

37



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

CAMPUS IZTACALA

PATRONES DE DISTRIBUCION Y ABUNDANCIA
DE ESPECIES ARBOREAS EN CHAJUL, CHIAPAS.
SU RELACION CON LA GEOMORFOLOGIA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G A

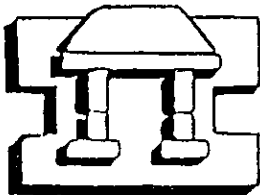
P R E S E N T A:

MARIA ALEJANDRA GONZALEZ GUTIERREZ

DIRECTOR: DR. MIGUEL MARTINEZ RAMOS

LOS REYES, IZTACALA, MEXICO.

ENERO, 2000



IZTACALA



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A Don Miguel Gutiérrez Corona y
Doña Aurea Gutiérrez Murillo.

Hay paisajes de tal suerte bellos
que quisiéramos estrecharlos contra nuestro corazón.

Gustave Flaubert

El guayacán

Andaba en busca de agua una muchacha del pueblo de los nivakle, cuando se encontró con un árbol fornido, Nasuk, el guayacán, y se sintió llamada. Se abrazó a su firme tronco, apretándose con todo el cuerpo, y clavó sus uñas en la corteza. El árbol sangró. Al despedirse ella dijo:

— ¡Cómo quisiera, Nasuk, que fueras hombre!

Y el guayacán se hizo hombre y fue a buscarla. Cuando la encontró, le mostró la espalda arañada y se tendió a su lado.

Eduardo Galeano
Memoria del Fuego I.
Los Nacimientos

AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo fue posible gracias al financiamiento otorgado por la Fundación MacArthur, para el proyecto IN-209993, "Dinámica de regeneración natural y demografía de especies arbóreas de valor comercial en la selva alta de Chajul" y al proyecto "Conservación y valor utilitario de especies arbóreas en la Selva Lacandona", auspiciado por el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza.

Mi agradecimiento al Dr. Miguel Martínez-Ramos por la dirección de esta tesis y por permitirme formar parte de su equipo de trabajo durante varios años.

Gracias al Dr. Rafael Lira Saade, al M. en C. Daniel Tejero Diez y a los Biólogos Daniel Muñoz Iniestra y Francisco López Galindo, quienes formaron parte de mi comité de sinodales y se tomaron el trabajo de leer el manuscrito y hacer las correcciones pertinentes.

Le agradezco enormemente al Dr. Salvador Sánchez-Colón todo su tiempo y ayuda en el tratamiento estadístico de mis datos, en sí, nunca habría podido avanzar gran cosa sin su paciencia y el tiempo que le robaba a sus múltiples ocupaciones para sacarme de dudas cada vez que lo necesité (que desafortunadamente para él, fueron muchas).

Mi agradecimiento a la Dra. Christina Siebe Grabach, quien revisó el escrito y lo mejoró notablemente con sus valiosas aportaciones.

Muchas gracias a la Dra. María del Carmen Mandujano (Meli), por revisar el trabajo y también porque, además de mejorarlo, me dio el empujoncito que necesitaba para (por fin!) llevar el manuscrito a los sinodales.

Me parece que es necesario abrir un enorme paréntesis aquí para agradecerles a todos los compañeros del Laboratorio de Ecología de Árboles (ahora Dinámica de Poblaciones y Evolución de Historias de Vida) el haberme aceptado como un miembro más del mismo y en particular, deseo hacer hincapié en que esta tesis es, en gran medida, producto de la enorme generosidad del Dr. Miguel Franco-Baqueiro y del Biólogo Rubén Pérez-Ishiwara, pues ambos me trataron como si yo fuera uno de sus propios estudiantes, gracias a lo cual, este trabajo logró concretarse.

Los Biólogos Eduardo Rendón y César Rodríguez estuvieron siempre dispuestos a sacarme de dudas (aunque a veces no lo lograban), muchas gracias por su tiempo.

También deseo agradecer la presencia (y nuestra coincidencia) a los amigos que han permanecido notablemente fieles y amorosos a lo largo de estos años: a Alejandra Guarneros, por comprometerse conmigo y soportar algunas molestias; a Magdalena Jurado, por todos estos años; a Manuel Sánchez, por estar siempre pendiente, aun cuando sea una persona taaaaan ocupada; a Miguel Vargas por su disposición y su eterna compañía; a Humberto Macias, por las buenas charlas y los buenos silencios; a Laura Alemán por el tiempo común -y a veces no tanto- tan bien aprovechado; a Eliane Ceccon, que se ha mantenido al tanto del desarrollo de este trabajo, a Laura Villaseñor, que me acogió en su agradable casa cuando lo necesité.

Gracias también al Dr. Guillermo Ibarra, que se tomaba el trabajo de animarme cada vez que podía y que me ha reconfortado al hacerme sentir que mi trabajo valía mucho la pena.

A los compañeros del laboratorio (¿cuál?) de Ecología de Poblaciones y Comunidades Tropicales, gracias por su ayuda y los buenos ratos. Aquí debo agradecer también a algunas personas que sin ser parte del mismo, nos acompañaron a la selva a realizar algunos censos y aportaron generosamente parte de su tiempo al desarrollo de este trabajo.

A todas las personas de los ejidos cercanos a la "Estación de Biología Chajul" que sin saber en lo que se metían, apoyaron en el establecimiento de los cuadrantes permanentes y en la identificación de las especies en el campo: Manuel, Don Chilo, Juan Carlos, César, Martín, Gilberto, Ramón, y a los que la ingrata memoria deja escapar.

Y finalmente, este trabajo se habría prolongado varios años más sin la colaboración de algunos de los integrantes de la Familia Sinaca-Colín: Miguel Ángel, Praxedis y en particular Santiago. Gracias.

A la Familia, que debe estar pensando que esta es otra de mis bromas...

A todos los demás (yo sé cuáles) que me han echado una mano - en el trabajo - y a veces las dos, por el puro placer de hacerlo.

María Alejandra
Diciembre de 1999 (todavía).

ÍNDICE GENERAL

	Página
AGRADECIMIENTOS	
RESUMEN	
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	3
2.1. El factor edáfico y su impacto sobre la vegetación	3
2.2. Sustentabilidad y especies útiles	6
III. OBJETIVOS	9
IV. SITIO DE ESTUDIO	10
4.1. Localización del área de estudio	10
4.2. Fisiografía	10
4.3. Geomorfología y Geología	10
4.4. Edafología	14
4.5. Hidrología	15
4.5.1. Aguas superficiales	15
4.5.2. Aguas subterráneas	16
4.6. Clima	16
4.7. Tipos de Vegetación y Uso del Suelo	16
4.8. Fauna	17
V. MÉTODOS	17
5.1. Caracterización del uso de las especies.	17
5.2. Caracterización de las unidades geomorfológicas	18
5.3. Definición de las categorías de desarrollo y tamaño de muestra	18
5.4. Análisis de los datos	22

VI. RESULTADOS	23
6.1. Distribución de la abundancia de las especies entre unidades	23
6.2. Similitud florística entre unidades.	23
6.3. Abundancia de las especies.	23
6.4. Estructura de tamaños.	27
6.5. Preferencia de hábitat de las especies	31
VII. DISCUSIÓN	36
7.1. Variación de la comunidad de árboles con valor utilitario entre unidades ambientales	36
7.1.1. Cambios en biomasa (abundancia y área basal)	36
7.1.2. Cambios en la diversidad de especies	37
7.2. Similitud florística y diferencias estructurales de la comunidad de árboles entre las unidades ambientales	37
7.2.1. Densidad de las poblaciones: preferencias de hábitat de las especies	39
7.3. Estructura de las poblaciones: potencial regenerativo de las especies en las unidades ambientales	41
VIII. CONCLUSIONES	45
IX. REFERENCIAS	47

RESUMEN

En el presente trabajo se estudiaron los patrones de distribución y abundancia de 43 especies arbóreas útiles (con usos que van desde el comestible hasta el ritual) en la región de Chajul, Chiapas, en un área comprendida dentro de la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules. Se seleccionaron cuatro unidades geomorfológicas principales: planicies de inundación, lomeríos bajos disectados, serranías kársticas y meandros abandonados. Se establecieron cuadrantes permanentes de 20 x 250 m, con tres réplicas en cada una de las unidades de estudio, en los cuales se registraron todos los individuos de las especies que se estudiaron, desde plántulas (≥ 10 cm hasta < 50 cm de altura) hasta adultos (DAP ≥ 10 cm). Para las ocho especies más abundantes se comparó la distribución de los diferentes estadios de vida entre las unidades por medio de tablas de contingencia de χ^2 , y por medio de una prueba de G se comparó la distribución de individuos adultos de nueve especies entre cada una de las unidades. También se determinaron datos sinecológicos de la comunidad de árboles adultos (DAP ≥ 10 cm): abundancia, área basal y riqueza de especies. Se calculó la diversidad en cada una de las unidades por medio de los Índices de Diversidad de Simpson (D) y de Shannon (H'), así como la equitatividad para el último de éstos. Para establecer el grado de similitud florística entre unidades se utilizó el Índice de Similitud de Sorensen, y a partir de los datos de abundancia de las especies se realizó un análisis de correspondencias, para definir la preferencia de hábitat del total de las especies. De las 43 especies estudiadas, 38 presentaron individuos adultos, las cuales estuvieron representadas por 132 árboles adultos/ha. Los resultados demuestran que, en general, puede considerarse que al área basal refleja las propiedades favorables del suelo, ya que en las planicies de inundación se registró el área basal más alta. La unidad con mayor abundancia de individuos fue la de lomeríos, mientras que los meandros mostraron el valor más bajo en ambos atributos pero el más alto en cuanto a diversidad y a equitatividad. El Índice de Sorensen reflejó que las unidades más semejantes en su composición de especies fueron las serranías y las terrazas, ya que éstas compartieron tres cuartas partes de la flora registrada. Las pruebas de χ^2 demostraron que existen diferencias significativas en la estructura de tamaños entre las unidades, pero en general, las ocho especies presentaron un buen potencial regenerativo en todas ellas. La comparación de la abundancia de organismos adultos entre unidades por medio de una prueba de G demostró que casi todas las especies presentaron preferencias por alguna de las unidades de estudio y sólo dos especies no mostraron tendencia a encontrarse mayormente en ninguna de las unidades ambientales. En general, aun cuando las especies mostraron una amplia distribución, su abundancia relativa entre unidades sí mostró diferencias significativas y ese hecho puede estar reflejando que las especies son sensibles a características particulares del ambiente físico en el cual se desarrollan.

I. INTRODUCCION

Las principales características de los bosques tropicales lluviosos (BTLs) son su gran riqueza de especies y el reducido número de individuos de cada especie por unidad de área (Bárceñas 1995). Por ejemplo, en 1-ha de bosque templado pueden encontrarse de 5 a 15 especies diferentes de árboles (Ricklefs 1977), mientras que un área similar de BTL puede contener de 50 a 100 especies (Richards 1952, 1996), la mayoría de ellas, representadas por un sólo individuo maduro.

Existen diversos factores que influyen directa o indirectamente sobre la capacidad que tienen las especies para crecer poblacionalmente, tales como la cantidad y calidad de los recursos necesarios para su desarrollo, la presencia de plagas, depredadores, enfermedades y la cantidad y eficiencia de los dispersores de semillas, lo que propicia que algunas especies se encuentren representadas por gran cantidad de individuos, mientras que otras presenten apenas unos cuantos en áreas relativamente amplias (Janzen 1970, Leigh Jr. 1990, Condit *et al.* 1992, Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995, Knoll 1986). Por otro lado, puede ocurrir que las especies con densidades muy bajas o raras provengan de sitios aledaños al bosque, o bien, a que los patrones de abundancia de estas especies respondan a una gran especialización al hábitat o a condiciones ambientales muy particulares de regeneración que no afectan a las especies comunes (Hubbell y Foster 1986).

Uno de los elementos que se ha considerado más ampliamente como un determinante de los patrones de distribución y abundancia de las especies arbóreas en los BTLs es la luz (Richards 1952, Bazzaz y Pickett 1980, Whitmore 1984, Oldeman y van Dijk 1991). Esta propuesta sugiere que al abrirse claros en el dosel del bosque debido a la caída de árboles o ramas, se crea un ambiente lumínico heterogéneo en el sotobosque, lo que propicia la aparición de gran cantidad de nichos regenerativos y por lo tanto, la posibilidad de coexistencia de especies diferenciadas entre estos nichos (Rosenzweig 1995). Incluso, se considera que la dominancia de la forma de vida arbórea en los BTLs, puede ser interpretada como resultado de presiones selectivas que han operado favoreciendo atributos que aumentan la ganancia en altura en ambientes lumínicamente reducidos (Grime 1979). Sin embargo, existen otros factores que pueden estar jugando un papel muy importante en los patrones de distribución y abundancia de las especies vegetales y que hasta el momento no se han estudiado con detalle, uno de ellos es el factor edáfico (Ricklefs 1977).

El clima determina en gran medida el tipo de vegetación presente en un sitio (Prentice *et al.* 1991), la vegetación impacta el suelo y éste a su vez, influye sobre la cubierta vegetal (Forman y Godron 1986). Así que, aun cuando el clima es un factor muy importante, el suelo tiene también un papel predominante sobre los patrones de distribución de las plantas

(Burnham 1984). Dado que las especies de plantas difieren en cuanto a los requerimientos del medio físico en los que mejor se desarrollan, tales como cantidad de luz, humedad, tipo de suelo y ubicación en el dosel del bosque (Leigh Jr. 1990), los hábitats que éstas colonizan pueden ser también muy diversos. Puesto que muy raramente el suelo proporciona los elementos nutritivos en las cantidades y calidades óptimas, las especies se encuentran adaptadas para desarrollarse bajo las condiciones locales de los suelos en los que se desarrollan (Wild 1993). De esto se puede derivar que la existencia de una amplia diversidad de nichos edáficos, permite la coexistencia de especies con diferentes requerimientos en cuanto a los recursos del suelo (Richards 1952, 1996, Leigh Jr. 1990). De hecho, los patrones de distribución de la vegetación basados en el clima, pueden ser modificados tanto por las características del suelo en sitios particulares, como por el uso que el hombre le da a este recurso en esos mismos sitios (Forman y Godron 1986).

En el presente estudio, se determinaron algunos factores que afectan la distribución y la abundancia de algunas especies arbóreas en los BTLs. El entendimiento de la manera en que dichos factores afectan el establecimiento y desarrollo de las especies puede apoyar ampliamente los esfuerzos encaminados al manejo racional de los recursos forestales, así como también al desarrollo de proyectos de restauración de zonas degradadas. Por este motivo, es necesario documentar las características de especies con alto potencial de uso, puesto que la gran diversidad de especies arbóreas en el BTL, hace pensar que existen recursos que no se utilizan. Por ejemplo, en la actualidad sólo un contado número de especies han sido explotadas a gran escala, como es el caso de *Cedrela odorata* y *Swietenia macrophylla*; y esto ha ocurrido principalmente, porque poseen una amplia tradición de uso y sus métodos de manejo son bien conocidos, aunque sea a un nivel empírico (Bárceñas 1995). Sin embargo, para la mayoría de las especies, tal conocimiento es inexistente.

Sin duda, además del conocimiento empírico que se tiene acerca de algunas especies, es necesario fundamentar el manejo de las poblaciones y comunidades tropicales con estudios que evalúen el crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción de los individuos que las conforman (en este caso árboles), bajo ambientes físicos particulares. Estos estudios son especialmente importantes si se desea explorar situaciones ambientales específicas y acciones de manejo que tiendan a maximizar la productividad del sistema, implementando un manejo planificado de los recursos (Peters 1991, Borota 1991).

En el contexto anterior, el objetivo general de este trabajo es determinar la importancia del factor geomorfológico en los patrones de distribución y abundancia de especies de árboles útiles de un BTL. El presente estudio se llevó a cabo dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, el cual forma parte de un proyecto a largo plazo, en el que se estudia la dinámica de poblaciones y comunidades de especies de árboles en varios ambientes

edáficos, topográficos y lumínicos. El trabajo se encuentra estructurado de la siguiente manera: antecedentes, descripción del área de estudio, métodos, resultados, discusión y conclusiones.

II. ANTECEDENTES

2.1. El factor edáfico y su impacto sobre la vegetación.

Los suelos de las zonas tropicales se clasifican generalmente como oxisoles, litosoles y lateríticos y, en conjunto, se definen como suelos de poca profundidad y estratificación, además de bajos en nutrimentos y materia orgánica (Forman y Godron 1986). Sin embargo, esto no ocurre así en todos los casos, puesto que también existen en las áreas tropicales lluviosas suelos profundos y ricos (Huston 1994). Incluso, suelos bien formados pueden tener como limitante principal los problemas de drenaje deficiente, precisamente por las abundantes lluvias que se precipitan en estas zonas (Burnham 1984).

Un ejemplo de cómo los árboles responden a las condiciones ambientales del suelo se da en el Monte Nimba, en Africa Occidental, donde el bosque tiene una altura de 20 a 30 m sobre un suelo profundo, mientras que en lugares donde el suelo es somero y se encuentra sobre roca, la altura decrece hasta la mitad (Leigh Jr. 1982). Richards (1996), observó una notoria disminución de la altura del dosel a medida que la altura sobre el nivel del mar se incrementó, y consideró que esto podía deberse a la disminución en la cantidad de los nutrimentos disponibles en el suelo. Asimismo, Bruenig (1991) llegó a la conclusión de que el medio físico define la riqueza de especies en un sitio determinado y que los patrones de distribución de las especies y su abundancia dependen mayormente del estado sucesional de la comunidad y de la incidencia de claros.

Hubbell y Foster (1986), en un estudio en la isla Barro Colorado, encontraron que las especies que ellos definieron como raras (menos de 1 individuo por hectárea, con DAP \geq 1 cm) se encontraron formando agregados, lo que no ocurrió con las especies más abundantes (más de 50 ind./ha). Las especies que son más generalistas en cuanto a sus necesidades de hábitat y nicho regenerativo son también más comunes. La rareza puede responder a diferentes factores: intervalo geográfico restringido, tamaño local reducido, y especificidad de hábitat, así que la rareza está definida, sin lugar a dudas, por el tamaño de la escala que se estudia (Rabinowitz *et al.* 1986).

En otro trabajo, también en la Isla de barro Colorado, Foster y Hubbell (1992) registraron por hectárea un promedio de 36 especies con más de 30 cm de DAP, número similar al encontrado en un suelo rico de llanura aluvial en la amazonía peruana (Foster, datos inéditos).

edáficos, topográficos y lumínicos. El trabajo se encuentra estructurado de la siguiente manera: antecedentes, descripción del área de estudio, métodos, resultados, discusión y conclusiones.

II. ANTECEDENTES

2.1. El factor edáfico y su impacto sobre la vegetación.

Los suelos de las zonas tropicales se clasifican generalmente como oxisoles, litosoles y lateríticos y, en conjunto, se definen como suelos de poca profundidad y estratificación, además de bajos en nutrimentos y materia orgánica (Forman y Godron 1986). Sin embargo, esto no ocurre así en todos los casos, puesto que también existen en las áreas tropicales lluviosas suelos profundos y ricos (Huston 1994). Incluso, suelos bien formados pueden tener como limitante principal los problemas de drenaje deficiente, precisamente por las abundantes lluvias que se precipitan en estas zonas (Burnham 1984).

Un ejemplo de cómo los árboles responden a las condiciones ambientales del suelo se da en el Monte Nimba, en Africa Occidental, donde el bosque tiene una altura de 20 a 30 m sobre un suelo profundo, mientras que en lugares donde el suelo es somero y se encuentra sobre roca, la altura decrece hasta la mitad (Leigh Jr. 1982). Richards (1996), observó una notoria disminución de la altura del dosel a medida que la altura sobre el nivel del mar se incrementó, y consideró que esto podía deberse a la disminución en la cantidad de los nutrimentos disponibles en el suelo. Asimismo, Bruenig (1991) llegó a la conclusión de que el medio físico define la riqueza de especies en un sitio determinado y que los patrones de distribución de las especies y su abundancia dependen mayormente del estado sucesional de la comunidad y de la incidencia de claros.

Hubbell y Foster (1986), en un estudio en la isla Barro Colorado, encontraron que las especies que ellos definieron como raras (menos de 1 individuo por hectárea, con DAP \geq 1 cm) se encontraron formando agregados, lo que no ocurrió con las especies más abundantes (más de 50 ind./ha). Las especies que son más generalistas en cuanto a sus necesidades de hábitat y nicho regenerativo son también más comunes. La rareza puede responder a diferentes factores: intervalo geográfico restringido, tamaño local reducido, y especificidad de hábitat, así que la rareza está definida, sin lugar a dudas, por el tamaño de la escala que se estudia (Rabinowitz *et al.* 1986).

En otro trabajo, también en la Isla de barro Colorado, Foster y Hubbell (1992) registraron por hectárea un promedio de 36 especies con más de 30 cm de DAP, número similar al encontrado en un suelo rico de llanura aluvial en la amazonía peruana (Foster, datos inéditos).

Sin embargo, la diversidad de árboles con un DAP >1 cm fue mayor en suelos comparativamente más pobres de Malasia y el centro de la Amazonia. En Barro Colorado se registraron un total de 239 especies con diez o más tallos en las 50 ha (DAP >1 cm), y encontraron que algunas de ellas mostraban preferencia por cierto tipo de hábitat, por ejemplo: 40 especies se encontraron preferentemente en las laderas, 70 en las zonas planas de las mesetas, 6 especies en las orillas de arroyos u hondonadas profundas y 4 en pantanos que se forman en la época lluviosa. Sin embargo, la abundancia y distribución de los árboles más jóvenes no tienen relación con el tipo de hábitat, ni con la altura del dosel. De hecho, 119 especies parecieron indiferentes al tipo de hábitat y 98 a la altura del dosel (Foster y Hubbell 1992). Es interesante destacar que las especies que se encontraron en varios tipos de hábitats (es decir, que son generalistas), mostraron una mayor abundancia total. Por lo tanto, el grado de agregación espacial de las especies, así como su abundancia relativa, pueden tener un papel primordial en la estructura del bosque (Thorington 1990).

En algunos estudios se ha encontrado una correlación significativa entre los nutrientes del suelo y los patrones locales de distribución de especies arbóreas en los bosques tropicales, por lo que la estructura de la comunidad puede ser un reflejo de esta relación (Poore 1968, Kwan y Whitmore 1970 citados en Huston 1979, Huston 1980). Hasta este momento, sin embargo, no se han identificado los factores que afectan directa e indirectamente el crecimiento de las especies.

Sería de esperarse que en sitios con perturbaciones infrecuentes y con altos niveles de nutrientes en el suelo, la exclusión competitiva daría como resultado una baja diversidad de especies, mientras que bajo ambientes con baja disponibilidad de nutrientes pero no extremadamente pobres, la diversidad de especies sería alta (Huston 1980). De hecho, muchos de los bosques que presentan alta riqueza de especies se encuentran en suelos con baja disponibilidad de nutrientes y, por el contrario, en sitios con suelos más fértiles la riqueza es baja (Huston 1980). Otro elemento importante a considerar es la impredecibilidad del sistema, dado que, si las especies presentes en un sitio tienen los mismos requerimientos bajo las mismas condiciones ambientales y en el mismo tiempo, esto puede favorecer la sobreabundancia de unas pocas especies, mejor adaptadas a esas condiciones y, por tanto, más competitivas, mientras que, por otro lado, otras especies presentarían una menor abundancia al mostrar requerimientos ambientales distintos. Sale (1977) realizó un trabajo con peces en arrecifes coralinos, y llegó a la conclusión de que la alta diversidad se debe a que el ambiente es impredecible, lo que previene que se desarrolle una comunidad en equilibrio, poco diversa, y donde sólo unas cuantas especies sean muy abundantes.

En algunos trabajos se ha demostrado que las plantas influyen directamente en las características del suelo. Grubb y colaboradores (1969) y Grubb y Suter (1971, citados en

Trudgill 1988) demostraron que el suelo bajo *Calluna vulgaris* era más ácido que el suelo adyacente. Sin embargo, no es claro si esto es provocado por exudados de la raíz o por efectos de la descomposición de la hojarasca producida por la propia planta. También se ha comprobado que algunos mecanismos que pueden influir sobre las características del suelo son las asociaciones de las raíces con micorrizas, y la facultad de algunas plantas para controlar la cantidad de minerales absorbidos que se encuentran en cantidades tóxicas en el suelo (Trudgill 1988).

Butterfield (1992) denomina "efecto de interacción" a la respuesta que presentan las especies al crecer bajo determinadas condiciones ambientales, es decir, si una especie se desarrolla bien en sitios con determinadas características físicas, entonces esto se verá reflejado en una mayor cantidad de biomasa producida por la planta; mientras que, por el contrario, las especies que presentan un pobre desarrollo, podrían estar reflejando su baja adaptación a esas mismas condiciones ambientales.

En Costa Rica, se ha experimentado con alrededor de 100 especies arbóreas para determinar su potencial en proyectos forestales (Butterfield 1990). Al mismo tiempo que se miden las tasas de crecimiento de los árboles, se considera también el efecto individual de las especies sobre el suelo. Con el fin de obtener datos comparativos se han seleccionado especies con características diferentes en cuanto a su capacidad de fijación de nitrógeno, tasa de producción de biomasa (la que más adelante se incorporará al suelo), la profundidad que desarrollan las raíces y su efecto directo sobre las propiedades físicas del suelo. En este trabajo se encontró que los resultados más contundentes tienen que ver con la capacidad fijadora de minerales de las especies, ya que en los sitios ocupados por ellas, se da un rápido proceso de mineralización del nitrógeno y se facilita el balance del fósforo, lo que mejora las características del suelo en general y redundando en beneficios para la planta (Butterfield 1990). A partir de trabajos como el anterior, en América Central y del Sur, se están implementando plantaciones con especies arbóreas nativas de valor comercial, como una forma de enriquecimiento de los recursos del bosque (desde un punto de vista extractivo) y como medida para enriquecer los suelos altamente degradados después de un uso intensivo en prácticas de ganadería y/o agricultura (Montagnini 1991/92; Montagnini, Ramstad y Sancho 1993; Richter y Calvo 1994). Asimismo, se están realizando proyectos agroforestales utilizando especies de uso múltiple y que además impacten favorablemente al suelo.

Montagnini y Sancho (1990) reportan que, en general, el suelo se ve beneficiado en su estructura, adquiere una mayor protección contra la erosión, conserva de manera más eficiente los nutrimentos y aumenta la disponibilidad de los mismos. Mientras que el impacto de las especies sobre el suelo depende de: i) los requerimientos de nutrimentos y agua de cada una de ellas, ii) las características particulares de las raíces (en cuanto a si la especie

posee o no capacidad fijadora de nitrógeno) y, iii) la cantidad y calidad de la hojarasca producida por el árbol. Sin embargo, cambios adversos en el pH (aumento de la acidez) y la disminución en la disponibilidad de nutrimentos, como consecuencia del asentamiento de las especies son aun controversiales. En particular reportan un aumento en la cantidad de materia orgánica, Ca y Mg y en general se registra un incremento en la fertilidad del suelo. Otro elemento importante que determina la cantidad de nutrimentos que regresan al suelo a partir de la biomasa producida por las plantas, es que éstos no se encuentran en la misma cantidad en cada parte de la planta, así que la tasa de descomposición de las diferentes partes vegetales, definirá a su vez, la cantidad y calidad de los elementos nutritivos que se integrarán a la materia orgánica del suelo. Además, también existe diferencia en la cantidad de nutrimentos que cada especie vegetal integra a sus tejidos, y que son subsecuentemente incorporados al suelo. Por lo tanto, el ciclo de nutrimentos se ve enormemente influido por el tipo de vegetación presente en el sitio (Nihlgard 1972, Gosz *et al.* 1973).

2.2. Sustentabilidad y especies útiles.

Las especies de árboles del BTL, representan un gran acervo de bienes para los habitantes de los bosques. Por ejemplo, los habitantes de San Rafael Loreto (Perú), utilizan alrededor del 60.1% de las especies arbóreas del bosque que circunda su comunidad. Los Ka'apor y Tembé de Brasil, utilizan el 76.8% y el 61.3% de sus especies forestales, respectivamente; los Panare de Venezuela, utilizan el 48.6% y los Chócolo de Bolivia el 78.7% (Prance *et al.* 1987). Una consideración muy importante a este respecto, es que el número de especies utilizadas por los nativos del bosque en Brasil, depende en gran medida de la diversidad de especies del mismo.

Ahora bien, los productos que se extraen del bosque no son necesariamente (aunque pueden serlo) comerciales en el sentido de que muchos de ellos se extraen o bien se cultivan en huertos familiares o en los límites de las parcelas de cultivo sólo para autoconsumo, mientras que los productos comerciales son aquellos que, además, tienen cierta demanda en el mercado (que puede ir desde uno local hasta uno nacional) y un precio que fluctúa según la oferta y la demanda del mismo (Alvarez-Buylla *et al.* 1989, Pinedo-Vasquez *et al.* 1990, Castillo-Mont *et al.* 1994). Aquí, debemos destacar que la eficacia de la explotación de los BTLs, con un bajo impacto sobre el medio, tiene que ver enormemente con la densidad de población en la zona (ésta debe ser preferentemente baja) y además, las áreas de explotación deben ser relativamente amplias (Johnson 1989). En la zona tropical de México, viven 18 grupos indígenas con alrededor de 90,000 habitantes, en donde el bosque primario provee principalmente de madera y alimentos, mientras que el secundario es fuente de fármacos, drogas, estimulantes, taninos, ceras y tintes (Toledo 1992).

En general, los bosques reciben poca o ninguna atención por parte de las autoridades, lo que los hace especialmente vulnerables al saqueo y comercio ilícitos. Las causas son principalmente de tipo económico y social, ya que a una mayor pobreza e ignorancia, una mayor subvaluación de los recursos (Schmidt 1991). Otro problema es la poca importancia que se le concede a los productos forestales no maderables (PFNMs) y a que las dependencias institucionales responsables no suelen darle una perspectiva adecuada al manejo de los recursos, con un impacto ecológico y económico cada vez más negativo (Gómez-Pompa y Burley 1991, Hadley 1991, Panayotou y Ashton 1992, Cervantes *et al.* 1996, Johnston 1998).

Existe por ejemplo, un claro desperdicio en lo que se refiere al potencial de especies nativas en programas forestales, puesto que no se ha generado la información necesaria sobre la biología, ecología y silvicultura de las mismas. Y dado que se ignora su potencial en plantaciones, su manejo se vuelve difícil o simplemente se deja de lado, olvidando las claras ventajas ecológicas que ofrecen, tales como: su adaptación a las condiciones locales, respuestas efectivas a las variaciones del medio, fuente de alimento y hábitat a la vida silvestre local, propágulos y semillas fácilmente disponibles. La utilización de éstas ayuda a preservar la variabilidad genética y, en general, los lugareños poseen un amplio conocimiento sobre sus usos (Butterfield 1990, Montagnini y Sancho 1994). Por ejemplo, Echenique-Manrique y Plumptre (1990) elaboraron un trabajo en el que analizaron las características de las especies maderables del bosque húmedo tropical, y en él registraron un gran número de especies que no son explotadas a nivel comercial, a pesar de las buenas características de su madera.

El estudio de las especies nativas, y su potencial como fuente de recursos útiles al hombre puede contribuir a abrir nuevas posibilidades en el campo de la conservación y el manejo sustentable del bosque, puesto que hasta ahora, éste se ve sólo como productor exclusivo de madera, y de hecho, los bosques se valúan sólo en función de la cantidad y calidad que se puede extraer de ella, olvidándose del gran número de bienes adicionales que los BTLs pueden proveer (Borota 1991, Balick y Mendelsohn 1992, Panayotou y Ashton 1992, Prance 1994). Deben considerarse también dos consecuencias más de la extracción selectiva de especies: i) una es la extinción local y/o regional, ya sea de especies que presenten abundancias muy bajas, o aún incluso, de aquellas especies que posean tamaños poblacionales importantes, pero que al ser extraídas de su ambiente en grandes cantidades, terminen por agotarse; ii) el segundo problema es que al extraerse los individuos con características más atractivas en cuanto a tamaño y forma, a mediano plazo se estaría provocando la desaparición de los genotipos que regulan esas características (Lisboa 1991). De aquí se desprende que la terminología de maderable y no maderable, no hace más que reflejar la imagen que se ha tenido durante décadas acerca del BTL, haciendo a un lado

todos los otros bienes que se podrían obtener del mismo. Los PFNMs son una buena alternativa para preservar la diversidad de los bosques tropicales e implementar un manejo sustentable de los mismos, debido a que no se puede calificar a un sistema como sustentable si sólo se basa en la extracción de un solo producto (Niekisch 1992). Con sustentabilidad hacemos referencia a la administración actual de los recursos naturales, tanto bióticos como abióticos, que aseguren a las generaciones venideras el manejo y aprovechamiento total de los mismos (Bergh y Straaten 1994, Moffat 1996, Pearce *et al.* 1990).

De hecho, actualmente se considera que para preservar la selva no es necesario que ésta se mantenga intacta, por el contrario, son necesarios proyectos de manejo que permitan a las comunidades explotar los recursos del bosque, pero siempre basados en un conocimiento de la sensibilidad que tiene una población a un posible régimen de manejo (Peters 1991, Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995). Wadsworth (1983) considera que las plantaciones tropicales pueden ser de cuatro a diez veces más productivas que el bosque natural no manejado, además de que el manejo sustentable de las plantaciones de árboles es una buena alternativa biológica para recuperar los sistemas degradados, y al mismo tiempo, restaurar los suelos erosionados por las prácticas agrícolas y por la tecnología local (Gladstone y Ledig 1990, Nair 1984).

Otra ventaja de los PFNMs es que su extracción perturba mucho menos al bosque comparada con aquellas actividades de extracción intensiva de madera, o de apertura de áreas para agricultura y/o la ganadería. El problema para impulsar los PFNMs es que su valor económico no ha sido ampliamente reconocido, entre otras razones, porque la colecta descentralizada de estos productos es fácil de ignorar por los esquemas de mercado a nivel nacional y aun más a nivel global (Peters *et al.* 1989). Además, los grupos que se benefician de ellos generalmente no son importantes políticamente y, en algunos casos, las políticas de reparto de tierras determinan que el propietario debe "utilizarlas" es decir, debe desmontar el bosque y establecer cultivos (Grimes *et al.* 1994), con lo cual se pierden recursos potenciales.

A pesar de lo anterior, algunos esfuerzos de manejo han fructificado y comenzado a generar beneficios directos para los habitantes de algunas áreas de interés; por ejemplo, en 1990 en Guatemala, fue establecida la "Reserva de la Biosfera Maya" (RBM); la cual cuenta con una extensión de 1.5 millones de ha, de este total, 750 mil se han destinado para la extracción de tres productos forestales no maderables, a saber: chicle (látex extraído del tronco de *Manilkara zapota*), xate (hojas de *Chamaedorea elegans* y *Ch. oblongata*) y pimienta gorda (*Pimenta dioica*). La venta de estos productos, generan una derrama económica de 4 a 6 millones de dólares anuales para el país. Además de que existe la ventaja de que los campesinos y/o recolectores pueden dedicarse a otras actividades a la vez, tales como la

agricultura (Reining y Heinzman 1992). Peters y colaboradores (1989) encontraron que de 250 especies registradas en una zona de la amazonía peruana, 72 poseen valor de mercado para los habitantes de una comunidad aledaña, y haciendo la valoración económica que la extracción y venta que esos productos pueden generar, resultaron más rentables que otras actividades productivas, tales como la agricultura y/o la ganadería. Mendelsohn y Balick (1995) consideran que recursos tales como los fármacos obtenidos a partir de especies vegetales no han sido aun totalmente explorados y que además se corre el riesgo de perderlos definitivamente, debido a que las altas tasas de deforestación que sufren los BTLs pueden conducir a la extinción de las especies que poseen los principios activos.

En general, en áreas de bosque relativamente amplias y con buen grado de conservación, es posible y redituable la extracción de una gran diversidad de productos no maderables, de manera tal que los grupos humanos que habitan el área se vean beneficiados (Balick 1985). Sin embargo, hacen falta investigaciones más amplias acerca de la estructura y la dinámica de las poblaciones que van a ser explotadas, para considerar si realmente pueden soportar su explotación y si generarán recursos económicos suficientes que justifiquen la misma (Saw *et al.* 1991, LaFrankie 1994, Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995).

En el presente estudio se analiza la relación entre la distribución y la abundancia de especies arbóreas útiles, —es decir, de aquellas especies que proveen de algún bien necesario para el hombre—, con respecto a diferentes unidades geomorfológicas. El estudio pretende aportar conocimiento básico acerca de las interacciones entre las plantas y el medio físico, e información acerca de las necesidades ambientales particulares de cada especie; la cual puede ser útil en el desarrollo de planes de manejo de recursos forestales y/o de restauración.

III. OBJETIVOS

- Identificar si la abundancia y la distribución de las especies arbóreas útiles difieren entre distintas unidades geomorfológicas en la región de Chajul, Chiapas.
- Analizar la estructura de poblaciones de las especies arbóreas bajo distintas condiciones ambientales.
- Establecer si determinadas características geomorfológicas resultan más favorables para el establecimiento y desarrollo de ciertas especies que de otras.

agricultura (Reining y Heinzman 1992). Peters y colaboradores (1989) encontraron que de 250 especies registradas en una zona de la amazonía peruana, 72 poseen valor de mercado para los habitantes de una comunidad aledaña, y haciendo la valoración económica que la extracción y venta que esos productos pueden generar, resultaron más rentables que otras actividades productivas, tales como la agricultura y/o la ganadería. Mendelsohn y Balick (1995) consideran que recursos tales como los fármacos obtenidos a partir de especies vegetales no han sido aun totalmente explorados y que además se corre el riesgo de perderlos definitivamente, debido a que las altas tasas de deforestación que sufren los BTLs pueden conducir a la extinción de las especies que poseen los principios activos.

En general, en áreas de bosque relativamente amplias y con buen grado de conservación, es posible y redituable la extracción de una gran diversidad de productos no maderables, de manera tal que los grupos humanos que habitan el área se vean beneficiados (Balick 1985). Sin embargo, hacen falta investigaciones más amplias acerca de la estructura y la dinámica de las poblaciones que van a ser explotadas, para considerar si realmente pueden soportar su explotación y si generarán recursos económicos suficientes que justifiquen la misma (Saw *et al.* 1991, LaFrankie 1994, Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995).

En el presente estudio se analiza la relación entre la distribución y la abundancia de especies arbóreas útiles, —es decir, de aquellas especies que proveen de algún bien necesario para el hombre—, con respecto a diferentes unidades geomorfológicas. El estudio pretende aportar conocimiento básico acerca de las interacciones entre las plantas y el medio físico, e información acerca de las necesidades ambientales particulares de cada especie; la cual puede ser útil en el desarrollo de planes de manejo de recursos forestales y/o de restauración.

III. OBJETIVOS

- Identificar si la abundancia y la distribución de las especies arbóreas útiles difieren entre distintas unidades geomorfológicas en la región de Chajul, Chiapas.
- Analizar la estructura de poblaciones de las especies arbóreas bajo distintas condiciones ambientales.
- Establecer si determinadas características geomorfológicas resultan más favorables para el establecimiento y desarrollo de ciertas especies que de otras.

IV. SITIO DE ESTUDIO

4.1. Localización del área de estudio.

El sitio de estudio se localiza dentro de la "Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules" en el Municipio de Ocosingo, Estado de Chiapas (Figura 1) y en particular, en los terrenos de la "Estación de Biología Tropical Chajul". El área se encuentra entre los 16°06'00" a los 16°18'08" de latitud norte y de los 91°00'00" a los 90°53'00" longitud oeste. Con una altitud entre los 120 a los 500 m.s.n.m. (INEGI 1988^{c,d}).

4.2. Fisiografía.

La provincia fisiográfica corresponde a la de Sierras de Chiapas y Guatemala, la cual se divide en dos subprovincias: Altos de Chiapas y Sierra Lacandona. Los sistemas de topoformas corresponden a Sierra, con una asociación del tipo Bajo Plegado; y a Lomerío con una asociación de tipo Inundable y Salino, en esta última se registra además, un tipo de sistema de topoforma de Lomerío (Secretaría de Programación y Presupuesto 1980).

El área de trabajo se encuentra ubicada en la provincia fisiográfica Tierras Altas de Chiapas, la cual está constituida en su mayor parte por rocas calcáreas, y está conformada a su vez por las subprovincias: Sierra Plegada y Depresión Central. La primera está constituida al este por caliza, lutitas y arenisca, la segunda subprovincia es una cuenca elevada que ocupa en el suroeste una faja de terreno poco accidentado cubierto por suelo aluvial. Una característica son sus montañas y valles sensiblemente paralelos con alineamiento noroeste-sureste. Las montañas corresponden a pliegues anticlinales y los valles a sinclinales, éstos son muy angostos en el norte (Secretaría de Programación y Presupuesto 1980).

4.3. Geomorfología y Geología.

La geomorfología del área corresponde a Sierras Plegadas, con una clara dominancia del paisaje kárstico, el cual se reduce hacia el estado de Tabasco. Estas sierras se formaron al presentar el área fuerzas de tensión y compresión provocadas por el choque de tres placas: la de Cocos, la Norteamericana y la del Caribe, lo cual ha generado los pliegues de sedimentos del Paleozoico Tardío, Mesozoico y Cenozoico. Además del plegamiento y fallado de las rocas, también se han formado valles intermontanos (López-Ramos 1982). Aunado a esto, las altas tasas de precipitación han contribuido al efecto de karst, al disolver las rocas carbonatadas (García y Lugo 1992). La unidad litológica en esta área corresponde a rocas sedimentarias calizas. La roca se depositó en ambiente de plataforma, y su composición mineralógica consiste de calcita micrítica y espática, dolomita y trazas de hematita, el color fluctúa entre el amarillo claro y el gris oscuro; los estratos son tanto delgados como masivos,

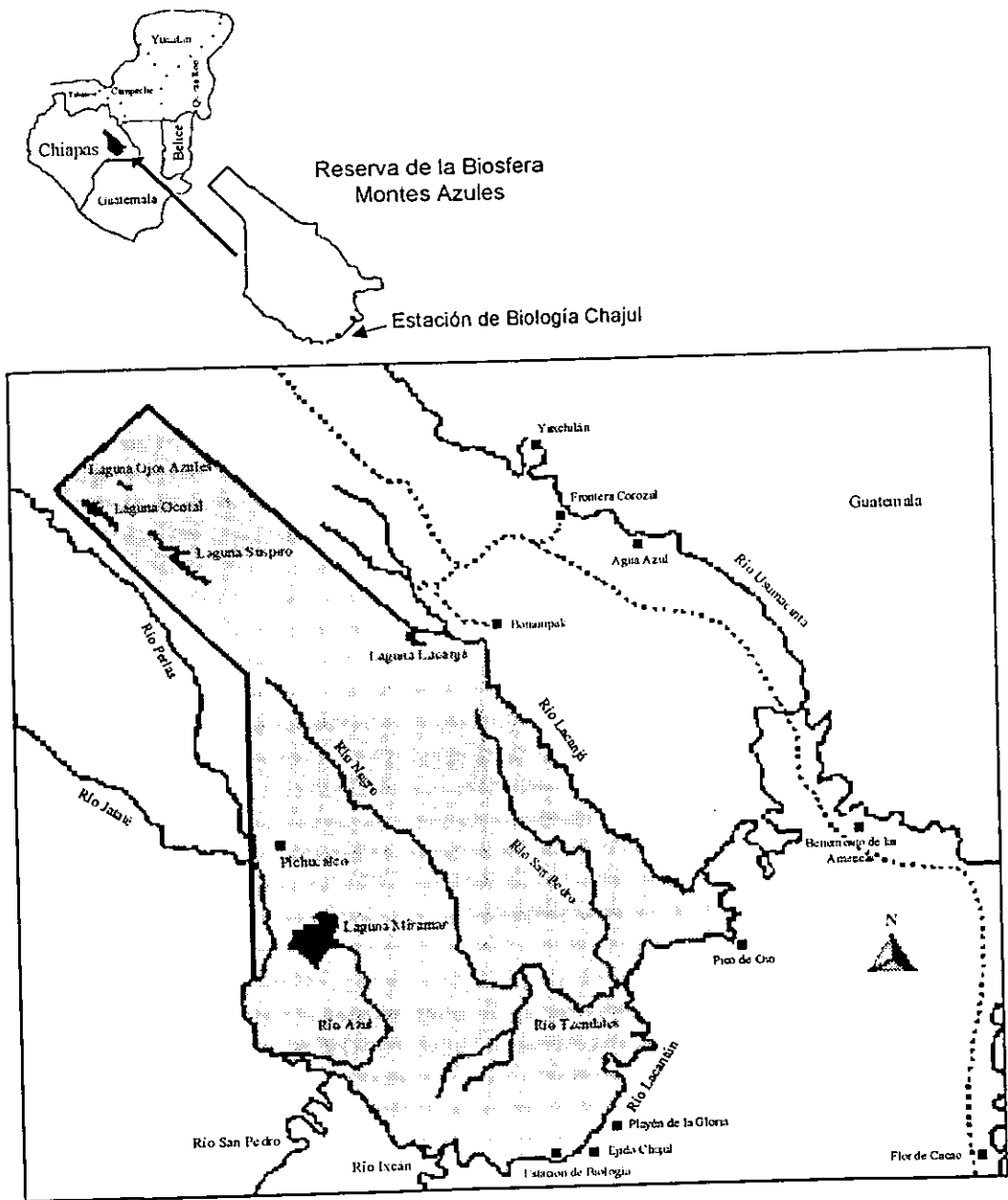


Figura 1. Se muestra la ubicación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules y de la Estación de Biología Tropical Chajul, en el Estado de Chiapas.

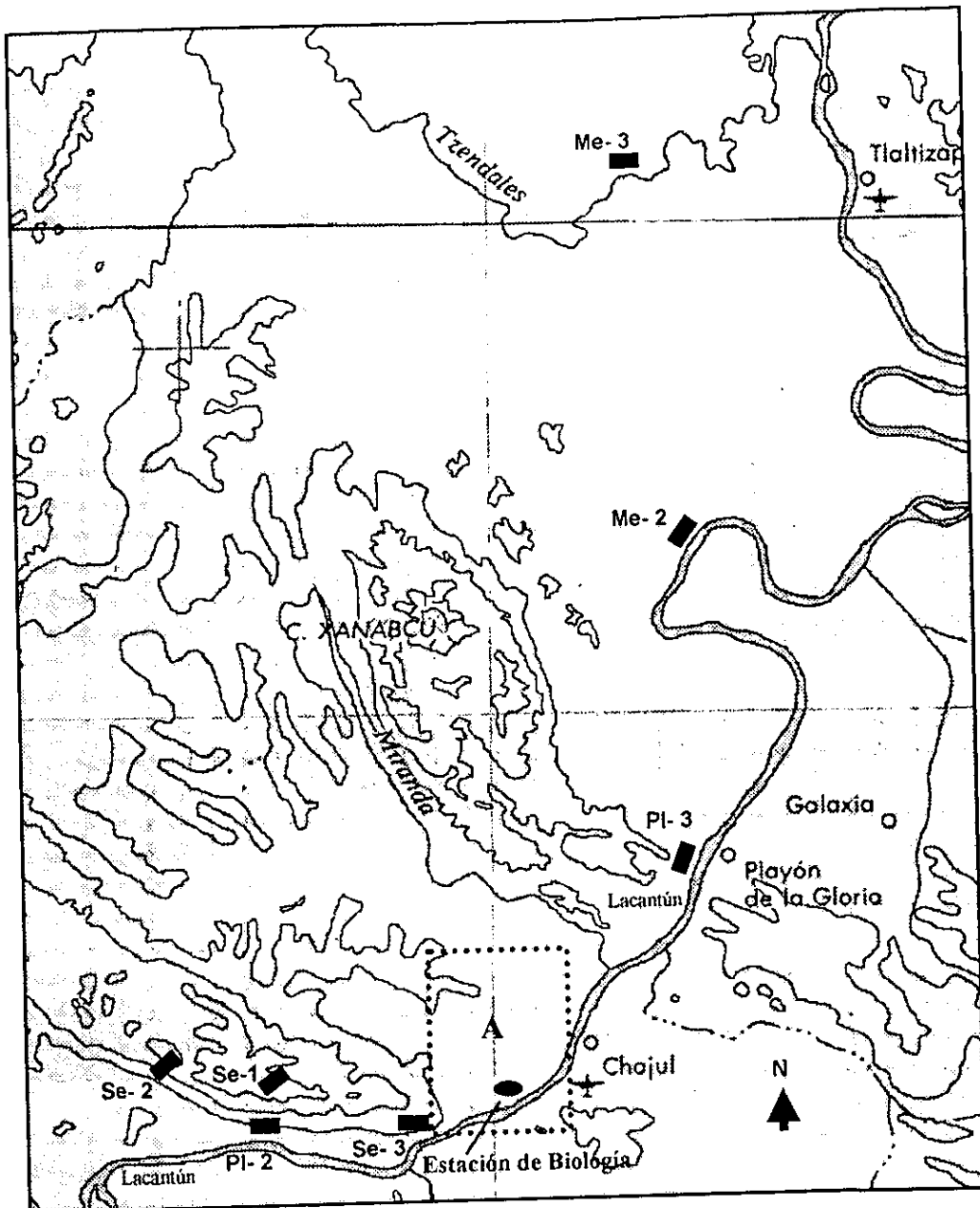


Figura 2. Se muestra la ubicación de los cuadrantes permanentes en el área de Chajul, Chiapas. Me: meandro abandonado; Se: serranía kárstica; PI: planicie de inundación. El recuadro A corresponde a la Figura 3.

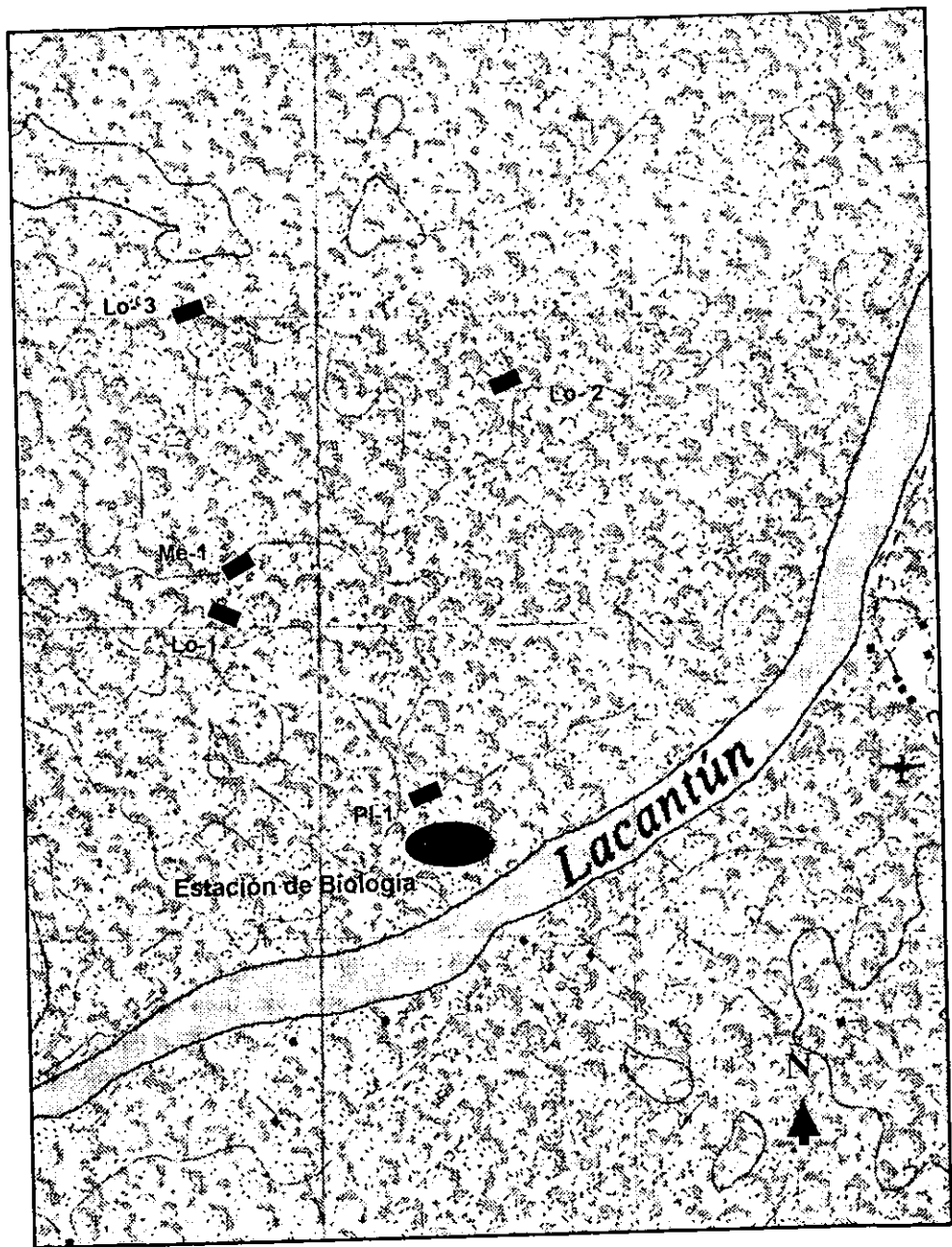


Figura 3. Se muestran los cuadrantes de estudio cercanos a la estación de Biología Chajul. Lo: lomerío bajo; Me: meandro abandonado; Pl: planicie de inundación.

con fracturamiento intenso y huellas de disolución. Por sus características, la zona se encuentra en etapa de juventud (INEGI 1985).

En las zonas de lomeríos y meandros abandonados que rodean a la Estación de Biología Chajul, las rocas corresponden al Eoceno, son de tipo sedimentario y presentan asociaciones de lutita y arenisca. Estratigráficamente la roca es de origen continental, la lutita presenta una amplia variación de color, que va desde el rojo hasta el negro, con una espesura que varía de milímetros hasta metros. La arenisca es conglomerática, de grano medio a grueso. Hacia el río Tzendales, donde se encuentra ubicado un cuadrante representativo de meandro abandonado, las rocas corresponden al Cuaternario, con un tipo de suelo aluvial, en este caso, el suelo es producto del acarreo desde las partes altas, y presenta una textura arcillo-arenosa, también con espesor variable. El área que comprende el Cordón del Chaquistero (Figura 1) posee rocas sedimentarias calizas, del Cretácico Superior. En el área que comprende la estación de Biología, las rocas son de tipo sedimentario, con asociaciones de lutita y arenisca del Eoceno. Hacia el río Tzendales, el suelo es de tipo aluvial y corresponde al Cuaternario (INEGI 1985).

4.4. Edafología.

Las altas temperaturas y gran precipitación durante la mayor parte del año han contribuido a los procesos de alteración de los minerales del suelo, así como a la reincorporación de la gran cantidad de materia orgánica generada por el bosque (García y Lugo 1992). En la zona occidental de la reserva predominan los suelos de tipo litosol, mientras que en las zonas relativamente planas predominan los regosoles, luvisoles y vertisoles de colores negros a grises y con un contenido de materia orgánica importante, mientras que en las zonas más bajas, los suelos presentan texturas arcillosas. En las áreas cercanas a los ríos los suelos son de tipo aluvial (SEMARNAP *et al.* 1995).

Para el área se han reconocido varios tipos de suelo, los cuales se enlistan a continuación:

- a) los litosoles, donde el suelo no llega a alcanzar más de 10 cm de profundidad puesto que las fuertes pendientes donde se desarrollan no favorecen la acumulación de sedimentos,
- b) los cambisoles son suelos jóvenes, con un claro horizonte de alteración de acumulación de arcilla; en el área se han encontrado de tipo vértico, gleico, eútrico y crómico,
- c) los luvisoles presentan un claro horizonte de acumulación de arcilla con saturación de bases superior al 50%, los más abundantes son de tipo órtico, crómico, férrico y gleico,
- d) los acrisoles presentan un marcado horizonte de acumulación de arcilla y una baja saturación de bases (menos del 50%), los más abundantes son órticos, férricos y gleicos,

- e) los gleisoles son suelos que presentan agua en el perfil, en forma permanente o semipermanente, con fluctuación del nivel freático en los primeros 50 cm, los más abundantes son los húmicos y calcáricos,
- f) los fluvisoles son suelos muy jóvenes, formados por depósitos aluviales muy recientes, están restringidos a algunas planicies aluviales.
- g) la rendzina presenta un horizonte de aproximadamente 30 cm de profundidad, es un suelo rico en materia orgánica sobre roca caliza y es muy abundante en el área.
- h) los vertisoles son suelos arcillosos de color negro, presentan procesos de contracción y expansión, se presentan en superficies de poca pendiente y cercanos a los escurrimientos superficiales (García y Lugo 1992). García y Lugo (1992) se basaron en el sistema de clasificación de suelos de FAO 1974, para la clasificación actual (FAO 1988), las rendzinas corresponden a leptosoles réndzicos y los litosoles a leptosoles líticos.

4.5. Hidrología.

4.5.1. Aguas superficiales.

El coeficiente de escurrimiento superficial en el área del Cordón del Chaquistero (sitios que presentan karstificación) es >30%, mientras que en las zonas muestreadas cercanas a la Estación de Biología es del 10 al 20%, y hacia el río Tzendales, el coeficiente se encuentra entre el 20 y 30%. Las isoyetas medias anuales van desde los 2000 mm, en la cercanía del río Tzendales (hacia el oriente), hasta los 3,000 mm, en la cercanía del Cordón del Chaquistero (en dirección poniente de la zona de estudio) (INEGI 1988^a).

El área forma parte de la región hidrológica 30 (RH30), denominada Grijalva-Usumacinta, que pertenece a la vertiente oriental del estado, y se encuentra dividida en cuatro cuencas que se hallan parcialmente en el área: Río Lacantún, Río Chixoy, Río Usumacinta y Río Grijalva-La Concordia. La cuenca Río Lacantún comprende una superficie de 12,526 Km², por lo que es la más importante; a su vez ésta se encuentra integrada por 14 subcuencas, de las cuales 6 son completas y las restantes parciales. Los volúmenes de agua que generan forman las corrientes que en secuela integran el Río Lacantún, el cual descarga al Usumacinta. La "Reserva de la Biosfera Montes Azules" se encuentra dentro de la subcuenca Lacantún. Los cuerpos lénticos más importantes por sus dimensiones son las lagunas Miramar, Lacanjá, Ojos Azules, El Suspiro y El Ocotál (SEMARNAP *et al.* 1995, INEGI 1988^a). La Estación Río Lacantún, localizada entre los ejidos Chajul y Playón de la Gloria, ha registrado volúmenes anuales de 13,443 millones de m³ (INEGI 1988^a).

La evaporación potencial es una forma de pérdida de agua, y oscila entre los 1000 y 2000 mm. La evapotranspiración media anual es una medida más real de ésta pérdida, y tiene que ver con la cubierta vegetal presente en el área, en este caso, para la zona es de 1,200 mm.

4.5.2. Aguas subterráneas.

La unidad geohidrológica en la zona de la Estación de Biología y hacia el Cordón del Chaquistero es de material consolidado con posibilidades bajas; hacia el río Tzendales, se encuentra material consolidado con posibilidades medias (INEGI 1988^b).

4.6. Clima.

El clima se distingue por presentar una temperatura media anual mayor a los 22°C y una temperatura del mes más frío por arriba de los 18°C; con lluvias en verano e influencias del monzón. La canícula se presenta durante la sequía interestival, en la temporada más húmeda y caliente del año (García 1987). La precipitación media anual es de 3,021 mm, distribuida a lo largo del año con una clara estacionalidad. Durante la época de primavera la media para esta estación es de 569 mm; durante el verano se observa un aumento substancial de la misma, con 1,369 mm; descendiendo en el otoño hasta los 878 mm, y siguiendo este patrón de descenso la estación más seca ocurre durante el invierno, con 206 mm. La temperatura media anual es de 21.6°C, con una temperatura máxima de 27°C y una mínima de 21°C, por lo que el clima es del tipo Cálido húmedo (Amw'(i)g) (Batis 1994, datos de la Estación de Biología Tropical Chajul). En la sierra localizada al norte de la mesa central de Chiapas se forma una zona de alta presión, por lo que los vientos corren en dirección a las zonas más bajas, esto es, en dirección a la Reserva de la Biosfera Montes Azules (SEMARNAP *et al.* 1995, INEGI 1984^{a,b}, Instituto de Geografía 1970).

4.7. Tipos de Vegetación y Uso del Suelo.

En la mayoría del área de estudio se presenta una vegetación de tipo selva alta y mediana perennifolia, aunque en algunas zonas y en las partes más altas del Cordón del Chaquistero también se encuentran algunos parches de vegetación secundaria (García y Lugo 1992). Sin embargo, la cubierta vegetal no es homogénea, puesto que a lo largo del bosque se dan una serie de cambios en la estructura y composición de la vegetación claramente perceptibles; así, de un bosque con una altura del dosel de hasta 50 m (en las planicies de inundación), se da la transición a un bosque mediano con individuos de hasta 30 m de altura (localizados en los lomeríos, en las serranías e incluso en las áreas que sufren de inundaciones periódicas). Se desarrolla también una vegetación de tipo sabanoide con árboles de 10 a 13 m de altura como máximo y en algunos sitios se localizan "parches" cubiertos por la especie de helecho *Pteridium aquilinum* (Pteridaceae), estos parches reciben el nombre local de "petatilleras" (Siebe *et al.* 1995, INEGI 1980). Martínez y colaboradores (1994), generaron un listado de más de 3,400 especies vegetales para una amplia zona de la región Lacandona, de las

cuales, 23 se encuentran bajo el riesgo de amenaza, son endémicas o están en peligro de extinción.

4.8. Fauna.

El bosque tropical lluvioso reporta una gran riqueza de especies animales en prácticamente todos los taxones en comparación con las zonas de climas templados (Fragoso 1992). En la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules la fauna presente es de tipo silvestre. En esta área se encuentran registradas el 90% de las especies de insectos asociadas con este tipo de ecosistema (Morón 1992), y la ictiofauna de la zona representa el 44.8% de las especies conocidas para Chiapas, de éstas, más del 50% tienen importancia comestible para los habitantes de la zona (Lazcano-Barrero y Vogt 1992). En cuanto a reptiles y anfibios se han reportado 54 y 23 especies respectivamente (Lazcano-Barrero *et al.* 1992). En relación a las aves de la zona, se han contabilizado 341 especies (González-García 1992). Esta amplia diversidad también involucra a los mamíferos, de los cuales se han registrado 82 especies, de ellas, 10 se encuentran amenazadas o en peligro de extinción y 19 son fuente de carne para los habitantes del área (March y Aranda 1992).

V. MÉTODOS

5.1. Caracterización del uso de las especies.

Una de las limitantes a la hora de seleccionar las especies arbóreas útiles fue la ausencia de colectas de herbario que registraran los usos locales en la zona de estudio, por lo que el número de especies está limitado al que reporta Batis (1994) en su trabajo de tesis. En dicho trabajo censó 1-ha de terreno dentro del área de la Estación de Biología Tropical Chajul, identificando a todas las especies que presentaban algún tipo de utilidad para el hombre. Con esta información, generó una lista de 59 especies con usos que van desde el comestible hasta el ritual. En el Cuadro 1 se muestran los usos reportados para las especies que se estudiaron en este trabajo.

El registro de especies útiles por parte de Batis (1994) en la región de Chajul tiene la limitante del tamaño del área que ella censó, además de las características particulares del sitio que se escogió (en términos de relieve, edad, origen geológico y propiedades del suelo, e incluso el manejo previo que pudo haber tenido el área), se puede considerar que, de haberse registrado una área mayor, el número de especies seguramente se habría incrementado (Rosenzweig 1995). Precisamente por esta razón, especies con una clara tradición de uso en el área, como *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata*, no fueron registradas en dicho trabajo, porque no encontraron ningún individuo en el área de muestreo, aunque ambas especies existen en la

cuales, 23 se encuentran bajo el riesgo de amenaza, son endémicas o están en peligro de extinción.

4.8. Fauna.

El bosque tropical lluvioso reporta una gran riqueza de especies animales en prácticamente todos los taxones en comparación con las zonas de climas templados (Fragoso 1992). En la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules la fauna presente es de tipo silvestre. En esta área se encuentran registradas el 90% de las especies de insectos asociadas con este tipo de ecosistema (Morón 1992), y la ictiofauna de la zona representa el 44.8% de las especies conocidas para Chiapas, de éstas, más del 50% tienen importancia comestible para los habitantes de la zona (Lazcano-Barrero y Vogt 1992). En cuanto a reptiles y anfibios se han reportado 54 y 23 especies respectivamente (Lazcano-Barrero *et al.* 1992). En relación a las aves de la zona, se han contabilizado 341 especies (González-García 1992). Esta amplia diversidad también involucra a los mamíferos, de los cuales se han registrado 82 especies, de ellas, 10 se encuentran amenazadas o en peligro de extinción y 19 son fuente de carne para los habitantes del área (March y Aranda 1992).

V. MÉTODOS

5.1. Caracterización del uso de las especies.

Una de las limitantes a la hora de seleccionar las especies arbóreas útiles fue la ausencia de colectas de herbario que registraran los usos locales en la zona de estudio, por lo que el número de especies está limitado al que reporta Batis (1994) en su trabajo de tesis. En dicho trabajo censó 1-ha de terreno dentro del área de la Estación de Biología Tropical Chajul, identificando a todas las especies que presentaban algún tipo de utilidad para el hombre. Con esta información, generó una lista de 59 especies con usos que van desde el comestible hasta el ritual. En el Cuadro 1 se muestran los usos reportados para las especies que se estudiaron en este trabajo.

El registro de especies útiles por parte de Batis (1994) en la región de Chajul tiene la limitante del tamaño del área que ella censó, además de las características particulares del sitio que se escogió (en términos de relieve, edad, origen geológico y propiedades del suelo, e incluso el manejo previo que pudo haber tenido el área), se puede considerar que, de haberse registrado una área mayor, el número de especies seguramente se habría incrementado (Rosenzweig 1995). Precisamente por esta razón, especies con una clara tradición de uso en el área, como *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata*, no fueron registradas en dicho trabajo, porque no encontraron ningún individuo en el área de muestreo, aunque ambas especies existen en la

zona y son ampliamente apreciadas por los habitantes locales (obs. pers.). Sin embargo, también ocurrió lo contrario: que especies registradas en el trabajo de Batis (1994), no aparecieran en nuestros cuadrantes de estudio.

Por estas razones, se consideraron 42 especies de las reportadas por Batis (1994) las cuales también aparecieron en nuestros cuadrantes de estudio, y se incluyó a *Manilkara zapota* (MAZA) (Cuadro 1), ya que aun cuando no existe un reporte específico de utilidad para el área, los individuos adultos de esta especie muestran marcas en la corteza que indican que estuvieron sometidos a la extracción de látex, además de que los frutos son comestibles.

Para todos los casos, se identificó a la especie *in situ* y a los individuos adultos se les asignó un juego de coordenadas dentro del cuadrante a fin de mapearlas. Los censos de vegetación se llevaron a cabo entre 1994 y 1996.

5.2. Caracterización de las unidades geomorfológicas

Las unidades geomorfológicas fueron delimitadas considerando los tipos de texturas y el relieve del terreno, y para esto usamos fotografías aéreas pancromáticas, a escala 1: 20,000 tomadas en marzo de 1991. Posteriormente se realizaron recorridos de campo, para verificar las propiedades de los sitios. Se estudiaron en este trabajo cuatro unidades geomorfológicas, a saber: 1) planicies de inundación cercanas al río Lacantún; 2) lomeríos bajos disectados por la escorrentía de agua de lluvia, con asociaciones de lutita-arenisca; 3) serranías compuestas por rocas calizas, las cuales muestran avanzados procesos de karstificación y 4) meandros abandonados de los ríos Lacantún y Tzendales. En cada una de ellas se establecieron 3 parcelas permanentes de 20 x 250 m (0.5 ha) (Figuras 2 y 3). En el Cuadro 2 se describen las principales características de cada uno de los cuadrantes de muestreo.

En cada uno de los sitios escogidos se realizaron barrenaciones a un metro de profundidad cada 30 ó 50 m, para identificar las propiedades morfológicas del suelo, y se hicieron perfiles de suelo para obtener una descripción más detallada del mismo y para tomar muestras con el fin de realizar análisis en el laboratorio (Siebe y colaboradores, en preparación).

5.3. Definición de las categorías de desarrollo y tamaño de muestra

Por conveniencia, se asignaron tallas para los individuos con las cuales se pretendió reflejar el grado de desarrollo de los árboles. Para la Categoría 1, se censaron en 30 cuadros distribuidos al azar en cada una de las 12 parcelas permanentes (Figura 4) a todos los individuos de entre 10 a < 50 cm de altura, de esta manera, se obtuvo un tamaño de muestra de 93.75 m² por parcela, y un área de 281.25 m² por unidad geomorfológica. En el caso de la

Categoría 2, se registraron todos los individuos ≥ 50 cm de altura y < 1 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP a 1.3m), en 30 cuadros de 2.5 x 5 m, obteniéndose un tamaño de muestra por parcela de 375 m² y en total de 1,125 m² por unidad geomorfológica. En la Categoría 3 se consideraron a aquellos individuos >1 cm a 5 cm de DAP, en una subárea de 5 x 10 m, también en 30 cuadros distribuidos al azar obteniendo un tamaño de muestra de 1,500 m² por sitio y en total de 4,500 m². En la Categoría 4 se censaron los individuos con un DAP > 5 cm y < 10 cm, en la misma área que en el caso anterior, sólo en las serranías y los meandros. Los individuos de la Categoría 5, fueron aquellos con un DAP ≥ 10 cm, censados en la totalidad de los cuadrantes de 20 x 250 m, obteniendo un tamaño de muestra de 15,000 m² por unidad geomorfológica.

Cuadro 1. Se enumeran las 43 especies arbóreas útiles estudiadas en Chajul, Chiapas. A cada una se le ha asignado un código de cuatro letras y se especifican los usos que presentan para la zona (Batis 1994, Banco de Datos Etnobotánicos del Jardín Botánico de la U.N.A.M.). Para este trabajo los nombres comunes se registraron con los pobladores locales.

Claves de usos de las especies: A, medicinal; B, comestible; C, construcción; D, instrumentos de trabajo; E, maderables; F, combustibles; G, uso doméstico; H, forrajes; I, abonos; J, colorantes; K, fibras; L, taninos; M, gomas y pegamentos; N, aromatizantes; O, saborizantes; P, venenos; Q, ritual/ceremonial; R, insecticidas; S, ornamental; T, artesanal; U, sombra; V, estimulantes; W, cerca viva; X, tutor; Y, melífera; Z, saponífera; XX, aceites; YY, chicleíferas; ZZ, barnices; XXX, celulosa. (Banco Etnobotánico de Selvas Altas y Medianas de México, Batis 1994).

Código	Especie	Familia	Nombre local	Usos
ALED	<i>Alibertia edulis</i> (L. Rich.) A. Rich. ex DC	Rubiaceae		BTV
AMHO	<i>Ampelocera hottlei</i> Standley	Ulmaceae		BE
ANSC	<i>Annona scleroderma</i> Safford	Annonaceae	Anona de montaña	B
ASGR	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Anacardiaceae	Jobillo	ACDET
BRAL	<i>Brosimum alicastrum</i> Swartz	Moraceae	Och, Ramón	ABCDEF HSU
BRCO	<i>Brosimum costaricanum</i> Liebmann	Moraceae		ABCH
BUSI	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae	Mulato, Palo mulato	ABCDEF HMQTWY
CABR	<i>Calophyllum brasiliense</i> Camb.	Guttiferae	Bari	CET
CACO	<i>Casearia corymbosa</i> H.B.K.	Flacourtiaceae		A
CAEL	<i>Castilla elastica</i> Cervantes	Moraceae		ABGM
CASY	<i>Casearia sylvestris</i> Swartz	Flacourtiaceae		A
CBPE	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Bombacaceae	Ceiba	ABCEKQ STUXX
CEOB	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Moraceae	Guarumbo, Guarumo, Chancarro	ABCEFKT
COAL	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pavón) Oken	Boraginaceae	Bojón	ABCDEH

CRGL	<i>Croton glabellus</i> L.	Euphorbiaceae		ACF
CUMA	<i>Cupania macrophylla</i> A. Rich.	Sapindaceae		CDEF
CYBA	<i>Cymbopetalum baillonii</i> Fries.	Annonaceae		A
CYPE	<i>Cymbopetalum penduliflorum</i> (Dunal) Baill.	Annonaceae		O
DEAR	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne & Planchon	Araliaceae		ABCEFU Y
DIGU	<i>Dialium guianense</i> (Aublet) Sandw.	Leguminosae	Guapaque, Tamarindillo	BCE
ERFO	<i>Erythrina folkersii</i> Krukoff & Moldenke	Leguminosae	Madre cacao, Madre chontalpa	B
FAOC	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	Rubiaceae		CE
GUGL	<i>Guarea glabra</i> Vahl	Meliaceae	Cedrillo	CF
LIPL	<i>Licania platypus</i> (Hemsley) Fritsch	Chrysobalanaceae	Sunsa, Pío, Sunsapote, Sapote de chango	ABE
LOGU	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	Leguminosae		BF
MAZA	<i>Manilkara zapota</i> (L.) Van Royen	Sapotaceae	Chicosapote	ABCEGM TZYYZZ
MIAR	<i>Miconia argentea</i> (Swartz) DC.	Melastomataceae		ABC
NEPS	<i>Neea psychotrioides</i> J.D. Smith	Nyctaginaceae		AJ
PAAQ	<i>Pachira aquatica</i> Aublet	Bombacaceae	Sapote de agua	ABCF
PIAR	<i>Pithecellobium arboreum</i> (L.) Urban	Leguminosae		ABCDEG U
POCA	<i>Pouteria campechiana</i> (H.B.K.) Baehni	Sapotaceae		ABC
PRCO	<i>Protium copal</i> (Schlecht. & Cham.)	Burseraceae	Copal	ABCD FM NQZZ
PSCH	<i>Psychotria chiapensis</i> Standley	Rubiaceae		A
PSOX	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> J.D. Smith	Moraceae		BCDEHV YY
QUFU	<i>Quararibea funebris</i> (Llave) Vischer	Bombacaceae	Molinillo	BCGNOT
RIHU	<i>Rinorea hummelii</i> Sprague	Violaceae		A
SCPA	<i>Schizolobium parahybum</i> (Vell.) Blake	Leguminosae	Plumillo, Guanacaste	CXXX
STDO	<i>Stemmadenia donell-smithii</i> (Rose) Woodson	Apocynaceae	Lechillo, Coyol	MVYY
TAAL	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	Apocynaceae	Lechillo	AMUX
TAME	<i>Talauma mexicana</i> (DC.) G. Don	Magnoliaceae		AB
THAH	<i>Thevetia ahouai</i> (L.) A. DC.	Apocynaceae	Lechillo, Coyol de gato	AB
TRME	<i>Trophis mexicana</i> (Liebmann) Bureau	Moraceae		AB
VALU	<i>Vatairea lundellii</i> (Standley)	Leguminosae	Amargoso, Tincón	AC

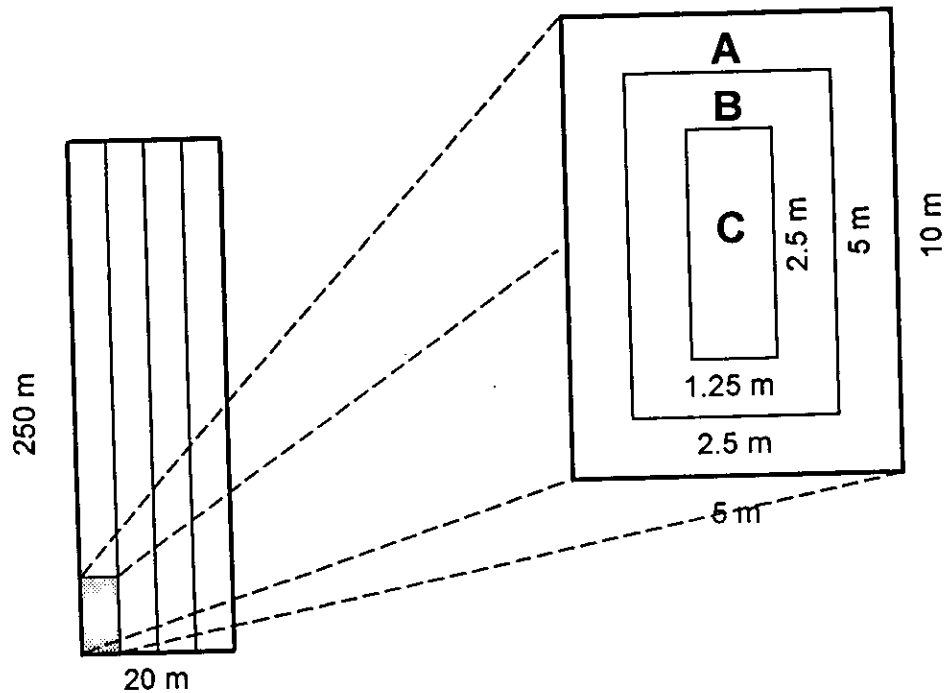


Figura 4. Se muestra la forma y el tamaño de los cuadrantes de muestreo para cada una de las categorías de vegetación: en los rectángulos A+B+C se registraron a los Juveniles 2 y a los Preadultos, en los rectángulo B+C a los Juveniles 1 y en el rectángulo C a las Plántulas. Todos los individuos Adultos (≥ 10 cm de DAP) que se encontraron en el cuadrante de 20 x 250 metros (0.5 ha) fueron registrados.

Cuadro 2. Descripción general de los cuadrantes permanentes.

Clave en el mapa	Unidad geomorfológica	Unidad de suelo
PI-1	Planicie de inundación	Cambisol eutri-estágico
PI-2	Planicie de inundación	Luvisol háplico
PI-3	Planicie de inundación	Luvisol háplico
Lo-1	Lomerío bajo	Cambisol estagni-vértico
Lo-2	Lomerío bajo	Acrisol húmico
Lo-3	Lomerío bajo	Acrisol húmico
Se-1	Serranía kárstica	Leptosol réndzico
Se-2	Serranía kárstica	Leptosol réndzico
Se-3	Serranía kárstica	Leptosol réndzico
Me-1	Meandro abandonado	Planosol eútrico
Me-2	Meandro abandonado	Planosol eútrico
Me-3	Meandro abandonado	Luvisol háplico

5.4. Análisis de los datos

Para las ocho especies más abundantes, considerando todos los estadios de desarrollo (AMHO, BRAL, BRCO, CYPE DIGU, FAOC, PRCO y PSCH) se realizó un Análisis de Tablas de Contingencia de χ^2 , en las que se comparó la distribución de los diferentes estadios de vida en cada una de las unidades de estudio. Con el fin de eliminar del análisis a aquellas especies que tuvieran menos de cinco individuos por unidad geomorfológica, sólo se tomó en cuenta a aquellas con más de 20 ind/6 ha. Se elaboró un segundo tipo de Tabla de Contingencia (G^2) con las nueve especies más abundantes (AMHO, BRAL, BRCO, CEOB, CYPE, DIGU, GUGL, MAZA y PRCO, ver Cuadro 1) considerando sólo los individuos adultos (DAP \geq 10 cm), a fin de comparar su distribución entre las distintas unidades ambientales, en este caso, para eliminar los ceros que presentaban algunas especies en ciertas unidades de estudio, se agregó un valor de 5 a cada uno de los valores observados (Fingleton 1984). Se obtuvieron

datos sinecológicos de la comunidad de árboles adultos tales como: abundancia, área basal y riqueza de especies para los individuos con DAP ≥ 10 cm. Se calculó la diversidad de cada hábitat utilizando los Índices de Diversidad de Shannon y de Simpson, y se determinó la equitatividad para el primer índice (Magurran 1988). Se usó el índice de Similitud Florística de Sorensen para determinar el grado de especies compartidas entre las cuatro unidades estudiadas (Magurran 1988). A partir de los datos de abundancia que presentaron cada una de las especies en las diferentes unidades geomorfológicas se realizó un Análisis de correspondencias (AC), con el Programa para Análisis Multivariado "Orden" (Ezcurra 1992).

VI. RESULTADOS

6.1. Distribución de la abundancia de las especies entre unidades.

En total, de las 43 especies estudiadas en las seis hectáreas censadas, 38 presentaron individuos adultos (DAP ≥ 10) (Cuadro 3). Estas 38 especies estuvieron representadas por 526 ind/ha, que en total cubrieron un área basal de 37.03 m²/ha. La unidad ambiental con mayor abundancia de árboles fue la de lomerío, le siguieron en orden decreciente la de planicie y la de serranía (Cuadro 4). Los meandros abandonados mostraron la menor abundancia, que fue casi tres veces menor que aquella encontrada en los lomeríos. El área basal fue claramente mayor en las planicies y mínima en los meandros (Cuadro 4).

6.2. Similitud florística entre unidades.

El Índice de Similitud Florística de Simpson (Cuadro 5) reflejó que las unidades más parecidas en su composición de especies fueron las serranías y las planicies, estas unidades compartieron tres cuartas partes de la flora registrada en ambas unidades. Los lomeríos–planicies, los meandros–planicies y las serranías–lomeríos, tuvieron un valor de semejanza florística de cerca de 68%. Finalmente, la similitud de los meandros con las serranías y con los lomeríos fue la más baja, un poco mayor al 50%.

6.3. Abundancia de las especies.

De las 38 especies que presentaron individuos adultos (DAP ≥ 10 cm) (Cuadro 3) 14 especies (37%) presentaron menos de 1 individuo adulto (DAP ≥ 10 cm) ha⁻¹ y sólo cuatro (11%) tuvieron una abundancia mayor a 10 individuos en tal superficie (Figura 5). En el caso de *Casearia sylvestris* (CASY), *Ceiba pentandra* (CBPE), *Miconia argentea* (MIAR) y *Trophis mexicana* (TRME), sólo se registró un individuo por cada cuatro hectáreas (Cuadro 6).

datos sinecológicos de la comunidad de árboles adultos tales como: abundancia, área basal y riqueza de especies para los individuos con DAP ≥ 10 cm. Se calculó la diversidad de cada hábitat utilizando los Índices de Diversidad de Shannon y de Simpson, y se determinó la equitatividad para el primer índice (Magurran 1988). Se usó el índice de Similitud Florística de Sorensen para determinar el grado de especies compartidas entre las cuatro unidades estudiadas (Magurran 1988). A partir de los datos de abundancia que presentaron cada una de las especies en las diferentes unidades geomorfológicas se realizó un Análisis de correspondencias (AC), con el Programa para Análisis Multivariado "Orden" (Ezcurra 1992).

VI. RESULTADOS

6.1. Distribución de la abundancia de las especies entre unidades.

En total, de las 43 especies estudiadas en las seis hectáreas censadas, 38 presentaron individuos adultos (DAP ≥ 10) (Cuadro 3). Estas 38 especies estuvieron representadas por 526 ind/ha, que en total cubrieron un área basal de 37.03 m²/ha. La unidad ambiental con mayor abundancia de árboles fue la de lomerío, le siguieron en orden decreciente la de planicie y la de serranía (Cuadro 4). Los meandros abandonados mostraron la menor abundancia, que fue casi tres veces menor que aquella encontrada en los lomeríos. El área basal fue claramente mayor en las planicies y mínima en los meandros (Cuadro 4).

6.2. Similitud florística entre unidades.

El Índice de Similitud Florística de Simpson (Cuadro 5) reflejó que las unidades más parecidas en su composición de especies fueron las serranías y las planicies, estas unidades compartieron tres cuartas partes de la flora registrada en ambas unidades. Los lomeríos-planicies, los meandros-planicies y las serranías-lomeríos, tuvieron un valor de semejanza florística de cerca de 68%. Finalmente, la similitud de los meandros con las serranías y con los lomeríos fue la más baja, un poco mayor al 50%.

6.3. Abundancia de las especies.

De las 38 especies que presentaron individuos adultos (DAP ≥ 10 cm) (Cuadro 3) 14 especies (37%) presentaron menos de 1 individuo adulto (DAP ≥ 10 cm) ha⁻¹ y sólo cuatro (11%) tuvieron una abundancia mayor a 10 individuos en tal superficie (Figura 5). En el caso de *Casearia sylvestris* (CASY), *Ceiba pentandra* (CBPE), *Miconia argentea* (MIAR) y *Trophis mexicana* (TRME), sólo se registró un individuo por cada cuatro hectáreas (Cuadro 6).

Cuadro 3. Se muestran las categorías de desarrollo en las que no se registraron individuos (X) para todas las especies en cada una de las unidades de estudio. En el cuadro 2 se enlistan los nombres de las especies. Estadios de desarrollo: P: plántulas; J1: juveniles-1; J2: juveniles-2; A: adultos.

Código	Planicie				Lomerío				Serranía				Meandro				
	P	J1	J2	A	P	J1	J2	A	P	J1	J2	A	P	J1	J2	A	
ALED				X				X	X			X					X
AMHO								X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
ANSC						X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
ASGR	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
BRAL																	
BRCO																	
BUSI		X	X		X	X			X	X			X	X	X		X
CABR		X		X						X	X						
CACO	X							X	X	X	X	X					X
CAEL					X				X	X	X	X					X
CASY	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X
CBPE	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
CEOB	X					X				X	X						
COAL	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			X	X		X
CRGL	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			X		X
CUMA	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			X	X	X	X
CYBA	X	X	X		X	X	X							X			X
CYPE																	
DEAR	X		X		X	X	X	X	X	X		X			X		
DIGU														X	X	X	
ERFO	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X						
FAOC				X													
GUGL					X	X	X		X	X		X	X	X	X		
LIPL	X				X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		
LOGU	X	X			X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		X
MAZA	X	X	X		X	X							X	X			X
MIAR	X	X		X												X	X
NEPS	X				X	X		X	X	X	X	X	X	X			
PAAQ	X				X				X	X	X	X	X	X	X		
PIAR	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
POCA	X	X	X		X	X	X		X	X							
PRCO																	X
PSCH														X	X	X	X
PSOX																	X
QUFU																	X
RIHU	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
SCPA		X	X	X													
STDO																	
TAAL	X	X			X	X			X	X	X						
TAME	X				X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
THAH	X	X		X													X
TRME	X	X	X	X	X	X											X
VALU																	

Cuadro 4. Resumen de características sinecológicas de la comunidad de árboles útiles en la región de Chajul, Chiapas. Los datos corresponden a árboles con DAP \geq 10 cm.

Variable	Planicie	Lomerío	Serranía	Meandro
Abundancia (ind / 1 ha)	176	195	85	70
Área Basal (m ² / ha)	14.60	11.73	8.93	1.77
Riqueza de especies (número de especies / 1 ha)	29	23	22	23
Diversidad (H')	2.68	2.29	2.51	2.71
Equitatividad (E)	0.80	0.73	0.81	0.86
Diversidad (D)	10.11	5.33	9.19	13.04

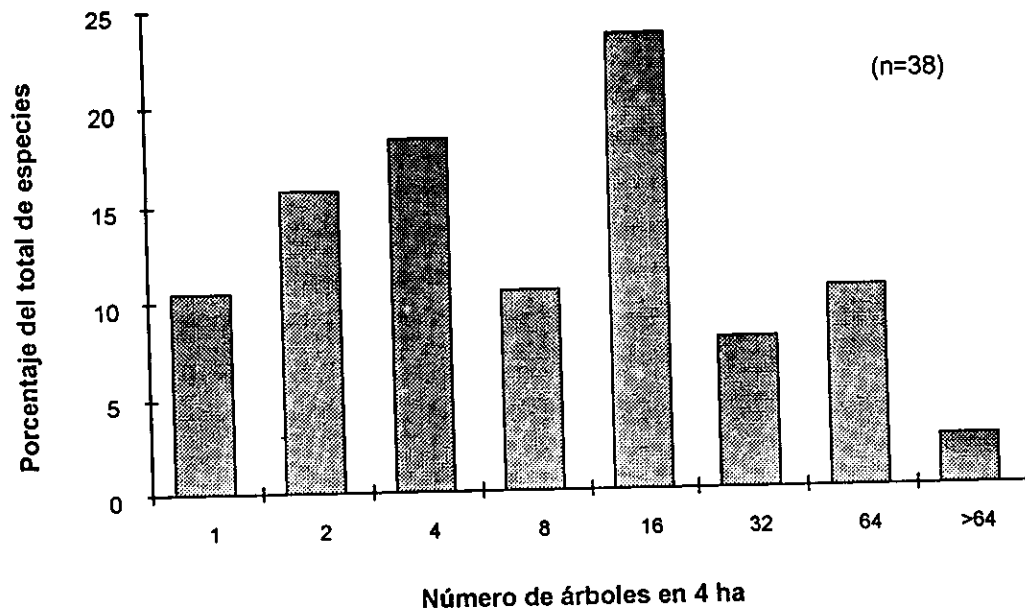


Figura 5. Distribución de frecuencias de especies (ind/4 ha), considerando árboles con DAP \geq 10 cm.

Cuadro 5. Valores de similitud florística (Índice de Simpson) entre unidades ambientales en la región de Chajul, Chiapas. Para el cálculo de estos valores sólo se consideraron árboles adultos (DAP \geq 10 cm).

Unidades	Planicie	Lomerío	Serranía
Lomerío	0.69		
Serranía	0.75	0.67	
Meandro	0.69	0.52	0.58

6.4. Estructura de tamaños.

Para las ocho especies más abundantes (más de 3 ind/ha), se encontró que la estructura de tamaños varió estadísticamente entre las unidades. *Ampelocera hottlei* (AMHO)(Fig. 6a), tuvo una mayor abundancia de plántulas en las planicies ($\chi^2 = 45.7$, $P < 0.0001$), donde se encontró una estructura de tamaños que sugiere un buen potencial regenerativo, mientras que en las serranías la estructura de tamaños sugiere un potencial de regeneración muy pobre. En los meandros, se encontró un número de juveniles-2 mayor de lo esperado por azar (Fig. 6a).

Brosimum alicastrum (BRAL), exhibió una estructura de tamaños que sugiere un buen potencial regenerativo en los meandros y sobre todo en las planicies. En contraste, en los lomeríos y en las serranías se encontró una abundancia de plántulas menor de lo esperado por azar ($\chi^2 = 141$, $P < 0.0001$) (Fig. 6b). No obstante, la estructura de tamaños sugiere un buen potencial regenerativo aún en estas unidades. Es de destacar que en las planicies y los meandros se encontró una menor cantidad de individuos juveniles y adultos que en los lomeríos y las serranías (Fig. 6b).

Para *Brosimum costaricanum* (BRCO) (Fig. 6c) se encontró, como tendencia general, una elevada abundancia de plántulas en todas las unidades, pero abundancias muy bajas en

todos los otros estadios de desarrollo, particularmente en las planicies y en los meandros. La estructura de tamaños en esta última unidad difirió significativamente de aquella encontrada en las otras unidades, debido a que los juveniles-2 tuvieron una abundancia menor de lo esperado por azar ($\chi^2 = 18.9, P < 0.025$).

Cuadro 6. Numero de individuos de cada especie/unidad geomorfológica/ha (DAP \geq 10 cm). En este caso, la suma total de los individuos presentes en las cuatro unidades no alcanza más de un individuo por ha.

Especie	Terraza	Lomerio	Serrania	Meandro
ANSC	1	1	0	0
ASGR	0	0	3	0
CACO	1	0	0	2
CASY	0	1	0	0
CBPE	0	0	0	1
COAL	0	0	1	1
DEAR	1	0	0	1
ERFO	1	0	1	1
FAOC	0	0	0	2
LOGU	1	0	1	1
MIAR	0	1	0	0
PIAR	1	0	0	1
SCPA	0	1	0	1
TRME	0	1	0	0

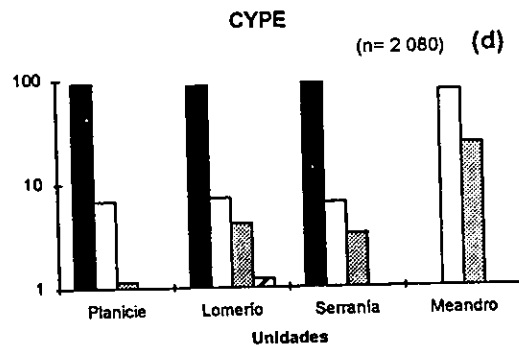
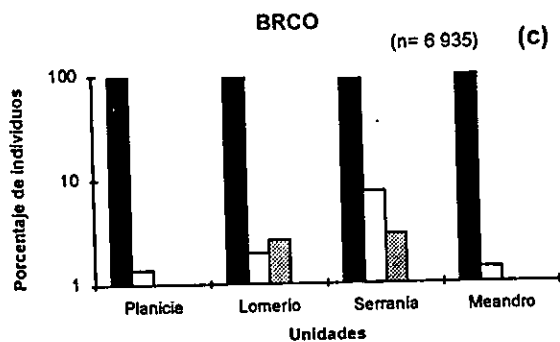
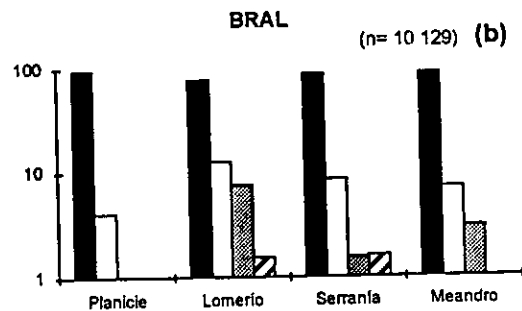
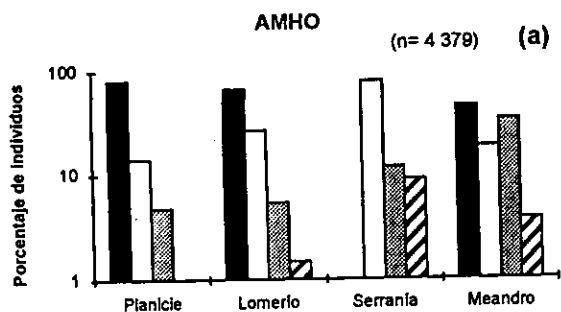


Figura 6. Distribución de tamaños para las ocho especies más abundantes en la región de Chajul, Chiapas.

■ Plántulas; □ Juveniles 1; ▨ Juveniles 2; ▩ Adultos. Note la escala logarítmica en el eje de las y's.

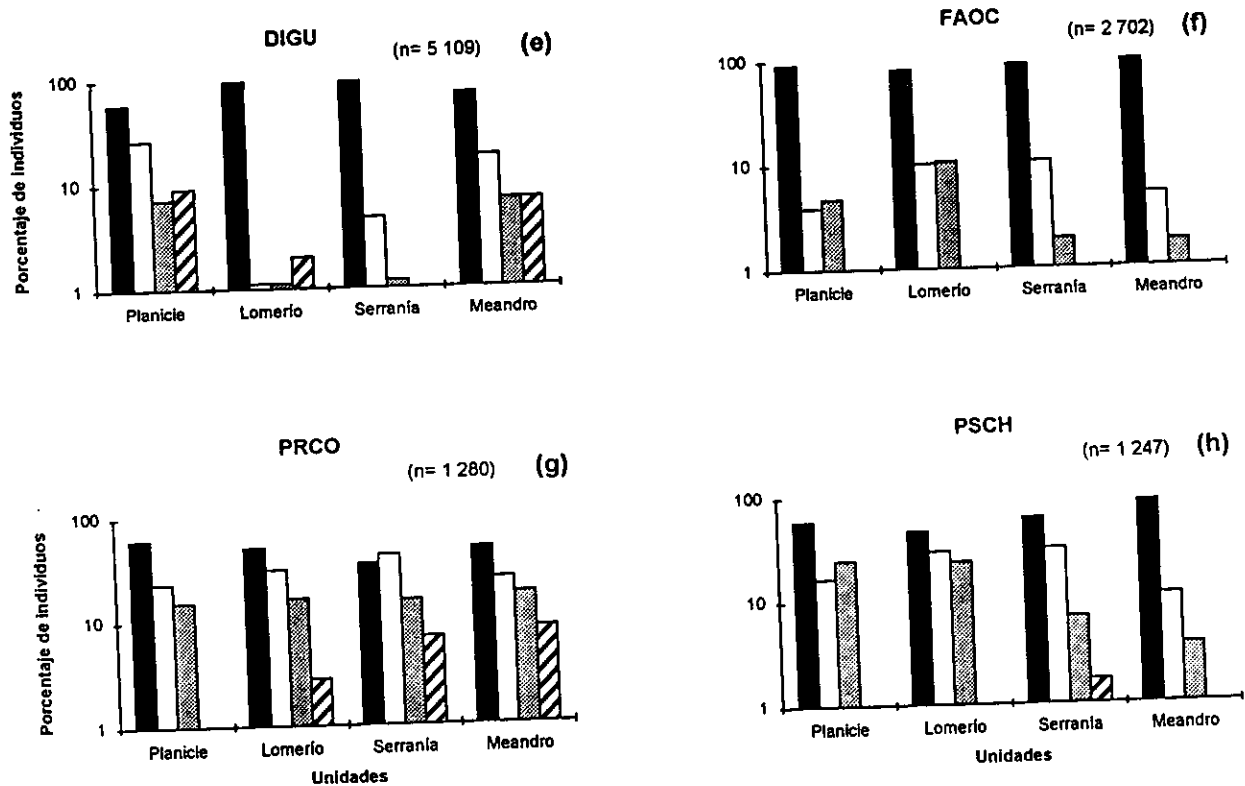


Figura. 6. Distribución de tamaños para las ocho especies más abundantes en la región de Chajul, Chiapas. ■ Plántulas; □ Juveniles 1; ▨ Juveniles 2; ▩ Adultos. Note la escala logarítmica en el eje de las y's.

En *Cymbopetalum penduliflorum* (CYPE) la estructura de tamaños en las planicies, los lomeríos y las serranías fue similar, indicadora de un buen potencial de regeneración. Por el contrario, en los meandros tuvo muy baja abundancia y un potencial virtualmente nulo de regeneración, pero aun así mostró una mayor abundancia de juveniles-1 y de juveniles-2 de lo esperado por azar ($\chi^2 = 22.8, P < 0.01$; Fig. 6d).

Dialium guianense (DIGU) mostró notables cambios en su estructura poblacional entre las unidades ambientales. En las planicies, las plántulas fueron estadísticamente menos abundantes y los juveniles-1 fueron, por el contrario, más abundantes de lo esperado por azar ($\chi^2 = 50.3, P < 0.0001$). La situación inversa ocurrió en los lomeríos (Fig. 6e). En los meandros, aun cuando se registró una baja abundancia relativa en todos los estadios de desarrollo para esta especie, la estructura de tamaños sugiere un buen potencial de regeneración de la misma.

Faramea occidentalis (FAOC) (Fig. 6f) mostró una estructura que sugiere buen potencial regenerativo en todas las unidades. En las serranías y los meandros mostró la menor abundancia y en los lomeríos la máxima en términos de individuos juveniles-2 ($\chi^2 = 24.7, P < 0.005$). Cabe aclarar que esta especie habita en el sotobosque y no alcanza tallas mayores a 20 cm de DAP cuando es adulta, así que estos individuos juveniles podrían ser realmente adultos (Fig. 6f).

Para *Protium copal* (PRCO) se encontró una estructura semejante en los lomeríos y los meandros abandonados (Fig. 6g). No obstante, en esta última unidad se registró una mayor abundancia de individuos adultos de lo esperado por azar ($\chi^2 = 19.4, P < 0.025$). En las planicies, por el contrario, existió una menor abundancia de individuos adultos, aun cuando la estructura de la población sugiera un buen potencial regenerativo de la especie en esa unidad (Fig. 6g). En la serranía, la estructura poblacional de la especie sugiere un potencial regenerativo pobre.

En *Psychotria chiapensis* (PSCH) (Fig. 6h), se observó un buen potencial regenerativo en todas las unidades ambientales. En los meandros abandonados se registró una mayor abundancia de plántulas ($\chi^2 = 24.092, P < 0.005$), pero también en esa unidad se encontró una ausencia total de individuos adultos. En las planicies existió una abundancia de juveniles-2 mayor de lo esperado por azar (Fig. 6h).

6.5. Preferencia de hábitat de las especies.

En las nueve especies con más individuos de adultos (individuos con DAP ≥ 10 cm), hubo diferencias significativas en la distribución y abundancia de las especies entre las diferentes

unidades ambientales ($G = 184.34$, $P < 0.001$; Cuadro 7). *Ampelocera hottlei* (AMHO) mostró una abundancia de individuos mayor de lo esperado por azar en las planicies, mientras que en las serranías el número de individuos es menor al que esperaríamos por azar. *Brosimum costaricanum* (BRCO) *Cymbopetalum penduliflorum* (CYPE) y *Protium copal* (PRCO) presentaron un número mayor de organismos de lo esperado por azar en los lomeríos, pero en el resto de las unidades los valores en su abundancia son similares a lo esperado por azar. *Dialium guianense* (DIGU) mostró una mayor abundancia de organismos en los lomeríos y una menor presencia de lo esperado en las serranías. *Guarea glabra* (GUGL) mostró un número de organismos mayor de lo esperado en las planicies de inundación, mientras que ocurrió lo mismo para *Manilkara zapota* (MAZA) en las serranías, además de que esta última especie prácticamente no se encontró en el resto de las unidades ambientales (Cuadros 3 y 7).

En síntesis, de las nueve especies analizadas, dos especies se encontraron mayormente en las planicies de inundación, cuatro en los lomeríos, una en las serranías y ninguna especie presentó más individuos de lo esperado por azar en los meandros. Cuatro especies mostraron menos individuos de lo esperado por azar en dos unidades ambientales: serranías y meandros. *Brosimum alicastrum* (BRAL) y *Cecropia obtusifolia* (CEOB) fueron las únicas especies que mostraron un número de individuos observados semejante a lo esperado por azar en las cuatro unidades estudiadas.

Los dos primeros ejes del análisis de ordenación (AC) de las especies entre las cuatro unidades ambientales explicaron cerca del 75% de la varianza total. Claramente, las planicies y las serranías se encontraron más diferenciadas del resto de las unidades (Figuras 7 y 8). Aunque los lomeríos y los meandros fueron muy semejantes, es claro que la comunidad de árboles estudiada se encuentra diferenciada entre las cuatro unidades consideradas. En el caso de las planicies de inundación, las especies que se localizan primordialmente en este ambiente fueron *Quararibea funebris* (QUFU), *Licania platypus* (LIPL), *Stemmadenia donell-smithii* (STDO), *Castilla elastica* (CAEL), *Talauma mexicana* (TAME) y *Guarea glabra* (GUGL). En las serranías encontramos especies como: *Neea psychotrioides* (NEPS), *Manilkara zapota* (MAZA) y *Astronium graveolens* (ASGR). Las especies que se asociaron principalmente a los meandros fueron: *Protium copal* (PRCO), *Farama occidentalis* (FAOC), *Ceiba pentandra* (CEPE) y *Psychotria chiapensis* (PSCH). Finalmente, en los lomeríos encontramos básicamente a especies como: *Miconia argentea* (MIAR), *Trophis mexicana* (TRME), *Casearia sylvestris* (CASY), *Calophyllum brasiliense* (CABR) y *Schizolobium parahybum* (SCPA) (Figuras 7 y 8).

Cuadro 8. Prueba de G para las 9 especies con mayor abundancia (individuos con DAP \geq 10 cm). Los valores de densidad corresponden a número de ind/ha en cada una de las unidades de estudio. Los valores observados se encuentran frente al código del nombre de la especie y los valores esperados se registran entre paréntesis. Las cifras con asterisco son los valores significativos y los que se encuentran en negritas son los valores por arriba de lo esperado.

Especie	Planicies	Lomeríos	Serranías	Meandros	Total
AMHO	32* (17.5)	16 (17.5)	8* (17.5)	14 (17.5)	70
BRAL	10 (16.25)	17 (16.25)	22 (16.25)	16 (16.25)	65
BRCO	10 (9.5)	16* (9.5)	6 (9.5)	6 (9.5)	38
CEOB	8 (8.5)	10 (8.5)	6 (8.5)	10 (8.5)	34
CYPE	12 (10)	17* (10)	6 (10)	5 (10)	40
DIGU	33 (35)	83* (35)	12* (35)	12* (35)	140
GUGL	38* (17.5)	14 (17.5)	12 (17.5)	6* (17.5)	70
MAZA	6 (9.5)	5* (9.5)	22* (9.5)	5 (9.5)	38
PRCO	9 (13.75)	23* (13.75)	12 (13.75)	11 (13.75)	55
Total	158	201	106	85	550

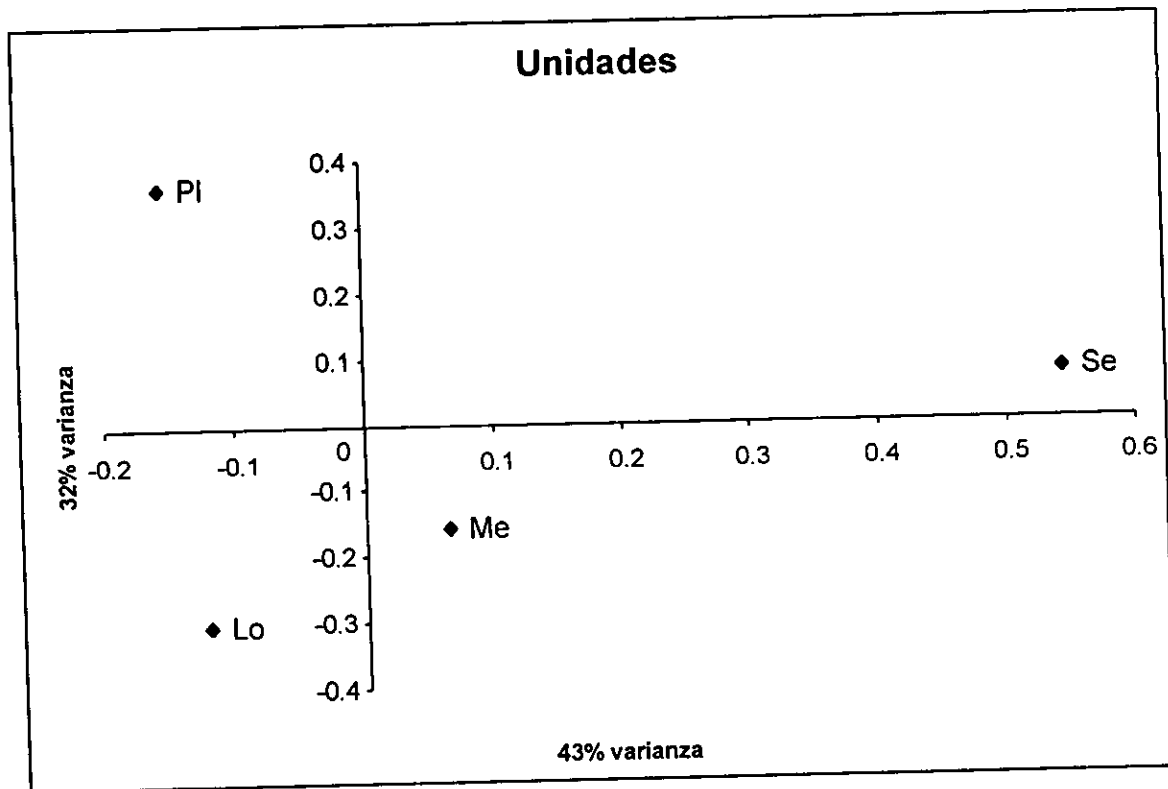


Figura 7. Análisis de correspondencia para 38 especies arbóreas útiles en Chajul, Chiapas. PI: planicies; Se= serranías; Me= meandros; Lo= lomeríos.

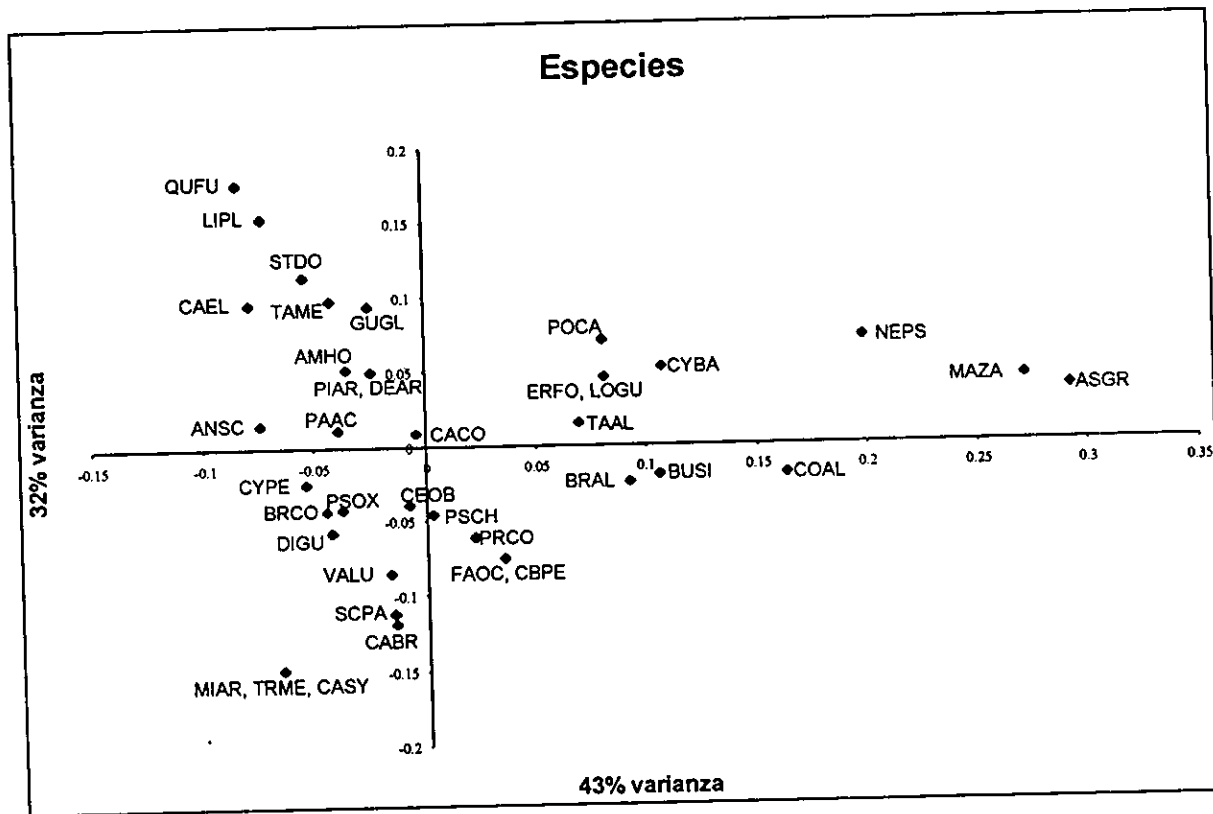


Figura 8. Análisis de correspondencia para 38 especies arbóreas útiles (DAP \geq 10 cm), en Chajul Chiapas. Los nombres de las especies aparecen en el Cuadro 1.

VII. DISCUSIÓN

7.1. Variación de la comunidad de árboles con valor utilitario entre unidades ambientales.

7.1.1. Cambios en biomasa (abundancia y área basal).

El área basal (un buen indicador del rendimiento en biomasa de las especies) puede reflejar fuertemente la manera en que el suelo afecta el crecimiento de los individuos, ya que la disponibilidad de nutrimentos y agua en cantidades óptimas se verá reflejado en organismos más vigorosos (Butterfield 1992, O'Hare 1988). A este respecto fue evidente el hecho de que aun cuando se registró el mayor número de individuos en los lomeríos, esta unidad no presentó el de valor más alto en área basal, siendo las planicies de inundación las que mostraron el valor más alto en este atributo, lo cual refleja los mejores atributos en las características del suelo. Muy probablemente la disponibilidad de agua y el aporte de sedimentos nutricionalmente ricos provenientes del río Lacantún, permiten que en las planicies de inundación ocurra el desarrollo de fustes más grandes y vigorosos que en el resto de las unidades estudiadas.

En el Parque Nacional de Gunung Mulu en Malasia, Proctor y colaboradores (1983) observaron que en sitios donde la vegetación se desarrolla sobre roca caliza no existían árboles grandes (con $DAP \geq 100$ cm). En esos lugares el suelo es bastante somero (11 cm de profundidad), lo que implica bajas concentraciones de nutrimentos y poca agua disponible durante la época seca, además de que el lecho rocoso dificulta el desarrollo radicular (Wild 1993). Asimismo, la Familia Fagaceae no estaba presente en estos sitios, mientras que se encontraba en otras áreas del parque con material parental de otro tipo. Por el contrario, la Familia Combretaceae se localizó sólo en los sitios con suelo de origen calcáreo. Las curvas de especie-área mostraron que en los sitios sobre roca caliza sólo se registró la tercera parte de las especies encontradas en otro bosque contiguo, con características geomorfológicas y edáficas distintas, lo que refleja que las condiciones de este sitio sólo puede ser toleradas por algunas especies.

Similar a lo reportado por Proctor y colaboradores (1983), en el presente trabajo encontramos que de los cuatro ambientes estudiados, las serranías kársticas tuvieron el tercer lugar en cuanto a abundancia de las especies estudiadas. Sin embargo, en nuestro caso, los meandros obtuvieron el valor más bajo, pues es probable que las características de anaerobiosis y drenaje deficiente representen una barrera mayor al desarrollo de las plantas que el suelo somero y pobre en nutrimentos de las serranías.

7.1.2. Cambios en diversidad de especies

A pesar de que en cada unidad ambiental se encontró representado más del 66% de las 43 especies estudiadas lo que indica la amplia distribución de la mayoría de estas especies, la abundancia relativa de las mismas si varió entre las distintas unidades, por lo que la diversidad de especies es diferente entre ellas. El hábitat más diverso fue el de los meandros, lo cual sugiere que en ese ambiente, aun cuando las condiciones edáficas sean adversas al desarrollo de las plantas debido al drenaje deficiente y a la anaerobiosis derivada de esta condición, muchas especies logran desarrollarse en densidades bajas, así que el alto valor de equitatividad para esta unidad sugiere una repartición de recursos uniforme entre las especies.

En los meandros, además de las condiciones limitantes de suelo antes señaladas, la comunidad de árboles también está sujeta a un alto nivel de perturbación por caída de árboles y ramas, como lo indica la gran discontinuidad del dosel del bosque y alta frecuencia de caída de árboles encontrado en esos sitios (Martínez-Ramos y colaboradores, datos no publicados). Como lo discute Huston (1979), condiciones ambientales adversas y altos niveles de disturbio favorecen el mantenimiento de elevados niveles de diversidad de especies. Sería de esperarse que en ambientes de este tipo, se abate la tasa de exclusión competitiva entre especies (Huston 1979).

La organización de la comunidad, a través de mecanismos de interferencia o competencia entre especies, también podría estar operando en las unidades ambientales donde se encontraron bajos valores de diversidad, tal como ocurrió en las planicies de inundación y particularmente en los lomeríos. En ambos ambientes se hallaron especies con abundancias relativas muy diferentes, como fue el caso de *Ampelocera hottlei* (AMHO) y *Dialium guianense* (DIGU) las cuales mostraron una gran abundancia de adultos y, entre otras, *Annona scleroderma* (ANSC) y *Bursera simaruba* (BUSI) con sólo uno o dos individuos adultos por hectárea. Aparentemente, la abundancia relativa de las especies puede determinar el tipo de factores que actúan sobre ellas para regular sus poblaciones, y al parecer, las especies que son más abundantes están sometidas al "efecto de vecindario", es decir, son reguladas por factores denso-dependientes (Condit *et al.* 1992).

7.2. Similitud florística y diferencias estructurales de la comunidad de árboles entre las unidades ambientales.

El índice de similitud florística de Sorensen sugiere que la composición florística de las planicies y las serranías ($S=0.75$) es semejante, este es un resultado no esperado, ya que ambas unidades muestran una amplia separación física, por lo que este resultado podría

reflejar la amplia dispersión, es decir, libre movimiento de propágulos, que presentan muchas de las especies estudiadas. Sin embargo, este índice, al no considerar la abundancia de las especies en cada ambiente contrastado, no es un buen indicador de la semejanza estructural de la vegetación presente en dos sitios, y lo anterior se ve reflejado en los resultados obtenidos en el análisis de correspondencias, en donde se mostró la existencia de una fuerte diferenciación en la estructura de la comunidad de árboles entre las planicies de inundación y las serranías kársticas (Figura 7). Tal diferenciación indica que si bien muchas especies ocurren en ambas unidades, su rendimiento es muy diferente en cada una de ellas.

Una situación similar ocurrió entre las planicies y los lomeríos, ya que presentaron una semejanza florística alta ($S=0.69$) pero también se encontraron diferencias tomando en cuenta la abundancia de las especies (Figura 7). En este caso, el flujo de propágulos entre estas unidades podría ser facilitado por su posición espacial contigua (Figuras 2 y 3). La elevada semejanza florística ($S=0.69$) entre las planicies y los meandros puede esperarse por el hecho de que estas unidades comparten características de alta humedad en el suelo. Es posible que los propágulos que llegan a los meandros durante la época seca, puedan germinar con éxito y más adelante, si soportan las condiciones de inundación, logren establecerse y madurar.

La menor semejanza florística de los meandros con las serranías y con los lomeríos ($S<0.59$) sugiere que las especies que habitan estos últimos ambientes tienen limitaciones para desarrollarse en el suelo inundable de los meandros. Esto puede indicar que no todas las especies que se desarrollan en los lomeríos y serranías son capaces de tolerar las condiciones de drenaje deficiente y anaerobiosis que prevalecen durante varios meses al año en los meandros abandonados debido, sobre todo, a una disminución severa de la concentración de oxígeno en el suelo (Wild 1993). Además, las especies que requieren de condiciones de inundación podrían limitar su desarrollo en los lomeríos con suelos que son arenosos (o limosos) y mucho menos húmedos, lo mismo ocurre en las serranías, ya que el agua de lluvia se filtra rápidamente a través de las fisuras y grietas de la roca calcárea.

Un factor que podría explicar esta menor similitud entre las unidades es la variación topográfica, la cual puede estar definiendo la estructuración de estas comunidades, aun cuando las características edafológicas y geológicas sean similares (Baillie 1978, citado en Whitmore 1984). La elevación gradual del terreno también estaría provocando ciertos patrones de estructuración de la flora (Lee 1969, Ashton 1976^b, citados en Whitmore 1984), lo cual podría explicar las diferencias que ocurren sobre todo entre los meandros y las serranías.

7.2.1. Densidad de las poblaciones: preferencia de hábitat de las especies.

De las 43 especies estudiadas, sólo 4 especies presentaron densidades poblacionales mayores de 10 individuos adultos ha^{-1} ($\text{DAP} \geq 10$ cm) en una unidad ambiental dada. Hubbell y Foster (1986) consideraron como especies raras a aquellas que presentaron menos de 1 individuo ha^{-1} en la isla Barro Colorado, aun cuando ellos contabilizaron para esto a individuos con $\text{DAP} \geq 1$ cm. En nuestro caso, considerando sólo a las especies con individuos adultos ($\text{DAP} \geq 10$ cm) tuvimos un registro de 14 especies con menos de 1 individuo ha^{-1} .

Estas especies raras podrían ser especialmente susceptibles a prácticas de manejo inadecuadas, que podrían llevar, incluso, a su extinción local (Hubbell y Foster 1986). Un caso importante es el de *Ceiba pentandra* (CBPE), de la cual se registró un sólo árbol ≥ 10 cm de DAP en todo el área de muestreo, aun cuando tiende a ser frecuente en los márgenes de los ríos. Lo anterior puede significar que esta especie se localiza mayormente en otro tipo de unidad ambiental, y puede ser el mismo caso para varias de las especies que presentaron abundancias muy bajas en este trabajo.

La abundancia de individuos adultos ($\text{DAP} \geq 10$ cm) difirió marcadamente entre las distintas unidades geomorfológicas. Este resultado puede reflejar que aun cuando los propágulos de las diferentes especies logren colonizar cualquier hábitat (Whitmore 1973i, citado en Whitmore 1984), éstas no tienen la misma capacidad para germinar, establecerse o madurar bajo cualquier condición ambiental. Este podría ser el caso de especies que se localizaron en un sólo hábitat como individuos adultos y que como plántulas se localizaron en dos o más unidades ambientales, por ejemplo, *Astronium graveolens* (ASGR), *Casearia sylvestris* (CASY), *Ceiba pentandra* (CBPE), *Faramea occidentalis* (FAOC) y *Miconia argentea* (MIAR). Otro ejemplo menos estricto en este sentido fue el de *Stemmadenia donnell-smithii* (STDO), ya que las plántulas de esta especie se encontraron en las cuatro unidades ambientales estudiadas, pero sus árboles adultos sólo se hallaron en las planicies y los meandros (Cuadro 3).

Los resultados también sugieren la existencia de especies con un muy alto grado de preferencia (especificidad) de hábitat. La unidad de lomerío fue el ambiente donde se encontró el mayor número de especies (cuatro de nueve analizadas) con preferencia de hábitat (Cuadro 7), mientras que en los meandros no se encontraron especies de este tipo. Este resultado sugiere que en el ambiente de lomerío hay una mayor concentración de especies que presentan una mayor especificidad de hábitat que en los meandros. Probablemente, muchas de las especies que colonizan los meandros estén adaptadas para

tolerar las condiciones ambientales que rigen en ellos, pero su desarrollo óptimo tal vez se encuentre bajo otras condiciones ambientales.

De entre las especie que mostraron una elevada especificidad de hábitat destaca el caso de *Manilkara zapota* (MAZA), que se encontró prácticamente limitada a las serranías kársticas (Figura 8). Esto podría deberse a que dicha especie se desarrolla mejor bajo suelos de origen calcáreo, como los que se encuentran en las serranías. Una explicación alternativa a la aparente afinidad ambiental que muestra esta especie es que los propágulos de *M. zapota* encuentren fuertes barreras a la dispersión y, por lo tanto, no puedan colonizar sitios fuera de las serranías. Sin embargo, puesto que el fruto de esta especie es muy apreciado por monos y aves que actúan como dispersores a medianas y grandes distancias, es más probable que esta especie se desarrolla preferentemente bajo las condiciones de suelo y topografía propias de la serranía.

Otras especies se localizaron preferentemente en ciertas unidades ambientales que en otras, tal es el caso de *Dialium guianense* (DIGU) y *Protium copal* (PRCO), las cuales registraron una abundancia mucho mayor en los lomeríos, aunque la primera especie mostró su siguiente nivel de abundancia en las planicies y la segunda en las serranías. En el caso contrario, *Ampelocera hottlei* (AMHO) crece sobre todo en las planicies de inundación. Sin embargo, también se le encontró en los otros tres ambientes, aun cuando en esos sitios su densidad disminuya por debajo de la mitad de aquella registrada en las terrazas.

Todos los casos arriba presentados reflejan que los requerimientos de hábitat de las especies pueden variar ampliamente. Los cambios de abundancia pueden resultar de la aptitud morfo-fisiológica que poseen las especies para desarrollarse en diferentes condiciones ambientes. Por ejemplo, Becker y colaboradores (1988) encontraron que *Quararibea sp.* suele ser más abundante en las pendientes y que posee raíces profundas que le permiten obtener agua durante la estación seca. Presumiblemente, este atributo confiere ventajas a esta especie en las pendientes sobre otras cuya morfología de raíces les impiden sobrevivir a la sequía en esos lugares.

Otro factor importante de ser considerado en esta discusión es la cantidad de reservas nutricionales que poseen las semillas de las diferentes especies, ya que estas reservas definen, en gran medida, el éxito en el establecimiento inicial de una planta; por ende, mientras menos reservas maternas posea una plántula, las características del suelo adquieren mayor importancia para el establecimiento, ya que éste se convierte en el proveedor neto de esos recursos (Osunkoya 1993).

Karin (1993) encontró que el éxito en el establecimiento de cuatro especies de árboles, se debió principalmente a las características físicas del suelo, tales como la profundidad, textura y percolación. De acuerdo con esto, se puede afirmar que existen características ambientales en cada uno de las unidades de estudio que permiten que algunas especies colonicen con éxito y se establezcan, mientras que esas mismas condiciones pueden estar provocando que otras especies, con requerimientos distintos no puedan establecerse bajo las mismas condiciones físicas.

La disposición adecuada de nutrimentos es otro factor del suelo que puede actuar como limitante para el establecimiento de determinadas especies, a este respecto Ashton (1976^a, citado en Whitmore 1984) encontró que la diversidad de especies estaba correlacionada con el fósforo total, y que éste actuaba como factor limitante especialmente cuando se encontraba en bajas concentraciones. En otro estudio Baillie (1978, citado en Whitmore 1984) estableció parcelas sobre rocas sedimentarias, en las que el fósforo variaba mucho menos, y en este caso, la composición florística estuvo mayormente correlacionada con las concentraciones de magnesio y con la naturaleza del material parental.

Es importante en trabajos de este tipo tener presente el tamaño del área estudiada, ya que se ha encontrado que los factores del suelo que están correlacionados con las características estructurales de la vegetación difieren con la escala de estudio. Por ejemplo, en las tierras bajas en Pasoh, Malaya, se estudiaron los 3 mayores tipos de suelo, los análisis numéricos de los datos reflejaron un cambio gradual en la asociación de especies, pero el tamaño de las parcelas no permitió distinguir entre las asociaciones que se presentaron, y no se encontró evidencia que permitiera suponer alguna correlación entre grupos de especies y el tipo de suelo (Wong y Whitmore 1970, citados en Richards 1996).

Trabajos que en un futuro aborden la relación entre la abundancia de las especies y las características nutricionales del suelo en el que desarrollan ayudarán a esclarecer la afinidad de hábitat de las especies detectada en el presente estudio. Tal búsqueda es fundamental para establecer los requerimientos de desarrollo y manejo de especies arbóreas tropicales que, como las aquí estudiadas, tiene valor utilitario.

7.3. Estructura de las poblaciones: potencial regenerativo de las especies en las unidades ambientales.

Las ocho especies analizadas en las cuatro unidades ambientales fueron *Ampelocera hottlei* (AMHO), *Brosimum alicastrum* (BRAL), *Brosimum costaricanum* (BRCO), *Cymbopetalum penduliflorum* (CYPE), *Dialium guianense* (DIGU), *Faramea occidentalis* (FAOC), *Protium copal* (PRCO) y *Psychotria chiapensis* (PSCH), las cuales mostraron una estructura de

tamaños caracterizada por un gran número de individuos en estadio de plántula y el número decreciente de los mismos conforme aumentó su talla. Lo anterior podría ser considerado como reflejo de un buen potencial de regeneración, aun cuando para algunas de esas especies se dieron casos particulares que comentaremos a continuación.

Los altos valores de abundancia relativa de plántulas, observada en la mayoría de las poblaciones, sugieren un alto potencial de reclutamiento de individuos de tallas mayores. Sin embargo, esta presunción depende de la tasa de mortalidad y crecimiento de las plántulas y de la dependencia de estos parámetros demográficos con la dinámica de formación de claros, tal como describen Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla (1995) en su trabajo.

En el caso de *Ampelocera hottlei* (Fig. 6a), no se registraron plántulas en las serranías, lo que puede deberse a que no había ocurrido ningún evento reproductivo ni de reclutamiento cercano a las fechas de muestreo, o bien, a que la tasa de mortalidad de semillas y plántulas es sumamente elevado. Sin embargo, dado el rango de tallas de los individuos que categorizamos como plántulas (10 a < 50 cm de altura), la opción que tiene que ver con la alta mortalidad de las semillas y las plántulas es más probable, tal como refieren Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla (1995),

Para *Brosimum alicastrum* (BRAL) (Fig. 6b) en la planicies y para *Brosimum costaricanum* (Fig. 6c) en las planicies y los meandros, la abundancia de juveniles-2 y adultos es sumamente baja, lo que puede estar reflejando una gran tasa de mortalidad de individuos en estadios de desarrollo más avanzados que en las primeras etapas de vida (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995), sobre todo si consideramos la gran cantidad de plántulas de estas especies que se registraron en las unidades mencionadas. Esta estructura de tamaños puede estar reflejando que la tasa de mortalidad es independiente del tamaño de los individuos.

En el caso de *Cymbopetalum penduliflorum* (CYPE) (Fig. 6d) en los meandros no se registraron plántulas ni adultos, sólo individuos de tallas intermedias, y es posible que este tipo de estructura se deba a un evento de reclutamiento tipo pulsar, es decir que los eventos reproductivos o de reclutamiento ocurran de manera espaciada en el tiempo (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995). Otra posibilidad es que esta estructura de tamaños esté determinada por eventos de reclutamiento que ocurren sólo bajo condiciones naturales muy particulares, las cuales fueron especialmente favorables en esa unidad permitiendo que los individuos se establecieran, de tal forma que los individuos juveniles que ahora vemos son el reflejo de un evento de colonización que no es común en ese ambiente (Condit *et al.* 1998).

En el caso de *Dialium guianense* (DIGU), en los lomeríos se detectaron un número mayor de individuos de tallas pequeñas y grandes que de estadios intermedios (Fig. 6e), con lo cual podríamos suponer que los eventos reproductivos y de reclutamiento ocurren de manera espaciada en el tiempo (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995), y esto provoca que los estadios intermedios de desarrollo no se vean alimentados frecuentemente y por lo tanto la densidad de estos individuos sea baja. Es probable que ocurran periódicamente años especialmente buenos en la producción de semillas alternados con otros en los que la producción es muy baja y esto se refleje en la estructura de tamaños de la especie.

Para *Faramaea occidentalis* (FAOC), sólo se registraron individuos adultos en los meandros, por lo que la gran cantidad de plántulas reflejan que los propágulos llegan desde zonas aledañas a los cuadrantes de estudio y/o la mortalidad de individuos en el estadio adulto es muy alta (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995).

Protium copal presenta en general una buena estructura de tamaños en todas las unidades que se estudiaron, tal vez la única característica que se puede subrayar es la cantidad relativamente baja de organismos adultos que se encontraron en la planicie comparados con la cantidad de plántulas halladas en esa misma unidad, lo que refleja una mortalidad mucho mayor en ese estadio de vida.

En el caso de *Psychotria chiapensis* los propágulos de esta especie en los meandros deben estar llegando desde sitios aledaños a los cuadrantes de estudio, porque no se registró ningún individuo adulto, o bien, la estructura de tamaños que presenta esta unidad ambiental en particular puede estar reflejando un evento de colonización relativamente reciente, y que se ha repetido en numerosas ocasiones, lo que explicaría la ausencia de individuos adultos, y también la presencia del gran número de plántulas que se hallaron en dicha unidad (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995, Condit *et al.* 1998).

En general, las ocho especies analizadas presentaron una estructura de tamaños que puede ser considerada como un buen indicador de la estabilidad de las poblaciones de árboles. Sin embargo, en trabajos recientes (Condit *et al.* 1998) se ha cuestionado la estructura de tamaños como un reflejo de dicha estabilidad, ya que el sólo hecho de que las especies presenten una gran cantidad de juveniles no asegura un buen número de individuos adultos, debido a que la sobrevivencia de estos organismos también se ve afectada por variables demográficas que varían fuertemente entre especies. En el caso contrario, un reducido número de juveniles tampoco debe ser visto como una señal de que la población declina, ya que se ha encontrado que ciertas especies se mantienen en el tiempo como resultado de eventos continuos de reclutamiento, aun cuando las tasas de mortalidad en los primeros estadios de desarrollo sean altas (Condit *et al.* 1998). A este respecto, lo mejor sería seguir a

las poblaciones durante largos periodos de tiempo, de tal manera que los datos obtenidos sirvieran para elaborar modelos que permitieran hacer predicciones y al mismo tiempo, que contribuyan a entender los fenómenos que han ocurrido en el pasado.

VIII. CONCLUSIONES

- El área basal demostró ser un buen indicador de las características favorables del ambiente geomorfológico y edáfico para el desarrollo de las plantas, de tal manera que en aquellas unidades donde se presentaron características que impiden el buen desarrollo de los organismos (como en el caso de los meandros o las serranías), los individuos mostraron un menor crecimiento que en las unidades donde los suelos presentaron una mayor profundidad y fueron más ricos en nutrimentos (tal como ocurre en la planicies de inundación).
- Aun cuando las especies estudiadas mostraron una amplia distribución, su abundancia relativa entre las distintas unidades sí presentó importantes diferencias. El análisis de los datos mostró que algunas especies presentan una mayor abundancia de individuos en ciertas unidades de estudio que en otras, estas diferencias en la abundancia relativa de los organismos, le confiere una fisonomía particular a cada una de las unidades de estudio.
- Es probable que las especies que presentan una abundancia mayor de lo esperado por azar en ciertos ambientes, estén respondiendo a las características geomorfológicas, pero además a otras propiedades del medio físicas, tales como el suelo, o incluso, el gradiente altitudinal. A este respecto se hacen necesarios estudios que exploren de manera más fina la interacción de las especies con el suelo, a nivel de nutrimentos particulares (por ejemplo fósforo y nitrógeno) y de otras características tales como profundidad, textura, pH, etc., a fin de reconocer qué elementos particulares afectan la presencia o ausencia de las especies y en qué magnitud.
- Los patrones de distribución agregados ocurrieron mayormente en especies que presentaron una abundancia intermedia, ya que las que fueron más abundantes tendieron a ser más generalistas en cuanto a su preferencia de hábitat; mientras que no fue posible determinar el ambiente más propicio para la colonización y el desarrollo de las especies raras (menos de 1 individuo con DAP \geq 10 cm por hectárea) debido a que su reducido número provocó que no se pudieran realizar análisis estadísticos, así que no es claro si existe alguna preferencia de hábitat para estas especies.
- Existe una fuerte diferenciación en la estructura de la comunidad entre unidades, y aún cuando el análisis de semejanza florística es alta para algunas de las unidades, el análisis que involucró la abundancia relativa de las especies (análisis de correspondencias) sí reflejó diferencias en la composición florística de las mismas.

- En general la estructura de tamaños de las diferentes especies decreció conforme aumentó el tamaño de los individuos, lo que refleja un buen potencial regenerativo, al menos para las ocho especies analizadas. Sin embargo, es necesario realizar estudios a largo plazo de la dinámica de las poblaciones para poder realizar predicciones a más largo plazo.
- El reducido número de individuos que presentaron varias de las especies hace necesario un replanteo de las formas de explotación de los recursos en los BTLs. Varias de estas especies son comercializadas por el valor de su madera, lo que implica la extracción total de los organismos, y por consiguiente, las poblaciones se ven fuertemente afectadas. Por esta razón se hace necesario reevaluar las características de tamaño y heterogeneidad ambiental que deben tener las áreas naturales protegidas, a fin de asegurar la protección real de especies con densidades poblacionales muy bajas, así como asumir la importancia del estudio de la dinámica de las poblaciones como una estrategia más que permita el uso adecuado de los recursos.

IX. BIBLIOGRAFÍA

- Alvarez-Buylla, R.M.E.; E. Lazos-Chavero y J.R. García-Barrios. 1989. Homegardens of a humid tropical region in Southeast Mexico: an example of an agroforestry cropping system in a recently established community. *Agroforestry Systems*, 8:133-156.
- Balick; M.J. 1985. Useful plants of amazonia: a resource of global importance. In: *Key environments-Amazonia*. G.T. Prance & T.E. Lovejoy (eds.). Pergamon Press, Oxford. United Kingdom. pags. 339-368.
- Balick, M.J. and R. Mendelsohn. 1992. Assessing the economic value of traditional medicines from tropical rain forests. *Conservation Biology*, 6(1):128-130.
- Bárcenas-Pazos, G.M. 1995. Caracterización tecnológica de veinte especies maderables de la Selva Lacandona. *Madera y Bosques*, 1(1): 9-38.
- Batis, Muñoz A.I. 1994. *Etnobotánica cuantitativa: Análisis de los productos vegetales de cinco hectáreas del trópico húmedo mexicano*. Tesis Licenciatura. UNAM. México, D.F. 101 pp.
- Bazzaz, F.A. and S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11:287-310.
- Becker, P.; P.E. Rabenold, J.R. Idol and A.P. Smith. 1988. Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest. *Journal of Tropical Ecology*, 4: 175-184.
- Bergh, van der J.C.J.M. and J. van der Straaten. 1994. The significance of sustainable development for ideas, tools, and policy. In: *Toward sustainable development*. J. van der Bergh and J. van der Straaten (eds.). Island Press. U.S.A. pags. 1-22.
- Borota, J. 1991. *Tropical forest. Some african and Asian case studies of composition and structure*. Elsevier. Czechoslovakia. pags. 43-61.
- Bruenig, E.F. 1991. Pattern and structure along gradients in natural forest in Borneo and in Amazonia: their significance for the interpretation of stand dynamics and functioning. In: *Rain forest regeneration and management*. A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore and M. Hadley (eds.). UNESCO-Paris and The Parthenon Publishing Group. Man and the Biosphere Series. Volume 6. pags. 235-243.

Burnham, C.P. 1984. The forest environment: Soils. In: *Tropical rain forest of the Far East*. T. C. Whitmore (ed.). 2nd. ed. Clarendon Press, Oxford. Great Britain. pags. 137-154.

Butterfield, R. 1990. *Native species for reforestation and land restoration: a case study from Costa Rica*. Paper presented at the XIX IUFRO World Congress, Montreal, Canada. Forestry Projects Manager. Organization for Tropical Studies. Costa Rica. 12 pp.

Butterfield, R. 1992. *Interacción especie-ambiente para 32 especies forestales de la zona norte*. Organización para Estudios Tropicales. Costa Rica. pags. 28-30.

Castillo-Mont, J.J.; N.R. Gallardo and D.V. Johnson. 1994. The pacaya palm (*Chamaedorea tepejilote*, Aracaceae) and its food use in Guatemala. *Economic Botany*, 48(1): 68-75.

Cervantes, V.; V. Amiaga y J. Carabias. 1996. La problemática socioambiental e institucional de la reforestación en la región de la montaña, Guerrero, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 59: 67-80.

Condit, R., S.P. Hubbell and R.B. Foster. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *The American Naturalist*, 140 (2): 261-286.

Condit, R.; R. Sukumar, S.P. Hubbell and R.B. Foster. 1998. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist*, 152(4): 495-509.

Echenique-Manrique, R. and R.A. Plumptre. 1990. A guide to the use of Mexican and Belizean timbers. *Tropical Forestry Papers No. 20*. Oxford Forestry Institute. University of Oxford. Burges & Son. (Abingdon) Great Britain. 175 pp.

Ezcurra, E. 1992. *Programa Orden*, 2.0. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.

FAO. 1988. *Soil map of the world. Revised legend*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma Italia.

Fingleton, B. 1984. *Models of category counts*. Cambridge University Press. Cambridge.

Forman, R.T.T. and M. Godron. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons. U.S.A. 619 pp.

Foster, R.B. and S.P. Hubbell. 1992. Estructura de la vegetación y composición de especies de un lote de 50 hectáreas en la isla de Barro Colorado. In: *Ecología de un Bosque Tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. E. G. Leigh Jr.; A. Stanley R. y D. M. Windsor (eds.). Smithsonian Tropical Research Institute. Panamá. pags. 141-151.

Fragoso, C. 1992. Las lombrices terrestres de la Selva Lacandona: sistemática, ecología y potencial práctico. In: *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.). Publ. Esp. Ecosfera, 1:101-118.

García, E. 1987. *Modificaciones al Sistema de Clasificaciones de Köppen*. Offset Larios. México. 220 pp.

García-Gil, J.G. y J. Lugo Hupb. 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. In: *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. M.A. Vásquez-Sánchez y M.A. Ramos (eds.). Publ. Esp. Ecosfera, 1: 39-49.

Gladstone, W.T. and F.T. Ledig. 1990. Reducing pressure on natural forests through high-yield forestry. *Forest Ecology and Management*, 35: 69-78.

González-García, F. 1992. Avifauna de la Selva Lacandona. In: *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.). Publ. Esp. Ecosfera, 1:173-200.

Gómez-Pompa, A and F.W. Burley. 1991. The management of natural tropical forests. In: *Rain Forest Regeneration and Management*. A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore and M. Hadley (eds.). UNESCO-Paris and the Parthenon Publishing Group. Volume 6. Man and the Biosphere Series. 457 pp.

Gosz, J.R.; G.E. Likens and H. Bormann. 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire. *Ecological Monographs*, 43: 173-191.

Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons. Great Britain. 222 pp.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

Grimes, A.; S. Loomis; P. Jahnige; M. Burnham; K. Onthank; R. Alarcón; W. Palacios C.; C. Cerón M.; D. Neill; M. Balick; B. Bennett and R. Mendelsohn. 1994. Valuing the rain forest: the economic value of nontimber forest products in Ecuador. *Ambio*, 23(7): 405-410.

Grubb, P.J.; H.E. Green and R.S.C. Merrifield. 1969. The ecology of chalk heath: its relevance to the calcicole-calcifuge and soil acidification problems. *Journal of ecology*, 57: 175-182.

Hadley, M. 1991. Rain forest regeneration and management: strengthening the research-management connection. In: *Rain forest regeneration and management*. A. Gómez-Pompa, T.C. Withmore and M. Hadley (eds.). UNESCO-Paris and The Partenon Publishing Group. Volume 6. Man and the Biosphere Series. pags 443- 449.

Hubbell, S.P. and R.B. Foster. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. In: *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. M.E. Soulé (ed.). Sinauer Associates, Inc. E.U.A. pags. 182-203.

Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113 (1): 81-101.

Huston, M. 1980. Soil nutrients and tree species richness in costa Rican forests. *Journal of Biogeography*, 7: 147-157.

Huston, M.A. 1994. *Biological Diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press. Great Britain. pags. 271-299, 483-557.

Instituto de Geografía. 1970. Carta de Climas. Villahermosa, 15Q-VIII. Información vaciada sobre hojas de la Secretaría de la Defensa Nacional, escala 1: 500 000.

INEGI. 1980. Carta Uso del Suelo y Vegetación. Las Margaritas, E15-12 D15-3, escala 1: 250 000.

INEGI. 1984^a. Carta de Efectos Climáticos Regionales mayo-octubre. SPP. Las Margaritas, E15-12 D15-3, escala 1: 250 000.

INEGI. 1984^b. Carta de Efectos Climáticos Regionales noviembre-abril. SPP. Las Margaritas, E15-12 D15-3, escala 1: 250 000.

INEGI. 1985. Carta Geológica. Las Margaritas E 15-12 D 15-3, escala 1: 250 000.

INEGI. 1988^a. Carta Hidrológica de Aguas Superficiales. Las Margaritas E 15-12 D 15-3, escala 1: 250 000.

INEGI. 1988^b. Carta Hidrológica de Aguas Subterráneas. Las Margaritas E 15-12 D 15-3, escala 1: 250 000.

INEGI. 1988^c. Carta topográfica. Chajul, E15-D87, escala 1: 50 000.

INEGI. 1988^d. Carta topográfica. Zamora Pico de Oro, E15-D77, escala 1: 50 000.

Janzen D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist*, 104: 501-528.

Johnson, A. 1989. How the Machiguenga manege resources: conservation or exploitation of nature? *Advances in Economic Botany*, 7: 213-222.

Johnston, M. 1998. Tree population studies in low-diversity forests, Guyana. II. Assessments on the distribution and abundance of non-timber forest products. *Biodiversity and Conservation*, 7: 73-96.

Karin, G. 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal Vegetation Science*, 4: 95-102

Knoll, A.H. 1986. Patterns of change in plant communities through geological time. In: *Community ecology: pattern and process*. J. Kikkawa & D.J. Anderson (eds.). Blackwell Scientific Publications. London, U.K. pags. 126-141.

LaFrankie, J.V. 1994. Population dynamics of some tropical trees that yield non-timber forest products. *Economic Botany*, 48(3): 301-309.

Lazcano-Barrero y R.C. Vogt. 1992. Peces de la Selva Lacandona, un recurso potencial. In: *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.). Publ. Esp. Ecosfera, 1:135-144.

Lazcano-Barrero, M.A., E. Gongora-Arones, y R.C. Vogt. 1992. Anfibios y Reptiles de la Selva Lacandona. In: *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.). Publ. Esp. Ecosfera, 1:145-171.

- Leigh, E.G. Jr. 1982. Estructura y clima en la pluviselva tropical. In: *Evolución en los Trópicos*. G.A. de Alva y R. W. Rubinoff (eds.). Smithsonian Tropical Research Institute. Panamá. pags. 161-175.
- Leigh, E.G. Jr. 1990. ¿Por qué hay tantos tipos de árboles tropicales? In: *Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. E.G. Leigh Jr.; A. Stanley R. y D.M. Windsor (eds.). Smithsonian Tropical Research Institute. Panamá. pags. 75-99.
- Lisboa, P.L.B.; E.F. de M. Terezo e J. C. A. da Silva. 1991. Madeiras amazônicas: considerações sobre exploração, extinção de especies e conservação. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér. Bot.*, 7(2): 521-541.
- López-Ramos, E. 1982. *Geología de México*. Tomos II y III. 3ª ed. 454 pp.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, N.J., U.S.A. 179 pp.
- March, I.J. y M. Aranda. 1992. Mamíferos de la Selva Lacandona, Chiapas. In: *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.). Publ. Esp. Ecosfera 1:201-220.
- Martínez, E., C.H. Ramos y F. Chiang. 1994. Listado florístico de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54: 99-177.
- Martínez-Ramos, M. y Alvarez-Buylla, E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 121-153.
- Mendelsohn, R. and M.J. Balick. 1995. The value of undiscovered pharmaceuticals in tropical forests. *Economic Botany*, 49(2): 223-228.
- Moffatt, I. 1996. *Sustainable development. Principles, Analysis and Policies*. The Parthenon Publishing Group. U.S.A. pags. 3-43.
- Montagnini, F. and F. Sancho. 1990. Ensayos forestales con especies nativas: impacto sobre la fertilidad del suelo en la llanura del Atlántico de Costa Rica. *Biocenosis*, 7(1): 11-16.
- Montagnini, F. 1991/1992. Restauración de los bosques y los suelos con especies comerciales nativas –experimentos en Costa Rica y Argentina–. *El Ecologista*, Costa Rica. pags 3-6.

- Montagnini, F., K. Ramstad and F. Sancho. 1993. Litterfall, litter decomposition and the use of mulch of four indigenous tree species in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Agroforestry Systems*, 23: 39-61.
- Montagnini, F. and F. Sancho. 1994. Nutrients budgets of young plantations with native trees: strategies for sustained management. In: *Forest resources and wood-based biomass energy rural development assets*. Bentley, W. & Gowen, M. (eds.). Winrock International and Oxford / IBH Publishing Co. New Delhi. pags. 213-233.
- Moron, M.A. 1992. Estado actual del conocimiento sobre los insectos de la Selva Lacandona. In: *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.). Publ. Esp. Ecosfera, 1:119-134.
- Nair, P.K.R. 1984. *Soil productivity aspects of agroforestry*. Int. Council for Research in Agroforestry. Nairobi, Kenya. pags. 29-35.
- Niekisch, Manfred. 1992. Nontimber forest products from the tropics: the European perspective. In: *Sustainable harvest and marketing of rain forest products*. M. Plotkin & L. Famolare (eds.). Island Press, Washington, D.C., U.S.A. pags. 281-288.
- Nihlgard, B. 1972. Plant biomass, primary production and distribution of chemical elements in a beech and a planted spruce forest in South Sweden. *Oikos*, 23: 69-81.
- O'Hare, G. 1988. *Soils, vegetation, ecosystems*. Oliver & Boyd. Hong Kong. pags. 7-59, 186-195.
- Oldeman, R.A.A. and J. van Dijk. 1991. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In: *Rain forest regeneration and management*. A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore and M. Hadley (eds.). UNESCO-Paris and The Parthenon Publishing Group. Man and the Biosphere Series. Volume 6. pags. 21-65.
- Osunkoya, O.O., J.E. Ash, A.W. Graham and M.S. Hopkins. 1993. Growth of tree seedlings in tropical rain forests of North Queensland, Australia. *Journal of Tropical Ecology*, 9:1-18.
- Panayotou, T. and P.S. Ashton. 1992. *Not by timber alone. Economic and ecology for sustaining tropical forest*. Island Press. U.S.A. pags. 40-60.
- Pearce, D., E. Barbier and A. Markandia. 1990. *Sustainable Development*. Earthscan Publications LTD London. Great Britain. 217 pp.

- Peters C.M.; A.H. Gentry and R. O. Mendelsohn. 1989. Valuation of an Amazonian rainforest. *Nature*, 339: 655-656.
- Peters, C.M. 1991. Plant demography and the management of tropical forest resources: a case study of *Brosimum alicastrum* in Mexico. In: *Rain forest regeneration and management*. A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore and M. Hadley (eds.). UNESCO-Paris and The Parthenon Publishing Group. Man and the Biosphere Series. Volume 6. pags. 265-272.
- Pinedo-Vasquez, M.; D. Zarin; P. Jipp and J. Chota-Inuma. 1990. Use-values of tree species in a communal forest reserve in northeast Peru. *Conservation Biology*, 4(4): 405-416.
- Poore, M.E.D. 1968. Studies in Malaysian rain forest. I. The forest on Triassic sediments in Jengka forest reserve. *Journal of Ecology*, 56: 143-196.
- Prance, G.T., W. Balée, B.M. Boom and R.L. Cameiro. 1987. Quantitative Ethnobotany and the case for conservation in Amazonia. *Conservation Biology*, 1(4): 296-310.
- Prance, G.T. 1994. The resource of useful tree species: identification of priorities for domestication. In: *Tropical trees: the potential for domestication and the rebuilding of forest resources*. R.R.B. Leakey and A.C. Newton (eds.). United Kingdom. pags. 7-15.
- Prentice, I.C.; P. J. Bartlein and T. Webb. 1991. Vegetation and climate change in eastern North America since the last glacial maximum. *Ecology*, 72 (6): 2038-2056.
- Proctor, J.; J.M. Anderson; P. Chai and H.W. Vallack. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forest in Gunung Mulu National Park, Sarawak. *Journal of Ecology*, 71: 237-260.
- Rabinowitz, D., S. Cairns and T. Dillon. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. In: *Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity*. M. E. Soulé (ed.). Sinauer Associates, Inc. E.U.A. pags. 182-203.
- Reining, C. and R. Heinzman. 1992. Nontimber forest products in the Peten, Guatemala: why extractive reserves are critical for both conservation and development. In: *Sustainable harvest and marketing of rain forest products*. M. Plotkin & L. Famolare (eds.). Island Press, Washington, D.C., U.S.A. pags.110-116.
- Richards, P.W. 1952. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press. Great Britain. 450 pp.

- Richards, P.W. 1996. *The tropical rain forest*. 2nd. edn. Cambridge University Press. Great Britain. 575 pp.
- Richter, D. and J. Calvo. 1994. Reforestation of cutover lands with native trees in the Zona Sur of Costa Rica. *Amigos Newsletter*. pags. 8-10.
- Ricklefs, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *The American Naturalist*, 111: 376-381.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press. Great Britain. 436 pp.
- Sale, P. F. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *The American Naturalist*, 111 (798): 337-359.
- Saw, L.G.; J.V. LaFrankie; K.M. Kochummen, and S.K. Yap. 1991. Fruit trees in a Malaysian rain forest. *Economic Botany*, Vol. 45.
- Secretaría de Programación y Presupuesto. 1980. Carta Fisiográfica. Mérida, escala 1: 1,000 000.
- SEMARNAP, INE, CONABIO. 1995. *Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México*. México pags. 66-70.
- Schmidt, R.C. 1991. Tropical rain forest management: a status report. In: *Rain forest regeneration and management*. A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore and M. Hadley (eds.). UNESCO-Paris and The Parthenon Publishing Group. Man and the Biosphere Series. Volume 6. pags. 181-207.
- Siebe, G. C.; M. Martínez-Ramos; G. Segura-Warnholtz; J. Rodríguez-Velázquez and S. Sánchez-Beltrán. 1995. *Soil and vegetation patterns in Neotropical rainforest at Chajul, Southeast Mexico* (Manuscrito).
- Thorington, R.W. Jr., B. Tannenbaum, A. Tarak y R. Rudran. 1990. Distribución de los árboles en la isla de Barro Colorado: una muestra de cinco hectáreas. In: *Ecología de un Bosque Tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. E.G. Leigh Jr. A. S. Rand y D. Windsor (eds.). Smithsonian Tropical Research Institute. Panamá. pags. 129-140.

- Toledo, V.M.; A.I. Batis; R. Becerra, E. Martínez and C. H. Ramos. 1992. Products from the tropical rain forest of Mexico: An ethnoecological approach. *In: Sustainable harvest and marketing of rain forest products*. M. Plotkin & L. Famolare (eds.). Islan Press, Washington, D.C., U.S.A. pags. 99-109
- Trudgill, S. T. 1988. *Soil and vegetation systems*. 2nd. ed. Clarendon Press Oxford. U.S.A. pags. 23-58, 96-104
- Wadsworth, F.H. 1983. Production of usable wood from tropical forest. *In: Tropical rain forest ecosystems: structure and function*. Ecosystems of the world 14 A. F.B. Golley (ed.). New York. Elsevier. Pags. 279-288.
- Whitmore, T.C. 1984. *Tropical rain forest of the Far East*. 2nd. ed. Clarendon Press Oxford. Great Britain. 352 pp.
- Wild, A. 1993. *Soils and the environment. An introduction*. Cambridge University Press. U.S.A. pags. 109-135.

El que escribe al último
Escribe mejor

Yo apenas empiezo

Efraín Huerta
Poemínimos