *Astrocaryum mexicanum*, ilustra la importancia de la cobertura del estrato bajo en la determinación del ambiente lumínico del sotobosque. Raich (1989) encontró, en una selva alta de Malasia, que la luz que incide sobre un punto del sotobosque, proviene parcialmente de huecos en el dosel superior a distancia horizontal de hasta 20 m del punto. En un dosel de 30 m de altura (Raich 1989), dichos huecos, no obstante su lejanía, quedan incluidos en un cono invertido de 90 grados, que con un radio de 20 m, cubre un área de influencia de más de 1200 m<sup>2</sup>. El vecindario de *A. mexicanum*, dada su baja altura, cubre la sexagésima parte de esta área. La implicación es interesante: un área de 20 m<sup>2</sup> puede estar completamente cubierta por copas de *A. mexicanum*, produciendo una interferencia extremadamente intensa. Pero es poco probable que, en un área de 1200 m<sup>2</sup>, sean nulos los huecos del dosel. El observador casual en Los Tuxtlas, puede llegar a la conclusión de que la mayoría de las zonas de extrema sombra se disponen bajo densos doseles de árboles del sotobosque, en particular, de *A. mexicanum*.

Es cierto que entre los árboles del sotobosque, *Astrocaryum mexicanum* es singular por muchas razones. Entre ellas, por la relación alométrica entre el ancho de la copa y la altura. La cobertura de la copa de un individuo de *A. mexicanum* es relativamente grande desde el estadio de plántula (obs. pers.), y alcanza su extensión máxima desde el 1.25 m de altura, a partir de cuando, se mantiene constante (Martínez-Ramos, sin publ.). Mientras tanto, la cobertura de la copa de la mayoría de las especies arbóreas que crecen en el sotobosque, es pequeña en el estadio de plántula, y aumenta lenta, pero aceleradamente, con el incremento en altura (King, manus.). A consecuencia, la cobertura de un individuo de *A. mexicanum* es relativamente mayor que la de individuos de otras especies arbóreas, hasta pasados los 7 m de altura (Fig. 14). Esto sugiere que si un individuo de *A. mexicanum* en un punto del sotobosque, fuera remplazado por uno de otra

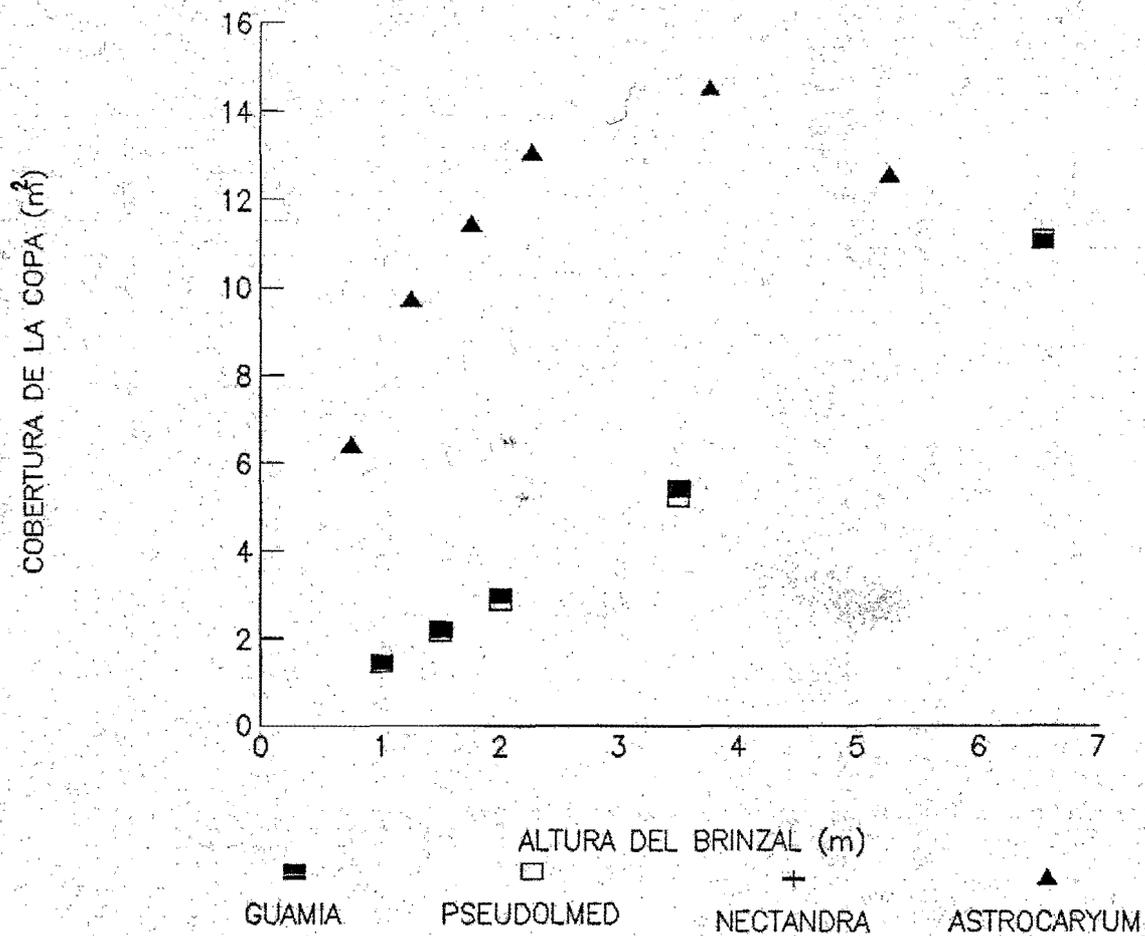


Fig. 14. Relación entre la altura y la cobertura de la copa de individuos de *Guamia* sp (Annonaceae), *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Moraceae), *Nectandra ambigens* (Lauraceae) y *Astrocaryum mexicanum* (Palmae). Calculado con datos de Martínez-Ramos (datos no publ.) (*A. mexicanum*), y las ecuaciones alométricas de Bongers et al. (1988) (otras especies).

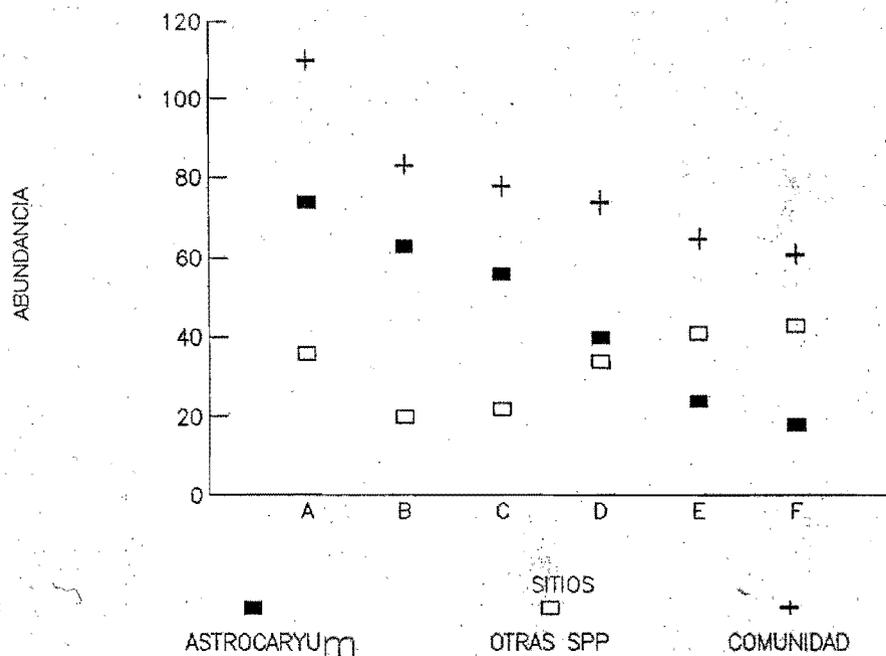


Fig. 15. Relación de abundancias de individuos (d.a.p. < 10 cm) de *Astrocaryum mexicanum*, el resto de las especies arbóreas y el total de la comunidad, en 6 sitios de 60 m<sup>2</sup>, en Los Tuxtlas, Ver. Calculado con datos de Piñero *et al.* (1977).

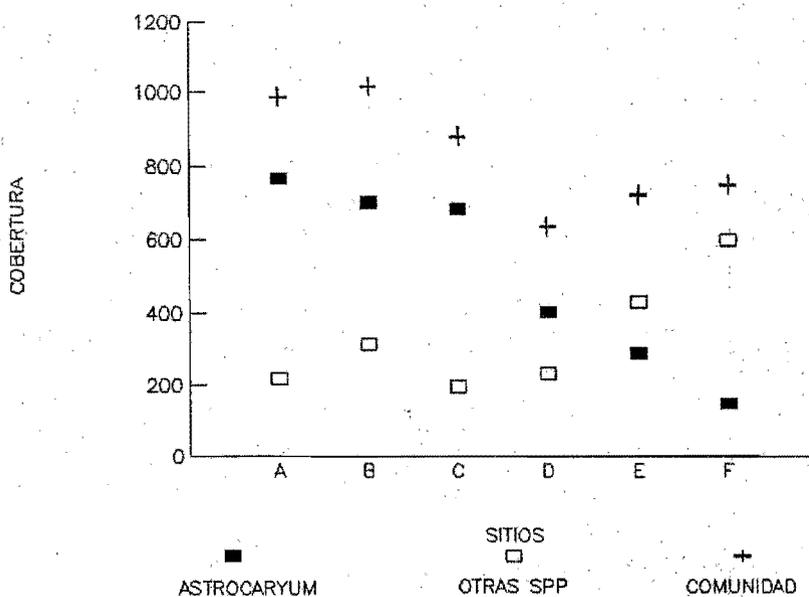


Fig. 16. Relación de coberturas del total de individuos (d.a.p. < 10 cm) de *Astrocaryum mexicanum*, el resto de las especies arbóreas y el total de la comunidad, en 6 sitios de 600 m<sup>2</sup>, en Los Tuxtlas, Ver. Calculado con datos de Piñero *et al.* (1977).

especie, se reduciría la densidad de área foliar sobre dicho punto, y consecuentemente, se elevaría su nivel lumínico. Pero incluso el remplazamiento no parece ser equilibrado. En Los Tuxtlas, la densidad de individuos entre 0 y 10 m de altura, de todas las especies, no es independiente de la densidad de A. mexicanum, sino que ambas disminuyen simultáneamente (calculado con datos de Piñero et al. 1977) (Fig. 15). Es decir, no todos los individuos de A. mexicanum son remplazados por un individuo de otra especie arbórea. Aunado a la mayor cobertura de la copa de la palma, esto se traduce en una elevada densidad de área foliar en el sotobosque, asociada a la presencia de A. mexicanum (calculado con datos de Piñero et al. 1977) (Fig. 16).

Es poco probable que a causa de lo anterior, el sotobosque en Los Tuxtlas sea particularmente oscuro. Incluso, los datos existentes parecen indicar lo contrario (ver sección 6.1). Lo cierto es que la tasa de perturbación (*i. e.* la aparición de aperturas en el dosel), en Los Tuxtlas, es particularmente alta (Martínez-Ramos et al. 1988, 1989b). Ello podría significar que en ausencia de Astrocaryum mexicanum, una gran proporción de la selva tendría niveles lumínicos elevados. Sin embargo, las predicciones en este sentido, no son sencillas. Por ejemplo, se ha sugerido que el nicho de A. mexicanum es ocupado, en su ausencia, por Faramea occidentalis (Rubiaceae), con consecuencias comunitarias similares (Sarukhán et al. 1985). Sin embargo, también es cierto que Los Tuxtlas es singular, entre las selvas neotropicales, por su baja diversidad y su baja densidad de brinzales y latizales (Bongers et al. 1988). Las causas de esta singularidad pueden ser de índole histórico, biogeográfico o climático (Gentry 1988; Wendt 1989), pero también es posible que estas tengan origen en las interacciones biológicas entre árboles.

Otras selvas húmedas tienen importantes comunidades de palmas, incluso más diversas que la selva de Los Tuxtlas (*e. g.* Kahn y de Castro 1985; Chazdon 1985b). Sin embargo, la importancia de una comunidad de palmas, en la determinación del ambiente lumínico, no es inmediata. Y la influencia de cierta especie de palma, sobre el resto de la vegetación, depende de su densidad poblacional y de la disposición espacial de su cobertura. Por efecto del cono invertido, conforme las especies de palmas ocupan mayor altura, mayor debe ser su densidad poblacional, o su área individual de cobertura, para que ésta sea determinante del ambiente lumínico (ver sección 6.3). Por lo tanto, el potencial interceptor de una palma que crece arrositada mientras gana cobertura, será mayor que el de aquellas palmas zancudas que ganan altura desde pequeñas. Por ejemplo, en Finca La Selva, Costa Rica, las palmas zancudas Iriartea gigantea y Socratea durissima son abundantes en el dosel alto, pero la palma arrositada Welfia georgii y las palmas enanas Geonoma cuneata y Asterogyne martiana podrían producir mayor intercepción lumínica debido a su corta altura (obs. pers.). En la actualidad, se realizan estudios para determinar el efecto de interferencia de las palmas de estas dos últimas especies (Denslow, com. pers.).

También es interesante notar que en las zonas pantanosas de esta misma selva, la palma Astrocaryum alatum, del sotobosque, alcanza, como su congénere en Los Tuxtlas, densidades poblacionales y cobertura considerables (obs. pers.).

#### 6.7 El papel de Astrocaryum mexicanum en el contexto del mosaico de regeneración

La dinámica de la población de Astrocaryum mexicanum -como al parecer la de la mayoría de las especies arbóreas- está ligada al ciclo de crecimiento del bosque (Martínez-Ramos *et al.* 1989b) (ver sección 2.3). Con la apertura de un claro extenso, el reclutamiento de plántulas de A. mexicanum aumenta, ocasionando la aparición de una onda demográfica local (Sarukhán *et al.* 1985). Tales ondas se evidencian en la estructura de edades (*i. e.* tamaños) de la población y se desplazan a lo largo del eje de edad conforme transcurre el tiempo. Una onda, formada por individuos coetáneos, tiende a formar un dosel de altura uniforme con un gran potencial de interferencia. Dada la baja probabilidad de muerte, pasada la fase de plántula, de esta palma (Piñero *et al.* 1984), las cohortes suelen persistir por muchos años, creciendo con el ciclo de regeneración del bosque. Sin embargo, tales ondas suelen aparecer también en el borde de los claros y en el sotobosque maduro adyacente (obs. pers.). Es decir, por efecto del parche vecino, ondas de cualquier edad pueden ocurrir en sitios de diferente edad de perturbación; la ocurrencia de perturbaciones repetidas tiene el mismo efecto. Así, la edad de la onda demográfica, y la edad del parche se conjugan para producir una interacción particular entre A. mexicanum y distintos grupos de especies.

El mismo Astrocaryum mexicanum permite reconstruir la historia de perturbación de un sitio, a través del registro de la caída de bejucos, ramas, o árboles del dosel, en dobleces de su tallo (Martínez-Ramos *et al.* 1988). Por lo que, hoy en día, es posible relacionar la estructura poblacional de A. mexicanum con la historia de perturbación (*i. e.* edad) de un sitio, y sugerir así, el papel pasado, presente y futuro de A. mexicanum en la estructuración de la comunidad local. Estas sugerencias pueden ser puestas a prueba en el campo. Aquí se presentan algunas sugerencias para los 5 sitios de este estudio.

En el sitio 3 del presente estudio, se aprecia a simple vista una onda demográfica, pues existe un homogéneo dosel de palmas a altura de 3 o 4 m. Sin embargo, el análisis de la estructura de edades de A. mexicanum en los 5 sitios, revela ondas demográficas en 4 de ellos (Fig. 17). En el sitio 4, la onda ha llegado a alturas relativamente elevadas, mientras que en el sitio 2 y 3 se encuentra a alturas intermedias, y en el sitio 1 permanece por debajo de 1.3 m.

La cohorte de palmas reclutada dentro de un claro, posiblemente aparece muy tardíamente para afectar la fase de crecimiento que le sucede. En especial, podría estar exento de

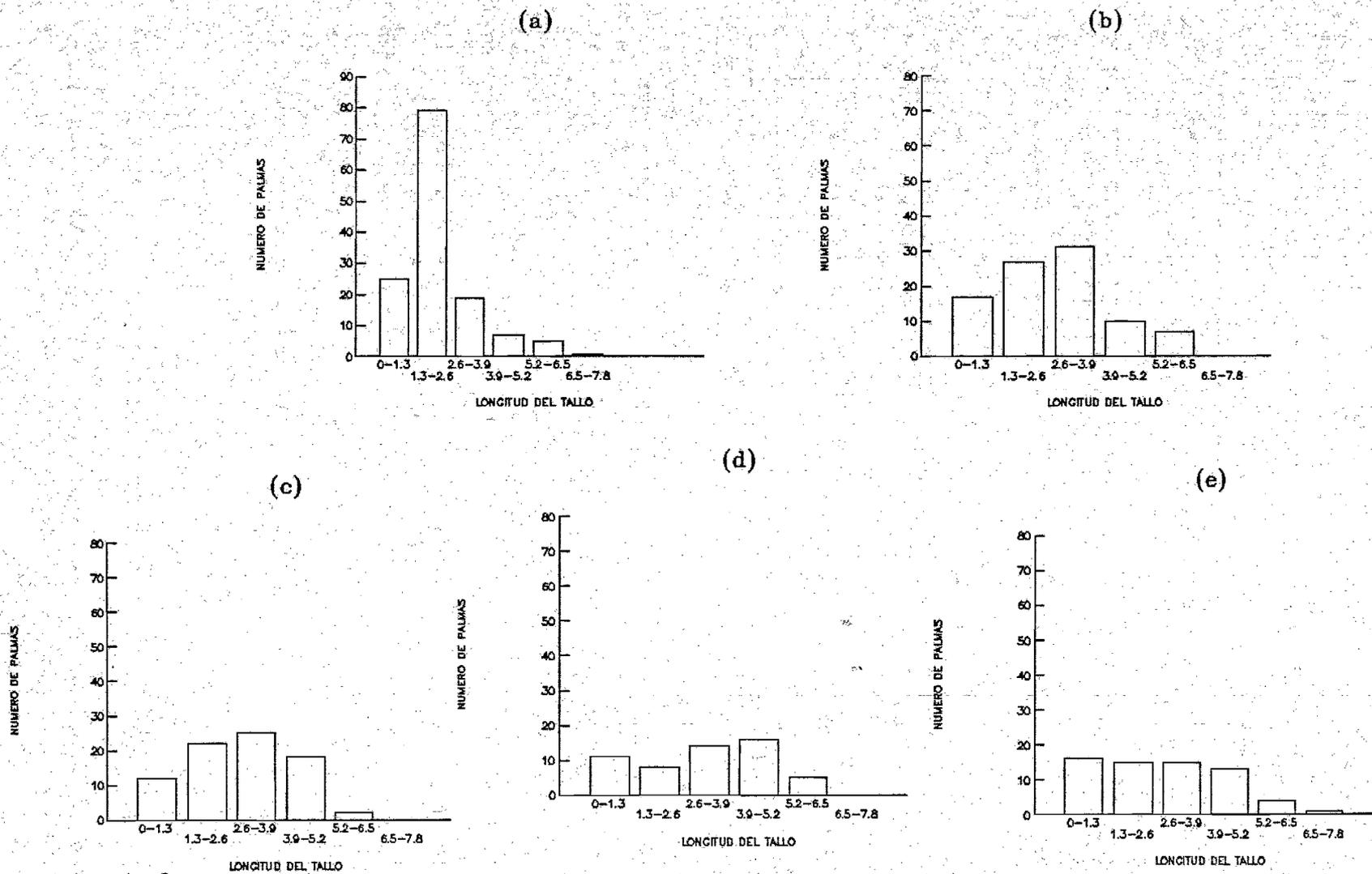


Fig. 17. Abundancia de palmas de *Astrocaryum mexicanum* en categorías de longitud de tallo (m), en 5 sitios de 676 m<sup>2</sup> en Los Tuxtlas, Ver. Estructura de edades de la población de los sitios a) 1, b) 2, c) 3, d) 4, y e) 5.

su interferencia, el reclutamiento de individuos presentes anteriormente a la apertura del claro; en claros, el reclutamiento de muchas especies es generalmente a través de esta regeneración avanzada (Brokaw 1985). Por otra parte, el reclutamiento de especies que aparecen tras la apertura del claro -especies pioneras- podría ser afectado, no por la incipiente cohorte de palmas, sino por las palmas pre-perturbación que han doblado su tallo, bajando su copa y produciendo una fuerte interferencia local. El reclutamiento de individuos pre-reproductivos y reproductivos de especies de este grupo (e. g. Cecropia obtusifolia (Moraceae) y Heliocarpus appendiculatus (Tiliaceae)) está asociado inversamente a la presencia de palmas de A. mexicanum (Martínez-Ramos, en prep.).

Una situación diferente puede ocurrir en el borde de los claros y en el sotobosque adyacente, donde también suelen aparecer densas cohortes de Astrocaryum mexicanum. Por efecto de exposición al viento, los sitios adyacentes a claros tienen altas probabilidades de sufrir nuevas perturbaciones (Hubbell y Foster 1986b). En ellos, la intercepción lumínica de la cohorte preexistente -ya más avanzada en el eje de edad- podría ser especialmente intensa. Esta es la situación del sitio 1. Este sitio se encuentra en el área más perturbada de la zona de estudio (Martínez-Ramos et al. 1988). Dos claros de mediano tamaño, y un camino abierto lo circundan. Aparentemente como resultado de ello (Enriquez, com. pers.), un elevado número de palmas juveniles, con un altísimo potencial de intercepción, ocupan el sitio. El papel por venir de A. mexicanum, en este sitio de alta probabilidad de perturbación, será determinante en la estructura de árboles pioneros y nómadas (*sensu* Martínez-Ramos, 1985). Ello también ilustra uno de los efectos, sobre la estructura del bosque, de la creación de bordes artificiales alrededor de reservas y refugios naturales.

En etapas más avanzadas del ciclo de crecimiento del bosque, Astrocaryum mexicanum podría influir sobre diferentes grupos de especies, dependiendo de varios factores. Dos de las diferentes posibilidades son las de los sitios 2 y 3. En ambos sitios, A. mexicanum podría jugar un papel importante en el presente y en los años venideros; sus categorías de tamaño más representadas están aún dentro del espacio del cono invertido de intercepción lumínica (Fig. 17). Ambos sitios tienen una historia de perturbaciones relativamente recientes, pero de un carácter diferente (obs. pers.). El sitio 3 fue afectado, hace espacio de 20 años, por la caída de varios árboles que abrió un claro de gran tamaño (obs. pers.), y se encuentra ahora en fase de construcción, siguiendo la "ruta integral" (claro --> construcción --> madurez) (Martínez-Ramos et al. 1989b). El dosel superior en este sitio, está ocupado por árboles pioneros maduros (C. obtusifolia), y latizales de otras especies, de alrededor de 15 m de altura. Aquí, A. mexicanum puede afectar, en el presente, el reclutamiento de brinzales de especies nómadas, pero un muy numeroso conjunto de latizales de estas especies han revasado ya su zona de influencia, o quizá,

crecieron antes de la aparición de esta; entre ellos se han de encontrar los individuos que restablecerán el dosel superior en la fase de madurez. La presente intercepción lumínica de A. mexicanum podría, no obstante, determinar la estructura de la comunidad de árboles del sotobosque.

El sitio 2 parece haber sufrido múltiples caídas de ramas aisladas (obs. pers.), produciendo la aparición de claros pequeños que siguieron la "ruta madura" (claro --> madurez) (Martínez-Ramos et al. 1989b). Por lo tanto, su dosel superior está formado por árboles de altura muy variable. Entre ellos se encuentran algunos de gran altura, propensos a seguir disparando el ciclo de crecimiento, tanto por la ruta madura como por la integral. En la actualidad, A. mexicanum puede estar interfiriendo a los individuos y modificando la composición de la regeneración avanzada, que constituirán el dosel de árboles nómadas (sensu Martínez-Ramos, 1985) en la siguiente fase.

En el sitio 4 ocurre una situación diferente. Este sitio representa un parche maduro de gran edad (obs. pers.), en donde el dosel superior está formado por fustales de más de 20 m de altura (Nectandra ambigens (Lauraceae) y Pterocarpus rhorii (Leguminosae.)). La población de Astrocaryum mexicanum en este sitio, parece ser senil, ya que el número de juveniles es escaso e incluso menor que el de adultos (Fig. 17). Aquí, A. mexicanum posiblemente ha determinado la estructura del grupo de árboles del sotobosque, pero su papel será más limitado conforme transcurre el tiempo.

La selva en Los Tuxtlas, como en muchos otros lugares, tiene una estructura y dinámica que varía fuertemente a diferentes escalas de espacio y tiempo (Bongers et al. 1988, Martínez-Ramos et al. 1988). La variación no considerada en este trabajo también ha de tener consecuencias sobre las situaciones descritas: en gran parte de la extensión de la Estación de Los Tuxtlas, la topografía es sumamente accidentada, con pendientes pronunciadas; el dosel superior parece ser muy heterogéneo y los claros del dosel muy abundantes (obs. pers.). Aquí, esta heterogeneidad posiblemente determina el ambiente lumínico más importantemente de lo que lo hace A. mexicanum, permitiendo altos niveles de radiación lumínica en el sotobosque. Por lo tanto, el Índice de Interferencia del Vecindario que se ha definido en este trabajo, evaluado para A. mexicanum, y calibrado en sitios maduros y planos, pudiera no aplicarse de manera inmediata en sitios con pendiente pronunciada, y requerir de nueva calibración.

Por otra parte, es interesante notar la gran cobertura de vegetación herbácea en estos terrenos pendientes, debida, probablemente, a la mayor tolerancia a bajos niveles lumínicos de esta forma de vida (ver sección 6.4). Si fuera así, la relación entre la cobertura de Astrocaryum mexicanum y la respuesta diferencial de herbáceas y otras formas de vida (ver sección 6.4) favorecería a las primeras, y estas, a través de su notable aumento en cobertura, pudieran tomar el papel principal en la

intercepción lumínica ante las plántulas. Esta posible relación no ha sido plenamente investigada.

### 6.8 Las interacciones dentro del nivel autotrófico y la estructura de la comunidad arbórea

Hubbell y Foster (1986a) han sugerido que las interacciones entre los individuos de las diferentes especies arbóreas de las selvas húmedas, pudieran ser todas muy similares y equilibradas debido a la convergencia evolutiva entre ellas. Este no parece ser el caso en Los Tuxtlas. La abundancia de Astrocaryum mexicanum parece estar asociada inversamente a la abundancia de especies nómadas y tolerantes (Martínez-Ramos, sin publ.), así como también de pioneros (Martínez-Ramos, en prep.); sin embargo, el carácter de esta relación parece variar, no solamente entre los putativos gremios de árboles, sino entre las especies dentro de cada gremio, e incluso entre las etapas de vida de cada especie (Martínez-Ramos, en prep.) (ver sección 2.4). Como un ejemplo concreto, en el presente trabajo se aprecia que la interferencia lumínica del vecindario de palmas es menor sobre Poulsenia armata que sobre Pseudolmedia oxyphyllaria, ambas del gremio de las nómadas (sensu Martínez-Ramos, 1985).

Como se sugirió anteriormente (sección 6.7), los cambios y diferencias en las relaciones de intercepción lumínica, no dependen exclusivamente de la fisiología de las entidades involucradas; la historia de perturbación y el estado actual del sitio delimitan la ocurrencia de la relación, su resultado, y su relevancia en la estructuración de la comunidad. Estas circunstancias podrían sugerir que la heterogeneidad ambiental -espacial y temporal- de las selvas juega un papel importante en el origen y/o mantenimiento de su diversidad arbórea. Si esto fuera así, se apoyarían las hipótesis de "Variación Espacial" o "Fluctuación y Competencia Continua" (Chesson y Case 1986). Sin embargo, es posible que los patrones sugeridos sean una consecuencia casual de la dinámica de la selva, y no una adaptación de las especies a la misma. Una de las razones que apuntan hacia esta última posibilidad es que la muy particular naturaleza de las relaciones entre individuos que habitan el sotobosque tiene implicaciones muy diferentes a las supuestas por estas hipótesis.

La competencia ha sido definida como "la interacción que ocurre, por la escasez de un recurso común, entre dos o más individuos, poblaciones o especies, resultando afectadas negativamente ambas partes" (Giller 1984). Sin embargo, a menudo, sencillamente se le designa competencia a cualquier interacción donde ambas partes son afectadas negativamente (-/-) (Begon *et al.* 1986). Esto ha traído como problema el que el concepto se asocie a un efecto, más que a un proceso; bajo este concepto de efecto, se incluyen variedad de procesos que a menudo no involucran la existencia de un recurso limitante común (Harper 1977). El concepto se complica, además, por que las interacciones

competitivas pueden ser asimétricas -una parte puede resultar más afectada que la otra- hasta el extremo en que solamente una de ellas es afectada: -/o. Aunque este tipo de interacción es conocida como amensalismo, a menudo se le considera un caso más de competencia (Begon *et al.* 1986).

En el caso de que el principal recurso limitante, en el sotobosque de las selvas húmedas fuera la luz (Pearcy 1983; Denslow 1987; Chazdon 1988), las interacciones entre organismos autótrofos serían muy asimétricas. El espacio lumínico es rara vez disputado directamente entre dos individuos del sotobosque,\* como lo evidencia el reducido número de vecindarios con IV menor que 1 (sección 6.5). Más que una interacción competitiva, en donde existe un acervo común de recursos que los organismos explotan diferencialmente, se trata de una relación de interferencia: los organismos de mayor altura, interceptan la luz que podría llegar a los organismos más bajos, actuando unilateralmente y sin posibilidad de interacción. Esta relación no es tanto una interacción entre dos entidades, sino una modificación del ambiente de una entidad por la otra. Las consecuencias de este tipo de relación han por ello de ser muy particulares, tanto para la teoría de nicho, como para la de gremio.

En una situación como la anterior, el papel que juega un individuo -como interferidor o interferido- no depende tanto de su fisiología, como de su posición en el espacio. La elevación de la calidad "competitiva" de la especie interferida no depende tanto de su desplazamiento de nicho y especialización en la utilización de recursos no ocupados por la especie interferidora, sino en su permanencia en el sitio y crecimiento hacia estratos superiores, es decir, en su **tolerancia** a las condiciones experimentadas.

El concepto de tolerancia ha sido muy utilizado en la descripción de la dinámica sucesional de la vegetación, pero su uso requiere de mucha cautela. Las relaciones entre los individuos y especies arbóreas de las selvas húmedas deben estudiarse dentro del contexto sucesional (e. g. Martínez-Ramos 1985) -entendido sencillamente como el cambio en los sistemas naturales, independiente de la noción de progreso hacia un estado climax o maduro (MacIntosh 1981, *in* Shugart 1984)-; sin embargo, este procedimiento puede oscurecer el entendimiento de los fenómenos bajo la sombra de las antiguas preconcepciones que rodean a varios conceptos.

Dentro de los estudios sucesionales, Horn (1971) y Whitmore (1982) han hecho referencia explícita de uno de estos conceptos, el axioma del forestal: las especies que toleran el dosel son progresivamente más dominantes conforme avanza la sucesión. Muchos autores han reconocido que como resultado de las frecuentes perturbaciones, la mayoría de los bosques no alcanzan

---

\* En los claros, y otros sitios relativamente abiertos del sotobosque, la competencia por luz puede ser mucho más dinámica, pudiendo los organismos interactuar más directamente.

etapas avanzadas en esa marcha progresiva, pero al menos un autor (Aubréville 1938, in Whitmore 1982) ha sugerido que, alternativamente, la sucesión pudiera consistir de un remplazamiento azaroso. Sin embargo, el axioma del forestal persiste hasta la fecha; en un reciente intento por clarificar y elaborar la teoría sucesional, Pickett y McDonnell (1989) han sugerido la aplicación de una teoría jerárquica de fuerzas (Sober 1984). Dentro de la teoría de fuerzas, la ley de fuerzas nulas es la descripción del comportamiento inercial del sistema, su estado cuando ninguna fuerza actúa sobre él (Sober 1984). De acuerdo a Pickett y McDonnell (1989), en la sucesión, la ley de fuerzas nulas es la ley de la tolerancia dinámica. Es decir, en ausencia de cualquier fuerza, la sucesión avanza, remplazándose las especies de acuerdo a las diferencias en su tolerancia a los factores físicos y bióticos (Pickett y McDonnell 1989). Esta trayectoria ideal puede ser modificada por otras fuerzas; las fuerzas modificadoras son, en este caso, la disponibilidad de recursos (i. e. ocurrencia de perturbaciones) y la disponibilidad de propágulos (i. e. especies) (Pickett y McDonnell 1989). En fecha reciente, este esquema fue criticado en aras de que su ley de fuerzas nulas, la ley de tolerancia dinámica, no es propiamente nula, sino que es el resultado de otras fuerzas (Waters 1989). La polémica así suscitada queda por aclararse.

Por otra parte, bajo este esquema, la ocurrencia de perturbaciones es entendida como una fuerza ajena a la inercia del sistema. Ello es comprensible cuando se recuerda que en la historia de la ecología, la sucesión era originalmente descrita como un proceso autogénico de los sistemas, y que más tarde, la perturbación fue descubierta como una desviación, necesariamente alogénica, de esta trayectoria hacia el climax. Sin embargo, en muchas selvas húmedas y otros bosques naturales, la principal fuente de "perturbación" es la muerte y caída de árboles del dosel. Si bien la tasa de caída de árboles es influida por factores ambientales, el evento, per se, es un fenómeno demográfico inherente a cualquier sistema constituido por individuos de vida finita.

Sale (1977) sugirió, aunque no con este propósito, un esquema de la sucesión que pudiera utilizarse como base de una ley de fuerzas nulas. Se sugiere que en una comunidad de especies que utilizan un mismo recurso limitante -en particular, el recurso espacio-, y donde este recurso aparece impredeciblemente en el espacio y el tiempo, las especies se remplazarán aleatoriamente, i. e. en una sucesión adireccional, que tenderá a mantener las abundancias originales. Esto ocurrirá siempre que las especies no difieran en su capacidad de ocupar el espacio abierto y de mantener este espacio ante posibles competidores, en su capacidad reproductiva, y en su capacidad de dispersión de propágulos. Estas salvedades constituyen, de hecho, algunas de las posibles fuerzas modificadoras de la ley de fuerzas nulas, sugeridas por Pickett y McDonnell (1989). Sin embargo, en este esquema alternativo, la ocurrencia de "perturbaciones" es una característica inherente al

sistema, y no una fuerza modificadora del mismo. A su vez, la capacidades (tolerancias) diferenciales de las especies son fuerzas contingentes, capaces de alterar la trayectoria adireccional "ideal", sensu Pickett y McDonnell (1989), del sistema.

En las selvas húmedas, es posible que la principal relación entre árboles sea la interferencia luminica. Esta relación es tan asimétrica que su resultado se resuelve consistentemente a favor de la especie interferidora; por ello, no constituye una fuerza modificadora de la ley de fuerzas nulas. Por otra parte, la tolerancia de las especies no es una condición inicial, constituyente de la dinámica inercial del sistema, o una característica inmutable de las especies, sino una fuerza contingente a la historia sucesional (inercia) del sistema. La combinación de estas circunstancias sugiere que en el proceso sucesional natural de las selvas húmedas, las especies se remplazan de acuerdo a su tolerancia particular a condiciones inherentemente diversas y cambiantes. Esta hipótesis difiere del modelo de sucesión direccional, e incluso, de aquel de sucesión cíclica, propuestos a la fecha; sin embargo, está lejos de semejarse al modelo de sucesión azarosa, propuesto por Aubreville (1938, in Whitmore 1982).

Finalmente, Astrocaryum mexicanum parece influir sobre la distribución, y posiblemente sobre la abundancia, de especies arbóreas del sotobosque, del dosel superior, y de claros, dejando sentir su interferencia a través de grupos ecológicos muy variados. Si el gremio es realmente "el foro de las interacciones interespecíficas más intensas" (Giller 1984), entonces los gremios de árboles en la selva de Los Tuxtlas son más complejos de lo que hemos pensado.

## 7. BIBLIOGRAFIA

- Anderson, M. C. (1964). Studies on the woodland light climate. I. the photographic computation of light conditions. J. Ecol. **52**, 27-41.
- Anderson, M. C. y Miller, E. E. (1974). Forest cover as a solar camera: penumbral effects in plant canopies. J. Appl. Ecol. **11**, 691-697.
- Ashton, P. S. (1958). Light intensity measurements in a rain forest near Santarem, Brazil. J. Ecol. **46**, 65-70.
- Bazzaz, F. A. (1984). Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. In: Medina, E., Mooney, H. A. y Vázquez-Yanes, C. (Eds.). Physiological ecology of plants of the wet tropics. Dr. W. Junk Publ. La Haya. pp. 233-243.
- Begon, M. Harper, J. L. y Townsend, C. R. (1986). Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell, Oxford.
- Bongers, F., Popma, J., Meave del Castillo, J. y Carabias, J. (1988). Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Vegetatio **74**, 55-80.
- Brokaw, N. V. L. (1982). Treefalls: frequency, timing and consequences. In: Leigh, E. G., Rand, A. S. y Windsor, D. M. (Eds.). The ecology of a tropical forest. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. pp. 101-108.
- Brokaw, N. V. L. (1983). Groundlayer dominance and apparent inhibition of tree regeneration by Aechmea magdaleneae (Bromeliaceae) in a tropical forest. Tropical ecology **24**, 194-200.
- Brokaw, N. V. L. (1985). Gap-phase regeneration in a tropical forest. Ecology **66**, 682-687.
- Brokaw, N. V. L. (1987). Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. J. Ecol. **75**, 9-19.
- Budowski, G. (1963). Forest succession in tropical lowlands. Turrialba **13**, 42-44.
- Budowski, G. (1965). Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. Turrialba **15**, 40-42.
- Canham, C. D. (1988). An index for understory light levels in an around canopy gaps. Ecology **69**, 1634-1637.

- Canham, C. D. y Marks, P. L. (1985). The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. In: Pickett, S. T. A. y White, P. S. (Eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Acad. Press, Orlando. pp. 197-217.
- Clark, D. A. y Clark, D. B. (1987). Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. Rev. Biol. Trop. 35 (Supl. 1), 41-54.
- Chazdon, R. L. (1985a). Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. Amer. J. Bot. 72, 1493-1502.
- Chazdon, R. L. (1985b). The palm flora of Finca La Selva. Principes 29, 74-78.
- Chazdon, R. L. (1986). Light variation and carbon gain in rain forest understory palms, J. Ecol. 74, 995-1012.
- Chazdon, R. L. (1987). Aspectos importantes para el estudio de los regimenes de luz en bosques tropicales. Rev. Biol. Trop. 35 (Supl. 1), 191-196.
- Chazdon, R. L. (1988). Sunflecks and their importance to forest understory plants. Adv. Ecol. Res. 18, 1-63.
- Chazdon, R. L. y Fetcher, N. (1984). Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. J. Ecol. 72, 553-564.
- Chazdon, R. L. y Field, C. (1987). Photographic estimation of photosynthetically active radiation: Evaluation of a computerized technique. Oecologia 73, 525-532.
- Chazdon, R. L., Williams, K. y Field, C. B. (1988). Interactions between crown structure and light environment in five rain forest Piper species. Amer. J. Bot. 75, 1459-1471.
- Chesson, P. L. y Case, T. J. (1986). Overview: non-equilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. In: Diamond, J. y Case, T. J. (Eds.). Community ecology. Harper & Row, Nueva York. pp. 229-239.
- Daniel, W. W. (1978). Applied nonparametric statistics. Houghton Mifflin Company, Boston.
- Denslow, J. S. (1980). Gap partitioning among tropical rain-forest trees. Biotropica 12 (Supl.), 47-55.
- Denslow, J. S. (1987). Tropical rainforest gaps and tree species diversity. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18, 431-451.

- Estrada, A., Coates-Estrada, R. y Martínez-Ramos, M. (1985). La estación de biología tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas de trópico húmedo. In: Gómez-Pompa, A. y Del Amo, S. (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Alhambra-INIREB, México. 379-393.
- Evans, G. C. (1939). Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria II. The atmospheric environmental conditions. J. Ecol. 27, 436-462.
- Evans, G. C. (1956). An area survey method of investigating the distribution of light intensity in woodlands, with particular reference to sunflecks. J. Ecol. 44, 391-428.
- Evans, G. C., Whitmore T. C. y Wong T. K. (1960). The distribution of light reaching the ground vegetation in a tropical rainforest. J. Ecol. 48, 193-204.
- Gentry, A. H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Ann. Missouri Bot. Gard. 75, 1-34.
- Giller, P. S. (1984). Community structure and the niche. Chapman y Hall, Londres.
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52, 107-145.
- Harper, J. L. (1977). Population biology of plants. Acad. Press. Nueva York.
- Hartshorn, G. S. (1978). Treefalls and tropical forest dynamics. In: Tomlinson, P. B. y Zimmermann, M. H. (Eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 617-628.
- Hartshorn, G. S. (1980). Neotropical forest dynamics. Biotropica 12 (Suppl.), 23-30.
- Horn, H. S. (1971). The adaptive geometry of trees. Monographs in Population Biology Number 3. Princeton University Press, Princeton.
- Hubbell, S. P. y Foster, R. B. (1983). Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In: Sutton, S., Whitmore, T. C. y Chadwick, A. (Eds.). Tropical rain forest: ecology & management. Blackwell, Oxford. pp. 25-41.

- Hubbell, S. P. y Foster, R. B. (1986a). Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: Diamond, J. y Case, T. J. (Eds.). Community ecology. Harper & Row, Nueva York. pp. 314-329.
- Hubbell, S. P. y Foster, R. B. (1986b). Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: Crawley, M. J. (Ed.). Plant ecology. Blackwell, Oxford. pp. 77-96.
- Hubbell, S. P. y Foster, R. B. (1987a). La estructura espacial en gran escala de un bosque tropical. Rev. Biol. Trop. (Supl. 1), 7-22.
- Hubbell, S. P. y Foster, R. B. (1987b). The fate of juvenile trees in a neotropical forest: implications for the natural maintenance of tropical tree diversity. International workshop on reproductive biology of tropical forest plants. Manuscrito.
- Ibarra-Manriquez, G. y Sinaca-Colín, S. (1987). Listados florísticos de México VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtles. Inst. Biol., Univ. Nac. Aut. Mex.
- Kahn, F. y de Castro, A. (1985) The palm community in a forest of Central Amazonia, Brazil. Biotropica 17, 210-216.
- King, D. A. (1990). The allometry and life history characteristics of tropical forest trees. Manuscrito.
- Lieberman, M., Lieberman, D. y Peralta, R. (1989). Forests are not just Swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. Ecology 70, 550-552.
- Lot-Helgueras, A. (1976). La estación de biología tropical Los Tuxtles: presente, pasado y futuro. In: Gómez-Pompa, A., Del Amo, S., Vázquez-Yanes, C. y Butanda, A. (Eds.). Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz, México. CECSA, CNEB, INIREB. México, D. F. pp. 31-69.
- Marquis, R. J., Young, H. J. y Braker, H. E. (1986). The influence of understorey vegetation cover on germination and seedling establishment in a tropical lowland wet forest. Biotropica 18, 273-278.
- Martínez-Ramos, M. (1985). Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In: Gómez-Pompa, A. y Del Amo, S. (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Alhambra-INIREB, México. pp. 191-239.

- Martínez-Ramos, M. (1989). Procesos de regeneración natural en una selva alta perennifolia. Propuesta de proyecto de investigación al CONACyT.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E., Sarukhán, J. y Piñero, D. (1988). Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. J. Ecol. **76**, 700-716.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E., y Sarukhán, J. (1989a). Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. Ecology **70**, 555-558.
- Martínez-Ramos, M. y Alvarez-Buylla, E. (1990). Las poblaciones de plantas en una selva húmeda mexicana. In: Guevara, S. y Purata, S. (Eds.). Las selvas húmedas de México. Instituto de Ecología. En prensa.
- Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J. y Piñero, D. (1989b). The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics: the case of Astrocaryum mexicanum at Los Tuxtlas tropical rain forest. In: Davy, D. J., Hutchings, M. J. y Watkinson, A. R. (Eds.). Plant population ecology. Blackwell, Oxford. pp. 293-313.
- Miller, E. E. y Norman, J. M. (1971). A sunfleck theory for plant canopies. I. Penumbra effect: intensity distributions along sunfleck segments. Agron. J. **63**, 739-743.
- Miller, T. E. y Werner, P. A. (1987). Competitive effects and responses between plant species in a first-year old-field community. Ecology **68**, 1201-1210.
- Oberbauer, S. F., Clark, D. B., Clark, D. A. y Quesada, M. (1988). Crown light environments of saplings of two species of rain forest emergent trees. Oecologia **75**, 207-212.
- Oberbauer, S. F., Clark, D. B., Clark, D. A. y Quesada, M. (1989). Comparative analysis of photosynthetic light environments within the crowns of juvenile rain forest trees. Tree Physiology **5**, 13-23.
- Orians, G. H. (1982). The influence of tree falls on tropical forest tree species richness. Trop. Ecol. **23**, 255-279.
- Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. Am. Nat. **100**, 65-75.
- Pearcy, R. W. (1983). The light environment and growth of C3 and C4 species in the understorey of a Hawaiian forest. Oecologia **58**, 19-25.

- Pearcy, R. W. y Calkin, H. W. (1983). Carbon dioxide exchange of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. Oecologia 58, 26-32.
- Pianka, E. R. (1983). Evolutionary ecology. Harper & Row, Nueva York.
- Pickett, S. T. A. (1983). Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. Tropical Ecology 24, 68-84.
- Pickett, S. T. A. y McDonnell, M. J. (1989). Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. Trends Ecol. Evol. 4, 241-245.
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M., Mendoza, A., Alvarez-Buylla, E. y Sarukhán, J. (1986). Demographic studies in Astrocaryum mexicanum and their use in understanding community dynamics. Principes 30, 108-116.
- Piñero, D., Sarukhán, J. y González, E. (1977). Estudios demográficos en plantas. Astrocaryum mexicanum Liebm. I. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. Méx. 37, 60-118.
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M. y Sarukán, J. (1984). A population model of Astrocaryum mexicanum and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. J. Ecol. 72, 977-991.
- Popma, J. y Bongers, F. (1988). The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. Oecologia 75, 625-632.
- Raich, J. W. (1989). Seasonal and spatial variation in the light environment in a tropical dipterocarp forest and gaps. Biotropica 21, 299-302.
- Ricklefs, R. E. (1977). Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. Am. Nat. 111, 376-381.
- Roughgarden, J. y Diamond J. (1986). Overview: the role of species interactions in community ecology. In: Diamond, J. y Case, T. J. (Eds.). Community ecology. Harper & Row, Nueva York. pp. 333-343.
- Robichaux, R. H. y Pearcy, P. W. (1980). Photosynthetic responses of C3 and C4 species from cool shaded habitats in Hawaii. Oecologia 47, 106-109.
- Sale, P. F. (1977). Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. Am. Nat. 120, 337-359.

- Salminen, R., Nilson T., Hari, P., Kaipiainen, L. y Ross J. (1983). A comparison of different methods for measuring the canopy light regime. J. Appl. Ecol. 20, 897-904.
- Sarukhán, J. (1978). Studies on the demography of tropical trees. In: Tomlinson, P. B. y Zimmermann, N. H. (Eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 163-184.
- Sarukhán, J. (1980). Demographic problems in a tropical system. In: Solbrig, O. T. (Ed.). Demography and evolution in plant populations. University of California Press, Berkeley. pp. 168-188.
- Sarukhán, J., Piñero, D. y Martínez-Ramos, M. (1985). Plant demography: a community-level interpretation. In: White, J. (Ed.). Studies in plant demography: a festschrift for John L. Harper. Acad. Press, Londres. pp. 17-31.
- Sasaki, S. y Mori, T. (1981). Growth responses of dipterocarp seedlings to light. Malay. For. 44, 319-345.
- Shugart, H. H. (1984). A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models. Springer-Verlag, Nueva York.
- Smith, W. K., Knapp, A. K. y Reiners, W. A. (1989). Penumbra effects on sunlight penetration in plant communities. Ecology 70, 1603-1609.
- Sober, E. (1984). The nature of selection: evolutionary theory in perspective. MIT Press, Boston.
- Soto Esparza, M. (1976). Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas, Ver. In: Gómez-Pompa, A., Del Amo, S., Vázquez-Yanes, C. y Butanda, C. (Eds.). Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico. CECSA, CNEB, INIREB. México, D. F. pp. 70-111.
- Strong, D. R. (1977). Epiphyte loads, treefalls, and perennial forest disruption: a mechanism for maintaining higher species richness in the tropics without animals. J. Biogeogr. 4, 215-218.
- Van Steenis, C. G. G. J. (1958). Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. In: Study of tropical vegetation. Proc. of the Kandy Symposium. UNESCO. 212-215.
- Waters, C. K. (1989). The conceptual basis for a nonequilibrium theory of succession. Trends Ecol. Evol. 5, 123.

- Wendt, T. (1989). Las selvas de Uxpanapa, Veracruz-Oaxaca: evidencias de un refugio florístico cenozoico. Anales Inst. Biol., Ser. Bot., Univ. Nac. Auton. Mex. 58, .
- Whitmore, T. C. (1975). Tropical rain forests of the Far East. Clarendon Press, Oxford.
- Whitmore, T. C. (1978). Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson, P. B. y Zimmermann, M. H. (Eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 669-655.
- Whitmore, T. C. (1982). On pattern and process in forests. In: Newman, E. I. (Ed). The plant community as a working mechanism. Blackwell, Oxford. pp. 45-59.
- Whitmore, T. C. (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70, 536-538.
- Yoda, K. (1974). Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of west malaysia. Jap. J. Ecol. 21, 247-254.