



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

REGENERACION NATURAL, RIQUEZA Y DIVERSIDAD  
DE ESPECIES EN UNA SELVA MEDIANA  
SUBPERENNIFOLIA DEL CENTRO DE VERACRUZ.

**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 :  
**OLIVA GODINEZ IBARRA**



DIRECTOR DE TESIS: DR. LAURO LOPEZ MATA

MEXICO, D. F. ~~1999~~ 2000

281771



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

Mat. Margarita Elvira Chavez Cano  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: " Regeneración natural,  
riqueza y diversidad de especies en una selva mediana subperennifolia  
del centro de Veracruz "

realizado por Godinez Ibarra Oliva  
con número de cuenta 9141046 - 1 , pasante de la carrera de BIOLOGÍA.

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario Dr. Lauro López Mata.  
Propietario Dr. Jorge Meave del Castillo.  
Propietario Dr. Alfonso Valiente Banuet.  
Suplente Dra. Teresa Valverde Valdes.  
Suplente Dr. Juan Nuñez Farfan.

Alfonso Valiente Banuet  
M. Teresa Valverde Valdes

Consejo Departamental de BIOLOGÍA

Edna María Suárez Díaz  
Dra. Edna María Suárez Díaz

Esta tesis forma parte del proyecto Dinámica de una selva tropical financiado por CONACyT bajo el convenio No. 0443P-N otorgado al Dr. Lauro López Mata, y se realizó en el programa de Botánica del Colegio de Postgraduados.

## **DEDICATORIA:**

A mi padre **Juan Godínez Álvarez**, quien siempre ha sido un gran ejemplo de lucha,

A mi madre **María de Jesús Ibarra Guerra**, por su amor a las plantas,

A mis hermanos **Emilia, Antonia, Vidal, Imelda e Isaias**, por su ayuda y por su ejemplo  
ante la vida.

A todos ellos por su *apoyo y su amor silencioso...* estoy en deuda.

A **Paty, Silvia, Leonel, Jorge, Benito** y a todos los demás por aquellos buenos momentos.

Y a todos aquellos que de alguna manera me alentaron por este camino, entre ellos  
“Fengully, el último paraíso tropical”.

## AGRADECIMIENTOS

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** por haberme otorgado una beca con la cual fue posible desarrollar esta investigación.

A la **Universidad Nacional Autónoma de México** a quien le debo más que mi formación profesional.

Al **Dr. Lauro López Mata**, quien me apoyo invaluablemente en la realización y término de esta tesis, y dedicó mucho de su tiempo a mi formación.

A la **Dra. María Teresa Valverde Valdes**, al **Dr. Alfonso Valiente Banuet**, al **Dr. Juan Nuñez Farfán**, y al **Dr. Jorge Meave del Castillo**, por haber dedicado su tiempo a la lectura de esta tesis, pero principalmente por enriquecerla con sus críticas, comentarios y sugerencias.

Al **Sr. Ismael Calzada** por la identificación taxonómica de un gran número de las especies aquí reportadas.

A la **Familia Hernández**, particularmente al **Ing. Bernardo Vega Hernández** por su hospitalidad y facilidades prestadas en la estancia y trabajo en Santa Gertrudis.

Al **Sr. Dolores Mújica** y **Sr. Segundo Sarate Cortés**, habitantes de Santa Gertrudis, quienes fungieron como asistentes de campo en el reconocimiento de los nombres comunes de la mayoría de los árboles. Sin su valiosa ayuda el trabajo de campo hubiese sido muy lento.

Al **M.C. Tomas Carmona Valdovinos** por estar presente en todo el muestreo de la parcela; así como a **Ileana Romero**, **Verenyce Morales**, **Ana Celia Aguilar** y **María Gutiérrez** por su valiosa ayuda en el censo de los árboles. Al **M.C. Juan Antonio Cruz Rodríguez** por su colaboración durante la colecta de ejemplares de herbario.

Al **personal académico y estudiantes del programa de Botánica del Colegio de Postgraduados**, porque siempre me trataron como en mi casa.

## CONTENIDO

	Página
1. Introducción .....	1
1.1. Regeneración de la selva tropical .....	1
1.2. Diversidad de Especies .....	9
1.3. Índices de diversidad, riqueza y uniformidad de especies .....	11
1.4. Hipótesis .....	14
1.5. Objetivos .....	15
2. Materiales y Métodos .....	15
2.1. Zona de estudio .....	15
2.1.1. Localización .....	15
2.1.2. Clima .....	16
2.1.3. Vegetación .....	18
2.1.4. Geología y Edafología .....	19
2.1.5. Uso de suelo .....	20
2.2. Método de estudio .....	21
2.3. Análisis de los datos .....	23
3. Resultados .....	24
3.1. Composición florística .....	24
3.2. Estructura de la selva .....	25
3.2.1. Estructura poblacional de las especies con base en sus distribuciones diamétricas .....	26
3.2.2. Estratificación vertical de la selva .....	28
3.3. Índices de diversidad .....	29
3.4. Estado de regeneración natural de la selva .....	29
3.4.1. Sobre las especies .....	29
3.4.2. Desarrollo vegetativo de las especies (en términos de presencia de ramas) .....	32
4. Discusión .....	33
4.1. Composición florística .....	33

4.2. Estructura de la selva .....	37
4.2.1. Especies de Importancia estructural para la comunidad .....	37
4.2.2. Estratificación vertical .....	41
4.2.3. Estructura poblacional de las especies .....	43
4.3. Diversidad de especies .....	46
4.4. Regeneración natural .....	48
5. Conclusiones .....	54
6. Bibliografía .....	57

## ÍNDICE DE FIGURAS

Página

- Figura 1. Localización geográfica de la zona de protección forestal y faúnica Santa Gertrudis y de la parcela en estudio, en Vega de Alatorre, Veracruz. .... 66
- Figura 2. Diagramas ombrotérmicos (Walter, 1977), de las dos estaciones meteorológicas más cercanas al sitio de estudio: Martínez de la Torre (de 1961 a 1989), y Misantla (de 1965 a 1987). En las abscisas se presentan los meses y en las ordenadas los valores de temperatura a intervalos de 10°C y la precipitación a cada 20 mm. Los datos representan: f = mínima diaria del mes más frío, g = temperatura mínima registrada; h = máxima diaria del mes más frío; i = temperatura máxima registrada; J = oscilación diaria media de la temperatura. En los recuadros inferiores de los diagramas se muestran los coeficientes de variación mensual de la temperatura y la precipitación en cada mes. .... 67
- Figura 3. Patrones de estructura poblacional (I, II, III y IV) identificados en las especies presentes en la parcela de estudio, las cuales tienen más de 30 individuos de densidad absoluta. .... 68
- Figura 4. Especies que se ajustan al patrón de estructura poblacional tipo I, correspondiente a las especies con una buena reproducción y un establecimiento continuo, reflejado en un número elevado de individuos en las clases diamétricas más pequeñas y muy bajo en las mayores. Aquí se presentan 12 de las especies agrupadas en este patrón, la mayoría de éstas tuvieron valores altos de VIR ( $\geq 1\%$ ). N es el número de individuos censados de la especie en el área de estudio (9900 m<sup>2</sup>). .... 69
- Figura 5. Especies que se ajustan al patrón de estructura poblacional tipo II, este patrón es muy similar al I. Sin embargo, estas especies presentan claramente un porcentaje de individuos bajo en la clase más pequeña. Solamente *Prunus capuli* no resultó con valores altos de VIR ( $< 1\%$ ). N es el número de individuos censados de la especie en el área de estudio (9900 m<sup>2</sup>). .... 71
- Figura 6. Patrón de estructura poblacional tipo III, caracterizado porque las especies aquí agrupadas tienen bajos porcentajes de individuos en las clases más pequeñas y más grandes; los individuos de diámetros intermedios son los más abundantes en estas especies. Estas seis especies aparentemente no se están regenerando. N es el número de individuos censados de la especie en el área de estudio (9900 m<sup>2</sup>). .... 72

- Figura 7. Especies con un patrón de estructura poblacional tipo IV, caracterizado por no presentar un patrón de distribución definido, excepto por una representación relativamente uniforme en la mayoría de las clases diamétricas. En este patrón corresponde siete especies, de las cuales seis se presentan aquí. N es el número de individuos censados de la especie en el área de estudio (9900 m<sup>2</sup>). ..... 73
- Figura 8. Densidad absoluta de individuos con DAP  $\geq$  1 cm encontrados para cada uno de los estratos de la selva. En el sotobosque está incluido el 56%, en el subdosel el 31%, en el dosel el 10% y en el dosel superior el 3% del total de individuos censados. .... 74
- Figura 9. Distribución de individuos en las clases de altura correspondientes a los estratos (sotobosque, clase 1; subdosel, clase 2; dosel, clase 3; y dosel superior, clase 4), de algunas de las especies de importancia estructural en la parcela. N es el número de individuos censados de la especie en el área de estudio (9900 m<sup>2</sup>). ..... 75
- Figura 10. Comparación de la densidad y porcentaje de individuos ramificados y no ramificados (dos o más ramas), para las especies con VIR  $\geq$  1%. El nombre de las especies corresponde a su acrónimo (ver Cuadro 1). En A se presentan densidades absolutas por especie, ordenadas descendientemente. En B se muestra la densidad relativa de cada una de las especies ordenadas descendientemente por el porcentaje de individuos ramificados. .... 77

## ÍNDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Listado de especies de árboles con DAP $\geq$ 1 cm, encontrados en la parcela en estudio en Santa Gertrudis, Vega de Alatorre, Veracruz. Las especies están ordenadas por familias. ....	78
Cuadro 2. Listado de familias presentes en la parcela estudiada en Santa Gertrudis, así como el número de géneros y especies correspondientes. Se presenta el número de individuos extrapolados a 1 ha, encontrados para cada una de ellas. ....	82
Cuadro 3. Estructura de la vegetación arbórea en la parcela estudiada. Las especies están ordenadas por su valor de importancia relativa. Sólo las especies con DAP $\geq$ 1 cm y valor de importancia relativo $\geq$ 1% están enlistadas. P es la posición que ocupa la especie en la comunidad de acuerdo con su VIR. ....	84
Cuadro 4. Abundancia absoluta de todas las especies, desglosadas por estratos de la selva. Las especies están ordenadas de acuerdo a la presencia o ausencia de individuos en los estratos. En el listado se incluyen dos especies no identificadas ("gomilla" y "ocotillo") por presentar valores de importancia altos. ....	85
Cuadro 5. Listado de especies encontradas en el sitio de estudio, diferenciadas en PIO = especies pioneras, SEC = especies secundarias y PRI = especies primarias, según la bibliografía (Gómez-Pompa, 1966; Martínez-Ramos, 1985; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985; Pennington y Sarukhán, 1998, principalmente). Las especies están ordenadas de manera descendente por su valor de importancia relativa en la comunidad (X = pioneras, nómadas y tolerantes por Martínez-Ramos, 1985; G = semillas encontradas por medio de germinación a partir de muestras de suelo tomadas en: vegetación secundaria y en vegetación primaria en Los Tuxtlas, Veracruz, por Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985; F = según fuentes bibliográficas como Gómez-Pompa, 1966; Pennington y Sarukhán, 1998; Fryxell, 1992; Nee, 1984; Quero, 1994; Sánchez-Vindas, 1990; Sosa, 1979; etc., Br = acahuales de <i>Brosimum</i> citado en diferentes fuentes bibliográficas). ....	88

Cuadro 6. Se presentan las especies encontradas en la zona de estudio comunes con otros trabajos realizados en bosques tropicales en México. I:Selva mediana subperennifolia Santa Gertrudis, Veracruz, Cruz, 1997; II:Bosque tropical siempre verde, San Luis Potosí, Rzedowski, 1963, III:Selva mediana subperennifolia de Gómez-Farías, Tamaulipas, Valiente-Banuet, 1984; IV:Selva alta perennifolia Los Tuxtlas, Veracruz (1:Carabias, 1979, 1a = acahual de 5 años, 1b = acahual de 25 años, 1c=sitio de selva no perturbada, # = especies comunes, X = no tan comunes, 2:Martínez-Ramos, 1980, & = sitio con 8 años de perturbación, \*=con 20 años de perturbación; 3:Bongers *et al.*, 1988); V:Selva mediana subperennifolia de Uxpanapa, Veracruz, Vázquez-Torres, 1991; VI:selva mediana subcaducifolia de "La Vainilla", Zihuatanejo, Guerrero, Gallardo, 1996; VII:Selva alta perennifolia Chimalapa, Oaxaca, Vera-Caletti, 1988, VIII:Selvas altas perennifolias de Chiapas (1:S.A.P. de Bonampak, Meave del Castillo, 1990; 2:Comunidades secundarias de la Selva Lacandona, Carrillo, 1992). ..... 90

Cuadro 7. Estructura de la vegetación arbórea en las dos parcelas estudiadas en Santa Gertrudis. Se enlistan solamente las especies comunes en ambas parcelas y con VIR  $\geq$  1%; como se puede observar algunas especies fueron importantes en una parcela y en la otra no. Para cada una de las especies se muestra su densidad relativa (D.R.), área basal relativa (AB R.), VIR y la posición (P), que cada especie ocupa en las parcelas de acuerdo con su VIR. .... 93

Cuadro 8. Datos de algunos de los estudios realizados en selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias en México (SAP = selva alta perennifolia, SMSP = selva mediana subperennifolia; \* = los datos fueron estimados por interpolación por este autor para 1 ha. Para el cálculo se utilizó logaritmo natural (ln), logaritmo base 2 ( $\log_2$ ), y logaritmo base 10 ( $\log_{10}$ ). ..... 94

## RESUMEN

El presente trabajo se llevó a cabo en una selva mediana subperennifolia del centro-norte de Veracruz, México conocida como Santa Gertrudis. Se evaluó la riqueza y diversidad de especies arbóreas en una parcela permanente de observación sujeta casi exclusivamente a perturbaciones naturales. Se estudió la regeneración natural de esta comunidad a través de un censo de las especies arbóreas que integran dicha comunidad. Se estudiaron los árboles con diámetro a la altura del pecho  $\geq 1$  cm, éstos fueron localizados por sus coordenadas en un plano cartesiano, en una parcela de 1 hectárea de extensión. Se encontraron 4625 individuos repartidos en 108 especies y 37 familias. La especie dominante de esta comunidad es *Tabernaemontana alba* por tener un alto valor de importancia relativa; le siguen *Bursera simaruba* y *Dendropanax arboreus*. Las familias más ricas florísticamente son Moraceae con cinco géneros y seis especies, Rubiaceae y Mimosaceae con cinco géneros y cinco especies cada una.

El dosel superior de esta porción de selva es bajo (15-18 m) y abierto, y los diámetros normales de las especies tienden a repartirse hacia los tamaños pequeños ( $< 20$  cm de DAP). La mayoría de especies codominantes son clasificadas como nómadas, lo cual sitúa a esta parcela en los estadios de sucesión intermedia. La presencia de especies pioneras fue relativamente escasa, lo mismo que aquellas especies tolerantes a la sombra o de vegetación madura. Sin embargo, la presencia de un mosaico de parches pequeños de vegetación, donde predominan las especies pioneras, nómadas y escasamente las tolerantes a la sombra, permite deducir que esta porción de selva se encuentra en una activa dinámica sucesional debido primordialmente a su exposición a la acción de vientos fuertes que provocan la caída de árboles y ramas del dosel superior.

Mediante la comparación de los valores de diversidad reportados para otras selvas tropicales de México, se encontró que esta selva mediana subperennifolia tiene una diversidad relativamente baja. La riqueza florística arbórea asciende a 108 especies y se explica por la continua perturbación en el sitio de estudio, debido a la acción de vientos fuertes.

En este trabajo se propone realizar un análisis detallado de las ramificaciones a bajas alturas de algunas de las especies de la comunidad como una posible estrategia de regeneración de las mismas, especialmente en lo referente a llenado y cierre de claros.

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1. Regeneración de la Selva Tropical

El estudio de la regeneración de las selvas altas ha cobrado importancia en los últimos tiempos, quizá a causa de la rápida destrucción que han sufrido estos ecosistemas, debido a factores antropogénicos. La mayoría de las investigaciones realizadas al respecto se basan en el estudio del proceso sucesional y los factores implicados en él.

Muchas de las perturbaciones que se dan en la selva tropical, ocurren de manera natural; en estos casos, el ecosistema se regenera a través de procesos y mecanismos de sucesión secundaria que ocurren por sí mismos. Esto es lo que las caracteriza como comunidades dinámicas, ya que después de sufrir alguna perturbación que no altere profundamente sus sistemas regenerativos, puede regresar a un estado estructural similar al previo (Gómez-Pompa y Ludlow, 1976; Hallé *et al.*, 1978; Martínez-Ramos, 1980).

Gómez-Pompa *et al.* (1972) mencionan que durante los últimos millones de años de evolución, las selvas húmedas del mundo han desarrollado sus propios mecanismos de regeneración a través del proceso de sucesión secundaria; estos autores suponen que la continuidad de la selva primaria se aseguró porque de un gran reservorio genético se seleccionaron especies con características apropiadas para la colonización de las zonas.

El proceso de regeneración, en un sentido general, es el reemplazo en el espacio y tiempo de un conjunto de árboles, por otros. El proceso de regeneración natural tiene dos componentes: el primero se refiere a la muerte (natural o no) de los árboles maduros, y el segundo a la incorporación de árboles que remplazan a aquellos que han dejado espacios libres en virtud de su muerte (Martínez-Ramos, 1994).

El disturbio de la selva puede ser por diversas causas; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1985) enlistan las principales causas de disturbio de las selvas tropicales, entre ellas destacan: rayos, incendios naturales, vulcanismo, caída de árboles por vientos fuertes, muerte de árboles por enfermedad, extracción selectiva o completa de árboles, roza-tumba-quema para fines agrícolas o pecuarios, inundaciones, muerte o debilitamiento por contaminación química, herbicidas, caída de árboles por animales, envenenamiento de árboles (arboricidas) y terremotos. Mencionan también que la suma de factores iniciales previos a la perturbación aunada a la flora existente en la región pueden, en un momento dado, determinar el curso del proceso de regeneración en sus etapas iniciales, así que la serie de especies que aparecen a lo largo de la sucesión secundaria dependen, no solamente de factores externos, sino también de

las características intrínsecas de las especies. Se les ha dado a los fenómenos meteorológicos, tales como vientos, precipitaciones y tormentas eléctricas severas, presentes en ciclones, huracanes, “nortes” e incendios, el papel de los principales agentes de perturbación natural. Aunado a estos, la pérdida de cohesión del suelo durante la estación lluviosa del año y lo somero del sistema radicular de los árboles tropicales, contribuyen a incrementar la probabilidad de su caída (Martínez-Ramos, 1980). En un estudio sobre la caída de árboles en las selvas de Chajul, Chiapas, Castillo-Flores y Martínez-Ramos (1995) reportan que la topografía del terreno y el tipo de suelo son factores de gran importancia en el régimen de caída de árboles en la selva.

La caída de un árbol de los estratos superiores produce una zona de perturbación o un claro en la vegetación claramente reconocible dentro de una comunidad por sus aspectos fisonómicos, florísticos y estructurales, y dentro de la cual pueden, incluso, señalarse diferentes partes. Según Oldeman (1978), estas partes son: 1) hueco dejado por la copa del árbol caído; 2) epicentro, correspondiente a la parte en la que cae la copa del árbol y donde se producen los mayores daños; y 3) periferia, reconocida como una banda de vegetación alrededor del epicentro. Dentro de cada una de las partes mencionadas se presenta un microclima distinto respecto al que prevalece en las zonas no perturbadas.

De acuerdo con las zonas de perturbación, Martínez-Ramos (1980) hace una descripción del proceso de regeneración. Bajo el hueco dejado por la copa del árbol caído, los árboles jóvenes de especies que ocupan los estratos superiores, al ser liberados de la supresión por sombreo, entran en una etapa de crecimiento activo; la carencia relativa de árboles jóvenes en la estructura diamétrica de las especies emergentes y del estrato superior sugiere que estas especies requieren de altos niveles de iluminación para desarrollarse durante sus estadios de plántulas y juveniles. En la parte del epicentro puede efectuarse un proceso sucesional de árboles, dependiendo del tamaño de las aberturas en el dosel, lo que afecta la cantidad y calidad de luz en el claro. En esta parte, en las selvas de Mesoamérica es común encontrar a *Cecropia obtusifolia*, especie pionera fuertemente demandadora de luz. Hallé *et al.* (1978), mencionan que al principio de la sucesión, en el epicentro de una zona de perturbación, se presenta una fase pionera representada en las selvas neotropicales por especies secundarias. Cuando estos árboles llegan a la madurez, forman un solo conjunto estructural con un dosel poco denso. Cuando los árboles pioneros mueren, se establecen otros árboles de especies demandantes de luz, de ciclos de vida más largos, que van creciendo bajo la copa de los

árboles pioneros hasta que éstos mueren, permitiendo el crecimiento acelerado de árboles de especies heliófilas; a su vez, cuando éstos últimos mueren se dispara el crecimiento activo de los árboles de una tercera fase.

Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1985) identifican cinco etapas en el proceso regenerativo de una selva tropical en México: la primera etapa está dominada por las especies herbáceas de ciclos de vida cortos (semanas o meses) y plántulas de especies arbustivas o arbóreas pioneras; si el área se dedica al pastoreo, puede permanecer detenida la sucesión en esta etapa. Una segunda etapa está dominada por especies secundarias arbustivas, que principalmente a causa de la sombra que producen, van eliminando a las herbáceas. En esta etapa pueden aparecer algunas de las primeras especies que requieren menor temperatura y luz para germinar que las especies de la primera etapa. Según la zona, esta segunda etapa, puede durar de 6 a 18 meses, en un periodo de crecimiento acelerado, dominada por especies arbustivas de ciclo de vida corto (*Piper*, *Myriocarpa*, *Urera*, *Solanum*), cuya altura alcanza de 1.5 a 3 m. La tercera etapa, que puede durar de los 3 a los 10 años, está caracterizada por la dominancia de especies arbóreas secundarias de baja estatura (*Heliocarpus*, *Trema*, *Hampea*, *Miconia*), junto con especies arbóreas secundarias de mayor altura que van creciendo paralelamente y que caracterizan a la siguiente etapa. En la cuarta etapa, con un periodo de duración de 10 a 40 años o más; se distinguen las grandes especies arbóreas secundarias de 10 m de alto o más (*Cecropia*, *Didymopanax*, *Ochroma*, *Robinsonella*) que junto con las arbóreas primarias que paralelamente han venido creciendo, caracterizan esta etapa. Por último, la quinta etapa está dominada por árboles primarios de 25 o más metros de altura.

En realidad, el proceso regenerativo de una selva es un *continuum* a través del tiempo, que puede caracterizarse en cualquier momento por el ciclo de vida de las especies dominantes. La presencia o ausencia de determinadas especies está influenciada por la presencia o ausencia de microorganismos y animales dispersores, depredadores y consumidores, así como por los procesos ecológicos que inhiben o estimulan el crecimiento de las plantas (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985). Además, existen ciertas características comunes en las especies que aparecen en las etapas iniciales, en las tempranas o en las tardías.

Existen diferencias claras entre las características anatómicas y fisiológicas de muchas de las especies que se establecen en las primeras etapas de una sucesión secundaria en una selva tropical y las características de la vegetación primaria o de las etapas sucesionales tardías. El estudio de los ciclos de vida de especies primarias y secundarias, aunado al análisis

de la distribución de las mismas a través del tiempo, permite entender a la sucesión como un proceso poblacional, ya que se pueden analizar las relaciones directas entre especies particulares y su ambiente (Peet, 1974). Estas relaciones pueden enfocarse, en primer término, al estudio de las adaptaciones a las condiciones ambientales de la etapa sucesional en que se establecen y, en segundo término, al estudio de la evolución del medio durante la sucesión y su efecto sobre las especies de la comunidad (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985).

Gran parte de las especies que iniciarán su crecimiento en áreas recientemente perturbadas son especies que ya se encontraban en el suelo en forma de semillas, bulbos, rizomas u otras formas de propagación subterránea. No todas estas especies iniciarán su crecimiento inmediatamente, sino que solamente algunas germinan de inmediato y otras se mantienen latentes en el suelo formando un banco de semillas (Harper *et al.*, 1965). El desarrollo de plantas a partir de semillas latentes contenidas en el suelo es un mecanismo importante de regeneración natural. En las selvas las semillas más abundantes en el suelo corresponden a plantas herbáceas y arbóreas heliófilas, de crecimiento rápido, típicas de los amplios claros de la selva o de la vegetación secundaria temprana (Ashton, 1978; Blum, 1968; Harper *et al.*, 1965; Keay, 1960; Liew, 1973; Symington, 1933).

Las semillas de la mayoría de los árboles de la selva madura no forman parte del banco de semillas del suelo más que por períodos muy breves de tiempo, ya que tienden a germinar o a ser depredadas muy rápidamente. En este sentido es importante considerar también que las semillas de diferentes especies difieren en sus requerimientos de condiciones apropiadas para su germinación (Harper *et al.*, 1965). Carrillo (1992) estudiando la lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas en un gradiente sucesional en la selva Lacandona, Chiapas, encontró que éstos se encuentran fuertemente influidos por la composición florística de cada etapa sucesional y que varían en cada una de ellas.

Resulta de gran interés la dinámica de los claros en la selva tropical; con base en ello, Whitmore (1975) clasifica a los árboles de la selva según su tipo de respuesta a aperturas en el dosel en cuatro grupos. Estos son: a) árboles cuyas plántulas se establecen y crecen bajo condiciones sombreadas; b) los que crecen principalmente bajo condiciones sombreadas pero se benefician con la presencia de claros; c) aquellos que requieren de claros para continuar creciendo y; d) especies pioneras establecidas principalmente en claros de luz y que crecen sólo en éstos; estas especies pueden caracterizarse por poseer un tipo de ciclo de vida corto o largo. Por otra parte, los claros pequeños facilitan el desarrollo de plántulas y árboles jóvenes,

mientras que los claros grandes permiten a los árboles alcanzar tallas reproductoras (Martínez-Ramos, 1994). En trabajos de regeneración natural enfocados al estudio de los claros en vegetación primaria de selvas altas perennifolias, se reporta que las especies registradas en el proceso de regeneración en los claros, corresponden a las de árboles altos, medianos, arbustos, hierbas, anuales secundarias, hierbas perennes primarias y lianas, tanto las que germinan ahí, como las sobrevivientes al fenómeno perturbador provocado, en su mayoría por la caída natural de árboles o ramas grandes y en menor número por descargas eléctricas (Vázquez-Torres y Moreno-Casasola, 1995).

El rápido crecimiento de los pioneros se debe a que la inversión energética dirigida a la formación de nuevos tejidos se orienta, en buena parte, al mantenimiento e incremento continuo de la superficie fotosintética de la planta. En cambio, en las especies de selva madura tolerantes a la sombra, aunque la eficiencia del aparato fotosintético es menor a elevadas intensidades de luz, éste se adapta a las condiciones de baja luminosidad, por lo que las especies pueden aprovechar los aumentos en intensidad luminosa que resultan de pequeñas aperturas del dosel, ya que además, dentro de un mismo individuo, se presentan hojas funcionales de sombra y de sol (Gómez Pompa y Vázquez-Yanes, 1985).

De lo anterior es evidente que la selva tropical es una comunidad dinámica. En ella están ocurriendo continuamente cambios: en el estrato herbáceo o arbustivo continuamente algunos individuos mueren, y otros se incorporan, las comunidades de epífitas están en continuo cambio y las poblaciones de algunos animales y microorganismos experimentan cambios estacionales poco conocidos. Los árboles de la selva, tanto en sus etapas juveniles como adultas, crecen en altura y diámetro, cambian sus hojas periódicamente o sin una periodicidad aparente. Estos ecosistemas son comunidades heterogéneas en el espacio y en el tiempo: mientras algunos árboles del dosel caen en puntos distintos de la comunidad y a tiempos diferentes, otros sitios, después de haber sufrido perturbaciones, se encuentran bajo sucesión secundaria dirigiéndose a un nuevo estado de madurez, en tanto que la mayor parte de la selva se encuentra en estado de madurez con alta homeostasis microclimática (Martínez-Ramos, 1980).

Martínez-Ramos (1980) revisó algunas de las diferentes concepciones sobre la selva como sistemas dinámicos; concluye que las selvas son comunidades que se renuevan activamente de un modo cíclico. Los factores que promueven una elevada diversidad de especies en la comunidad de plántulas y árboles jóvenes que crecen bajo los árboles maduros,

favorecen una frecuencia alta de reemplazos entre árboles heteroespecíficos y, por lo tanto, facilitan el mantenimiento de la diversidad de especies en el dosel (Martínez-Ramos, 1994). Algunos de los estudios sobre regeneración realizados en selvas altas perennifolias de México, comparando éstas con comunidades derivadas de las mismas, reportan que el número de especies, la cobertura, el área basal y la diversidad aumentan conforme avanza el proceso de regeneración (Carabias, 1979; Martínez-Ramos, 1980; Méndez y Martínez-Ramos, 1998).

De manera concluyente las selvas tropicales son mosaicos formados por parches de vegetación en distintas fases de regeneración natural (Martínez-Ramos, 1980).

De acuerdo a las ideas antes presentadas y a muchos otros estudios en regiones tropicales, la presencia o ausencia de determinadas especies dan un indicio del estado de regeneración natural de una selva. Es por eso que, como se verá más adelante el presente trabajo se plantea la hipótesis de que a través de la determinación del nivel sucesional de las especies arbóreas más importantes es posible inferir el estado regenerativo de la selva mediana subperennifolia bajo estudio

Por otro lado, una manera de detectar el estado de desarrollo de las especies es a través de la evaluación de la presencia de partes vegetativas, como lo son las ramas de un árbol. Considero que este análisis puede ser útil como una herramienta más de los mecanismos que permiten describir las estrategias regenerativas de las especies en la comunidad estudiada. Si una especie se encuentra en las condiciones óptimas, presentará entonces un buen desarrollo manifestado en el crecimiento vegetativo de los individuos jóvenes hasta el estado de reproducción, o bien un crecimiento continuo alternado con la reproducción. La presencia de ramas en los árboles es una característica de crecimiento de algunas especies, asimismo, la ramificación a bajas alturas puede ser reflejo de daño temprano sobre los árboles, manifestando por tanto, la presencia de perturbación en la comunidad; pudiendo entonces, relacionar de manera general la ramificación de las especies de la comunidad con la regeneración de la misma.

En los bosques tropicales como en otros ecosistemas del mundo, la diversidad se estudia generalmente en conjunto con la estructura y dinámica de las comunidades. Algunas de las investigaciones más ambiciosas son las que realizan Hubbell y Foster (1983, 1987) en la isla de Barro Colorado en Panamá; Manokaran *et al.* (1990) en la reserva forestal de Pasoh en Malasia; Dallmeier (1992) en la cuenca experimental Luquillo en Puerto Rico; y Sukumar *et al.* (1992) en Bangalore, India. En estos estudios se censaron todos los individuos con

diámetro a la altura del pecho mayor o igual a 1 cm; lo que permitió recientemente a Condit *et al.* (1996) comparar entre las parcelas de la Isla de Barro Colorado, Pasoh y Bangalore la riqueza, la diversidad de especies, y las relaciones especie-área y especie-número de individuos.

Hubbell y Foster (1987) en un análisis de la estructura, demuestran que 1) existen grandes diferencias entre especies en cuanto a las distribuciones de los árboles jóvenes en claros y bajo el dosel de varias alturas; 2) que hay más de dos categorías de regeneración con respecto a los claros; 3) que la correlación entre una estructura poblacional dominada por adultos y la intolerancia a la sombra es menos fuerte de lo que se pensaba y; 4) que tanto las pioneras como las especies de la etapa madura pueden mostrar una variación espacial considerable en la estructura de la población de un lugar a otro. Por su parte, Condit *et al.* (1996) encontraron que las parcelas de Pasoh son las que poseen mayor densidad de individuos, riqueza y diversidad de especies; a éstas le siguen las de la isla de Barro Colorado y posteriormente las de Bangalore. Estos autores sugieren que en conteos menores a 1000 tallos en bosques tropicales, se subestima la diferencia de porcentaje en riqueza de especies entre dos sitios diversos.

En México se han desarrollado un gran número de estudios en las zonas tropicales dirigidos al estudio de la estructura y diversidad de las comunidades, pero pocos de éstos se han realizado en la porción limítrofe de las selvas húmedas que ocurre en el centro-norte de Veracruz, regiones de San Luis Potosí y Tamaulipas, clasificadas en su mayoría como selvas medianas subperennifolias (Dirzo y Miranda, 1991; Pennington y Sarukhán, 1998). Dentro de los estudios pioneros realizados en esta zona están el de Rzedowski (1963) en la región sureste de San Luis Potosí y suroeste de Tamaulipas, en los declives orientales de la Sierra Madre Oriental; y el de Gómez-Pompa (1966) en la región de Misantla, Veracruz, quizá de los más completos en términos botánicos; este autor presenta un análisis de los datos climatológicos y edáficos con relación a los tipos de vegetación y a las comunidades primarias y secundarias. En la selva mediana subperennifolia de la región de Gómez Farías, Valiente-Banuet (1984) llevó a cabo un análisis descriptivo de la comunidad, así como de comunidades acuáticas y riparias de la región. Este autor asocia los tipos de vegetación que encontró con la heterogeneidad fisiográfica de la zona, y atribuye la dinámica de regeneración natural de las comunidades a fenómenos meteorológicos, como tormentas y ciclones tropicales.

Recientemente Cruz (1997) realizó un estudio de diversidad arbórea en una parcela de 1 ha de selva mediana subperennifolia en Santa Gertrudis, Municipio de Vega de Alatorre, Veracruz; censando todos los individuos arbóreos con  $DAP \geq 1$  cm. Ella encontró 5009 individuos distribuidos en 31 familias y 74 especies, identificando en estas especies tres patrones de distribución poblacional. Califica a la selva con una diversidad baja, de acuerdo a los valores obtenidos con los índices de diversidad.

Ya no en esta región, sino en Uxpanapa, hacia el sureste de Veracruz, pero también en una selva mediana subperennifolia; Vázquez-Torres (1991) estudió la composición florística y diversidad de especies arbóreas con  $DAP \geq 28.6$  cm en 5 ha. Este autor reportó 101 especies arbóreas y 30 familias.

Gran número de los trabajos sobre diversidad arbórea se han realizado en selvas altas perennifolias por lo que, comúnmente estos estudios son utilizados en la comparación estructural e incluso de diversidad de selvas medianas subperennifolias, como se hará en la presente investigación. En la selva alta perennifolia de la estación de biología tropical Los Tuxtlas en Veracruz se han llevado a cabo varios de estos estudios, entre ellos el de Bongers *et al.* (1988). Estos autores estudiaron la estructura y composición florística, haciendo referencia a la dinámica de los claros de la selva, censando todos los individuos arbóreos con  $DAP \geq 1$  cm en 1 ha. Con base en las distribuciones diamétricas distinguieron patrones de estructura poblacionales para 31 especies importantes de árboles. Recientemente Salazar y Martínez-Ramos (1998) estudiaron la composición y estructura de la vegetación del sotobosque en sitios cerrados de la selva; ellos encontraron que la porción de recambio de especies varió en cada forma de vida, las especies que presentaron mayor tasa de recambio fueron los árboles, le siguieron los bejucos y las plantas herbáceas, y por último las palmas.

En la selva alta de Santa María Chimalapa, Oaxaca, Vera-Caletti (1988) estudió la diversidad arbórea de los individuos con  $DAP \geq 27.5$  cm. Mientras que Meave del Castillo (1990) realizó un análisis de la estructura vertical y horizontal de la vegetación, considerando árboles con  $DAP \geq 3.3$  cm y plantas del sotobosque, que crecen en los alrededores de la zona arqueológica de Bonampak, en la selva Lacandona, Chiapas. Este autor encontró 1899 individuos arbóreos repartidos en 160 especies. Valle-Doménech y Meave del Castillo (1998) realizaron un análisis estructural en una parcela de 1 ha de selva alta perennifolia en Yaxchilán, Chiapas; estos autores censaron todos los individuos con  $DAP \geq 1$  cm. Ellos

concluyen que esta selva es comparativamente poco densa y diversa, y relacionan ésto, con la precipitación relativamente baja del sitio.

Resulta de gran importancia la incursión de trabajos de investigación básica en áreas nada o muy poco estudiadas. El presente estudio pretende realizar aportes en el conocimiento de la diversidad arbórea de una selva mediana subperennifolia decretada como “Zona de Protección Forestal y Faúnica” (Diario Oficial de la Federación de fecha 16 de agosto de 1982) poco estudiada. Esta área está localizada hacia el límite latitudinal de la selva mediana subperennifolia, y se ubica en el centro-norte del estado de Veracruz, muy cerca de la región de Misantla estudiada por Gómez-Pompa (1966) y forma parte de la misma selva estudiada por Cruz (1997).

## 1.2. Diversidad de Especies

La diversidad de especies es un concepto que se compone de dos elementos relacionados entre sí: la variación y la abundancia relativa de especies (Magurran, 1989; Margalef, 1977). El primero se refiere a la riqueza, es decir al número de especies que habitan un área dada, y el segundo a la heterogeneidad que expresa la relación existente entre el número de especies y el número de individuos, o bien la abundancia relativa de las especies (Toledo, 1969). Mucho antes, MacArthur y Connell (1966) plantearon la necesidad de considerar dos componentes en el estudio de la diversidad de especies al intentar su análisis en relación con los gradientes de variación latitudinal: la diversidad en el hábitat y la diversidad entre los hábitats.

Whittaker (1972) distingue tres niveles de diversidad en función de la escala espacial: diversidad alfa ( $\alpha$ ) o dentro del hábitat, comunidad o asociación; diversidad beta ( $\beta$ ) o entre hábitats, generalmente entendida como los cambios en diversidad experimentados por una comunidad a lo largo de una variable ambiental o entre hábitats; y diversidad gamma ( $\gamma$ ) o en áreas o regiones muy grandes.

Existen muchos principios ecológicos relacionados al concepto de diversidad. Una diversidad más alta generalmente está asociada a cadenas alimenticias más largas y, por lo tanto, a un mayor número de interacciones, mayor estabilidad y heterogeneidad del ambiente, mayor productividad de los ecosistemas, e interacciones de competencia y depredación más intensa, entre otros (Odum, 1984). De este modo, la diversidad en una comunidad dada depende de la forma en la que se reparten los recursos ambientales y la energía a través de

sistemas biológicos complejos. Su estudio puede ser una de las aproximaciones más útiles en el análisis comparado de comunidades o de regiones naturales (Halffter y Ezcurra, 1992).

De acuerdo con Magurran (1989), las medidas de diversidad de especies pueden dividirse en tres categorías principales. Primero están los índices de riqueza de especies. Estos índices son esencialmente una medida del número de especies en una unidad de muestreo definida. En segundo lugar se encuentran los modelos de abundancia de especies, los cuales describen la distribución de su abundancia. En estos casos, la diversidad de una comunidad puede describirse haciendo referencia al modelo que mejor se ajusta a lo observado respecto a la abundancia de especies. En tercer lugar se encuentran los índices basados en la abundancia proporcional de especies, los cuales pretenden incorporar la riqueza y la uniformidad (abundancias relativas) en expresiones numéricas relativamente sencillas.

Se han propuesto varias hipótesis para explicar la diversidad de especies en un lugar. Estas hipótesis se basan principalmente en los factores causales de tal diversidad. La explicación más antigua y mejor conocida es la que se refiere a la variación de la diversidad a lo largo de un gradiente latitudinal y altitudinal en los ambientes terrestres, y en los acuáticos en un gradiente de profundidad (Pianka, 1966). A partir de esta teoría, se ha logrado establecer que, entre mayor es la latitud o altitud, menor será la diversidad de especies (Krebs, 1985). Sin embargo, en la explicación sobre el efecto de estos factores se debe tener cuidado de no tomar a estos agentes causales de la diversidad como únicos responsables, ya que si la diversidad cambia, por ejemplo, con la latitud, ha de existir algún otro factor que también cambie con la latitud y que ejerza un efecto directo sobre las comunidades (Begon *et al.*, 1987). Otro grupo de factores que deben ser tomados en consideración, pues sirven también para marcar las relaciones entre los gradientes antes citados, son la productividad del ambiente, la variabilidad climática, posiblemente la "edad" del ambiente, y la "dureza" del mismo (ambientes dominados por un factor abiótico extremo; Begon *et al.*, 1987). Estos mismos autores mencionan un grupo de factores que son más bien atributos biológicos de las comunidades, pero que influyen de manera muy importante sobre la estructura y diversidad de las mismas; entre estos factores se encuentran especialmente la cantidad de depredación de una comunidad, la cantidad de competencia, la heterogeneidad espacial o arquitectónica generada por los propios organismos y el nivel de sucesión de una comunidad.

Por otro lado, muy conocida, en ecología es la teoría de biogeografía de islas propuesta por MacArthur y Wilson (1967), que plantea la existencia de un equilibrio entre la

inmigración y la extinción local de las especies lo cual, aunado a las características físicas de una isla, son los determinantes de su diversidad; cabe aclarar que existen en el continente muchas comunidades con características de islas, especialmente en el trópico, a las cuales se podrían aplicar las ideas de MacArthur y Wilson.

Leigh (1986) agrupa las causas de la diversidad en los trópicos en dos categorías: por un lado, que la diversidad está limitada por la cantidad de especies que pueden coexistir en equilibrio, o sea, la cantidad de especies que “cabén” en el hábitat y, por el otro, que la diversidad está limitada por las oportunidades para la especiación y que será mayor en circunstancias que faciliten la formación de nuevas especies, o en ambientes que les den más tiempo a las especies nuevas para acumularse sin ser perturbadas por los cambios catastróficos.

### 1.3. Índices de Diversidad, Riqueza y Uniformidad de Especies

La medida de caracterización de una comunidad más simple es el número de especies (S) o riqueza de especies. La diversidad puede medirse registrando el número de especies describiendo su abundancia relativa o usando una medida que combine los dos componentes (Magurran, 1989). La abundancia relativa de cada especie resulta de gran utilidad en los cálculos de diversidad de especies. Así, para una comunidad formada por S especies, donde  $n_i$  representa la abundancia de la especie  $i$ , la abundancia relativa ( $P_i$ ) de la especie  $i$  se calcula como el cociente entre la abundancia de la especie  $i$  y la abundancia total o número de individuos de todas las especies, en la comunidad:

$$P_i = \frac{n_i}{\sum_{i=1}^S n_i}$$

La abundancia relativa es un valor comprendido entre 0 y 1 y, en términos ecológicos, mide la capacidad relativa de cada especie de apropiarse de los recursos existentes en una comunidad (Magurran, 1989).

Los dos índices más ampliamente usados para medir la diversidad de especies son: el índice de Simpson y el índice de Shannon-Wiener. La teoría que respalda el uso de ambos índices se encuentra descrita en Hill (1973). Los índices de diversidad son denominados por Peet (1974) índices de heterogeneidad porque consideran tanto la uniformidad como la riqueza de especies. El índice de Simpson ( $\lambda$ ) es una medida de la probabilidad de que dos individuos

cualesquiera extraídos al azar de una comunidad infinitamente grande pertenezcan a diferentes especies, o también la proporción de individuos o de biomasa con la que cada especie contribuye al total de la muestra (Begon *et al.*, 1987; Magurran, 1989). El índice de Simpson está dado por la relación:

$$\lambda = 1 - \mathbf{D}, \text{ dado que:}$$

$$\mathbf{D} = \frac{\sum_{i=1}^s n_i (n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

Donde  $n_i$  es la abundancia de la especie  $i$ ,  $N$  es la suma de la abundancia (número de individuos) de todas las especies y,  $D$  es una medida de dominancia dada por Simpson. A medida que  $\lambda$  se incrementa, la diversidad decrece y el índice es, por lo tanto, expresado normalmente como  $1-D$ . El valor del índice depende de la riqueza en especies y también de la uniformidad con que los individuos están distribuidos entre las especies (Begon *et al.*, 1987). El índice de Simpson concede mayor importancia a las especies más comunes y abundantes y relativamente menos importancia a las especies menos abundantes y raras, por ello este índice se considera una expresión poco sensible a la riqueza de especies (Krebs, 1985; Magurran, 1989; Peet, 1974).

Simpson (1949) demostró que si dos individuos son tomados al azar de una comunidad finita dada, la probabilidad de que dos correspondan a la misma especie, viene dado por la relación conocida como medida de dominancia de Simpson,  $D$ , expresada anteriormente. Valores altos de  $D$  denotan una dominancia alta y reflejan una confluencia de individuos en pocas especies, mientras que valores pequeños denotan una dominancia baja y reflejan una distribución más uniforme de los individuos entre las especies. De aquí que una comunidad con alta diversidad tenga dominancia baja.

Por otra parte, el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H$ ) considera que los individuos se toman al azar a partir de una muestra infinitamente grande. Este índice supone que todas las especies están representadas en la muestra (Magurran, 1989). Su valor se calcula a partir de la ecuación:

$$\mathbf{H} = - \sum_{i=1}^s P_i (\ln P_i)$$

Donde  $P_i$  es la abundancia relativa de la especie  $i$ , y  $S$  es la riqueza de especies. El valor de  $H$  se encuentra comprendido entre 0 y  $\ln(S)$ , es decir, tiende a cero en comunidades poco diversas y es igual al logaritmo natural de la riqueza de especies en comunidades de máxima uniformidad. Una fuente de error importante proviene de que no se consiga la inclusión de todas las especies de la comunidad en la muestra (Peet, 1974); dicho error se incrementa a medida que la proporción de especies representada en la muestra, con respecto al número total de especies presentes en la comunidad, disminuye (Magurran, 1989).

Aunque como medida de heterogeneidad el índice de Shannon-Wiener considera la uniformidad de la abundancia de especies, es posible calcular por separado medidas adicionales de uniformidad. La diversidad máxima se hallaría cuando todas las especies fueran igualmente abundantes, por lo que la relación entre la diversidad observada y la diversidad máxima puede ser tomada como una medida de uniformidad (Magurran, 1989). La medida de uniformidad de Shannon-Wiener se calcula con la relación:

$$E = \frac{H}{\ln S}$$

El valor de  $E$  fluctúa entre 0 y 1. El valor máximo de 1 ocurre en una situación en la que todas las especies son igualmente abundantes, considerando que todas las especies de la comunidad se han contabilizado en la muestra (Magurran, 1989). Stocker *et al.* (1985) mostraron que el índice de Simpson se encuentra más asociado con la abundancia relativa que con la riqueza de especies, mientras que el índice de Shannon-Wiener establece una buena relación entre riqueza de especies y la abundancia de las mismas. Por esta razón ellos proponen a este último índice como la medida más adecuada para evaluar la diversidad de especies de árboles en los bosques tropicales.

Magurran (1989) hace un análisis de las bondades y limitaciones de los índices de Simpson y Shannon-Wiener. Al respecto menciona que el índice de Shannon-Wiener ha tenido muchas críticas, ya que es una medida muy insensible a las características de la distribución de la abundancia de especies, y de difícil interpretación biológica. Por otra parte, según este autor el índice de Simpson es de gran utilidad para detectar la dominancia de las especies en la comunidad.

Por su parte, Hill (1973), tomando en consideración los índices de diversidad de Simpson ( $\lambda$ ) y de Shannon-Wiener ( $H$ ), propuso tres medidas importantes de diversidad de especies y las representa por los siguientes órdenes:  $N_0$ ,  $N_1$  y  $N_2$ . Donde  $N_0$  es el número total

de especies en la muestra sin considerar la abundancia, por lo tanto  $N_0 = S$ ;  $N_1$  es el número de especies abundantes en la muestra, expresado como  $N_1 = e^H$ , donde  $H$  es el índice de Shannon-Wiener; y  $N_2$  es el número de las especies más abundantes de la muestra, dado por  $N_2 = 1/\lambda$ , donde  $\lambda$  es el índice de Simpson. Estos índices numéricos están relacionados por el número de especies, medido por Hill como número efectivo de especies presentes en la muestra, y difieren sólo en la tendencia a incluir o ignorar las especies raras en la muestra. Considerando las medidas de diversidad de especies propuestas por Hill, el índice de uniformidad más usado en ecología, está dado por la fórmula (Ludwig y Reynolds, 1988):

$$E_1 = \frac{H}{\ln S} = \frac{\ln N_1}{\ln N_0}$$

Peet (1974) y Pielou (1977) expresan esta ecuación como  $J'$  con el mismo significado; esta última autora considera que  $H$  es el valor máximo de diversidad que se puede obtener de todas las especies en la muestra.

El siguiente índice es modificado en razón del índice de Hill. Éste se aproxima a cero cuando una sola especie tiende a ser la más dominante en la comunidad, lo cual es claramente una propiedad deseable para un índice de uniformidad y es por esto preferido (Alatalo, 1981).

$$E_5 = \frac{\left(\frac{1}{\lambda}\right)^{-1} - 1}{e^H - 1} = \frac{N_2 - 1}{N_1 - 1}$$

El índice de uniformidad  $E_5$  es independiente del número de especies en la muestra.

#### 1.4. Hipótesis

La parcela estudiada por Cruz (1997) y la que se estudia en el presente trabajo, son parte de la selva mediana subperennifolia de Santa Gertrudis. La parcela del presente estudio presenta una mayor perturbación natural y estado de desarrollo anterior al de Cruz (1997), por lo que se espera encontrar diferencias en la composición florística, estructura, riqueza y diversidad de especies, entre estas dos porciones de selva. El estado de regeneración natural de la selva de Santa Gertrudis puede deducirse a través del estudio de la fase sucesional de la parcela, de la composición de especies arbóreas más importantes en la comunidad y de la estructura de la vegetación.

Se espera que el patrón general de diversidad de especies observado por otros autores (Bongers *et al.*, 1988; Carabias, 1979; Martínez-Ramos, 1980; Meave del Castillo, 1990),

difiera significativamente entre las selvas altas perennifolias y medianas subperennifolias en México; siendo estas últimas menos diversas que las primeras.

Finalmente si el crecimiento lateral de las ramas de los árboles contribuye al cierre de claros en la selva, es posible que elevados porcentajes de ramificación en algunas especies representen un aspecto importante en la estrategia de regeneración de sus especies.

### **1.5. Objetivos**

- Conocer la riqueza y diversidad de especies arbóreas presentes en una muestra de una hectárea de selva mediana subperennifolia del centro de Veracruz, enriqueciendo así el listado florístico arbóreo de éste tipo de vegetación, y dar una idea del estado de conservación de esta selva sujeta, casi exclusivamente, a perturbaciones naturales.
- Determinar el estado de regeneración natural en una muestra de 1 ha de selva mediana subperennifolia para tratar de entender su estatus sucesional.
- Contribuir a la creación de una base de datos de parcelas permanentes de observación para apoyar el conocimiento de la dinámica de la selva, a corto y mediano plazos.

## **2. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **2.1. Zona de estudio**

#### **2.1.1. Localización**

La zona de estudio se localiza en el municipio de Vega de Alatorre, hacia el Centro del estado de Veracruz. Limita al occidente con los municipios de Nautla, Colipa, Juchique de Ferrer y Alto Lucero, y al oriente con el Golfo de México (Figura 1). La zona, conocida localmente con el nombre de Santa Gertrudis, se ubica dentro de las coordenadas geográficas 19°49'37" y 19°51'50" latitud norte y los 96°32'37" y 96°37'39" longitud oeste, y está enclavada dentro de la Sierra de Juan Martín, justo en la parte Norte de la Sierra de Chiconquiaco. La zona de estudio incluye los poblados de Santa Gertrudis, Los Naranjos, La Mesilla y Centenario. El área es propiedad privada de la familia Hernández desde hace poco más de 100 años. Santa Gertrudis cuenta con una extensión de aproximadamente 1,300 hectáreas, de las cuales, 925 fueron decretadas Zona de Protección Forestal y Fáunica, por decreto presidencial el 16 de agosto de 1982 (Diario Oficial de la Federación, 1982).

En particular, la parcela seleccionada para el presente estudio se localiza aproximadamente a 200 metros del poblado Los Naranjos; tiene por coordenadas geográficas

difiera significativamente entre las selvas altas perennifolias y medianas subperennifolias en México; siendo estas últimas menos diversas que las primeras.

Finalmente si el crecimiento lateral de las ramas de los árboles contribuye al cierre de claros en la selva, es posible que elevados porcentajes de ramificación en algunas especies representen un aspecto importante en la estrategia de regeneración de sus especies.

### **1.5. Objetivos**

- Conocer la riqueza y diversidad de especies arbóreas presentes en una muestra de una hectárea de selva mediana subperennifolia del centro de Veracruz, enriqueciendo así el listado florístico arbóreo de éste tipo de vegetación, y dar una idea del estado de conservación de esta selva sujeta, casi exclusivamente, a perturbaciones naturales.
- Determinar el estado de regeneración natural en una muestra de 1 ha de selva mediana subperennifolia para tratar de entender su estatus sucesional.
- Contribuir a la creación de una base de datos de parcelas permanentes de observación para apoyar el conocimiento de la dinámica de la selva, a corto y mediano plazos.

## **2. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **2.1. Zona de estudio**

#### **2.1.1. Localización**

La zona de estudio se localiza en el municipio de Vega de Alatorre, hacia el Centro del estado de Veracruz. Limita al occidente con los municipios de Nautla, Colipa, Juchique de Ferrer y Alto Lucero, y al oriente con el Golfo de México (Figura 1). La zona, conocida localmente con el nombre de Santa Gertrudis, se ubica dentro de las coordenadas geográficas 19°49'37'' y 19°51'50'' latitud norte y los 96°32'37'' y 96°37'39'' longitud oeste, y está enclavada dentro de la Sierra de Juan Martín, justo en la parte Norte de la Sierra de Chiconquiaco. La zona de estudio incluye los poblados de Santa Gertrudis, Los Naranjos, La Mesilla y Centenario. El área es propiedad privada de la familia Hernández desde hace poco más de 100 años. Santa Gertrudis cuenta con una extensión de aproximadamente 1,300 hectáreas, de las cuales, 925 fueron decretadas Zona de Protección Forestal y Fáunica, por decreto presidencial el 16 de agosto de 1982 (Diario Oficial de la Federación, 1982).

En particular, la parcela seleccionada para el presente estudio se localiza aproximadamente a 200 metros del poblado Los Naranjos; tiene por coordenadas geográficas

19°50'27'' latitud norte y 96°34'25'' longitud oeste, y una altitud de 453 msnm. El terreno que comprende es variable (a manera de mesetas) con una pendiente aproximada de entre 10° y 15°.

### 2.1.2. Clima

Las estaciones meteorológicas consideradas en este trabajo, por ser las más cercanas al sitio de estudio tanto geográfica como altitudinalmente, son Martínez de la Torre (a 151 msnm, una latitud de 20°04' y longitud de 97°03') y Misantla (a 410 msnm, latitud de 19°56' y longitud de 96°50'). Con los datos climáticos de temperatura y precipitación tomados de las estadísticas anuales registradas para la estación de Martínez de la Torre en el período de 1961 a 1989 (excepto 1968) y para Misantla en el período de 1965 a 1987 (IMTA, 1996), se infirió el clima para la zona de Santa Gertrudis (Figura 2).

De acuerdo con García (1973), el tipo climático correspondiente a la región de Santa Gertrudis es (A)Cw(x')(e)w''. Éste se define como un clima semicálido, con temperatura media anual entre 18° y 22°C, y presenta un régimen de lluvias de verano y una proporción de lluvia invernal mayor al 10.2% de la anual, una oscilación de la temperatura entre 7° y 14°C, y dos estaciones lluviosas separadas por una sequía intraestival o canícula que se presenta en agosto, así como una estación seca larga en la mitad fría del año (invierno y primavera). Sin embargo, para Soto y García (1989) esta región parece estar mejor ubicada en el tipo climático (A)C(fm), el cual se define como un clima semicálido húmedo con lluvias todo el año, el mes más seco tiene una precipitación mayor a 40 mm y el porcentaje de lluvia invernal es menor a 18%.

Aunque es importante considerar los dos tipos climáticos; se optó por el derivado de aplicar los criterios de García (1973), ya que éstos permiten una caracterización mejor y más detallada. Además, este sistema de clasificación climática es el más utilizado y ha sido muy útil desde el punto de vista biológico, pues toma en consideración factores a los cuales responde la vegetación, tales como la cantidad de lluvia en la época de sequía y la variación de temperatura entre los meses más calientes y más fríos (Gómez-Pompa, 1978).

#### *Precipitación:*

Gómez-Pompa (1978) considera que la lluvia es el factor ecológico más importante que afecta la vegetación en Veracruz a cualquier altitud. Plantea dos aspectos que deben ser tomados en cuenta respecto a este factor, uno es la cantidad total de lluvia y su distribución a

lo largo del año. La precipitación total anual que se presenta en la región de estudio fluctúa entre 1532.84 mm en Martínez de la Torre y 1844.94 mm en Misantla. La precipitación media mensual es de 127.74 mm en Martínez de la Torre y 153.75 mm en Misantla. En ambas estaciones la distribución mensual de la lluvia a lo largo del año es superior a 70 mm, correspondiendo las más bajas a los meses de marzo y abril. En general, los meses de enero a abril corresponden al periodo de menor precipitación, con cantidades que oscilan entre 71.15 mm (abril) y 117 mm (febrero) en Martínez de la Torre, y entre 72.61 mm (marzo) y 88.78 mm (enero) en Misantla. Contribuyendo a este periodo relativamente seco se encuentran mayo y diciembre, ya que la precipitación media de este periodo es de 95.085 mm. Para Martínez de la Torre el porcentaje de lluvia invernal es de 15.9% y para Misantla de 16.5%, lo que indica que el clima regional se caracteriza por un régimen de lluvias de verano (García, 1973). La estación lluviosa se presenta en los meses de junio, a octubre o noviembre, con una precipitación media mensual de 167.02 mm. En este periodo pueden incluirse los meses de julio y septiembre, en los cuales los valores de precipitación se incrementan, en Misantla llueven 325.21 mm en el mes de septiembre y 204.8 mm en julio, mientras que, en promedio, en Martínez de la Torre llueven 235.35 mm en septiembre y 143.34 mm en julio. Septiembre es el mes con mayores niveles de precipitación, pero también es uno de los meses con mayor variación en los niveles de lluvia (coeficiente de variación en Misantla de 90.8%), manifestando con esto la gran cantidad de lluvia por centímetro cuadrado que llega a caer en Santa Gertrudis en este mes.

### *Temperatura:*

La temperatura media anual de Santa Gertrudis es menor de 22°C (para Martínez de la Torre 21.28°C y 20.16°C para Misantla); ésta es la principal razón por la que aquí se ubica en el tipo climático semicálido. Sin embargo García (1973), registró para estas dos estaciones valores de temperatura media anual superiores hasta en 3°C, lo que cambia el tipo climático a uno más bien cálido húmedo. Estas diferencias dan una idea de la variación de temperatura que se presenta en esta región. La temperatura mínima promedio corresponde a enero y es de 15.9°C en ambas estaciones, mientras que la máxima promedio corresponde a los meses de mayo de 22.9°C en Misantla y junio de 25.19°C en Martínez de la Torre. Las temperaturas máximas registradas para las dos estaciones mantienen la diferencia de aproximadamente 2°C (Martínez de la Torre con 34°C en junio y en Misantla con 32°C para el mes de agosto, que es cuando se presenta la canícula).

De acuerdo con Gómez-Pompa (1978), para entender la distribución de las especies, no son los valores promedio los que tienen mayor significado, sino los valores de las temperaturas extremas, especialmente las temperaturas mínimas extremas. Martínez de la Torre presenta temperaturas mínimas de 3°C y, en Misantla son de 4°C; por esta razón se considera a Santa Gertrudis como una región de variaciones extremas (García, 1973; Soto y García, 1989), pues la oscilación de la temperatura, definida como la diferencia entre la temperatura media mensual de los meses más frío y más caliente es de 7.02°C en Misantla y 9.24°C en Martínez de la Torre. En general, las variaciones térmicas dentro de cada mes no son elevadas, los coeficientes de variación mayores se observan en Misantla en los meses de enero, marzo, abril y diciembre, con entre 15 y 19%. En contraste, en Martínez de la Torre las variaciones más elevadas se presentan en los meses de enero, febrero, marzo y diciembre, con coeficientes de variación de entre 16 y 23%.

En la mitad de la época de lluvias se presenta una disminución en la precipitación, en donde existen algunos días secos y calientes, conocida como canícula o sequía intraestival (Gómez-Pompa, 1966). Desde el punto de vista ecológico, la estación más importante es la época de sequía, la que por otra parte es la época más fría. Asimismo, la cantidad de lluvia durante la época de sequía varía grandemente y de esta variación depende el tipo de vegetación en la región: perennifolia, subperennifolia o caducifolia; la lluvia durante este periodo no es producida por los vientos alisios, sino por masas polares de aire llamadas "nortes" (Gómez-Pompa, 1978).

### **2.1.3. Vegetación**

Al hacer mención a un tipo de vegetación, no solamente se describe una comunidad florística con determinadas características fisonómicas, sino también se hace referencia a ciertas características ecológicas de dicha comunidad (Pennington y Sarukhán, 1998).

El tipo de vegetación en la zona de estudio es una selva mediana subperennifolia (Miranda y Hernández X, 1963). La selva mediana subperennifolia es quizá el tipo de vegetación más extendido en la zona cálido-húmeda de México (Pennington y Sarukhán, 1998). Este tipo de selva está caracterizado porque la altura de los árboles del estrato superior rara vez excede los 30 metros y entre el 25 y 50% de los elementos arbóreos de la comunidad pierden totalmente su follaje en la época seca del año (diciembre a abril), imprimiendo un notable cambio en la fisonomía de la selva (Pennington y Sarukhán, 1998).

La abundancia de lianas es otra característica típica de estas comunidades. Las lianas ascienden por los troncos de los árboles, se ramifican y distribuyen su follaje a veces con profusión sobre la copa de los árboles hospederos. Otra condición claramente visible de la selva es el variado epifitismo que se sucede en troncos, ramas e incluso hojas de los árboles y arbustos (Vázquez-Torres, 1991). Se distinguen tres estratos arbóreos típicos en este tipo de vegetación: uno inferior de 4 ó 5 a 10 ó 12 metros, uno intermedio de 11 ó 13 a 20 ó 22 metros, y uno superior de 21 ó 23 a 30 ó 35 metros (Pennington y Sarukhán, 1998).

La especie que mejor caracteriza a la vegetación de la selva mediana subperennifolia es *Brosimum alicastrum*, asociada frecuentemente con *Manilkara zapota*, *Pimenta dioica*, *Aphananthe monoica* y *Bursera simaruba* (Cruz, 1997). Otras especies importantes en el estrato superior son: *Dendropanax arboreus*, *Carpodiptera ameliae*, *Mastichodendron tempisque* y *Hernandia sonora*. En el estrato medio destacan: *Alchornea latifolia*, *Cupania* spp., *Pimenta dioica*, *Protium copal*, *Trichilia havanensis* y *Zuelania guidonia*; además, se consideran importantes *Castilla elastica*, *Ceiba pentandra*, *Cupania dentata*, *Diospyros digyna*, *Pleuranthodendron mexicana*, *Sapium lateriflorum*, *Swietenia macrophylla* y *Trophis racemosa* (Cruz, 1997; Gómez-Pompa, 1966; Pennington y Sarukhán, 1998). Gómez-Pompa (1966) en su estudio en la región de Misantla, distinguió tres tipos principales de asociaciones primarias para las selvas subperennifolias, definidas por modificaciones tanto climáticas como edáficas, las cuales son: a) selvas de lauráceas, b) selvas de *Pseudolmedia oxyphyllaria*, y c) selvas de *Brosimum alicastrum*.

#### 2.1.4. Geología y Edafología

La Sierra del Chiconquiaco está formada por rocas ígneas extrusivas (principalmente andesita). Los afloramientos más importantes en extensión son rocas sedimentarias y clásticas desde calizas, margas, lutitas y areniscas del Terciario Superior y de menor extensión del Cretácico y Jurásico (Gómez-Pompa, 1966; Carta Geológica de Veracruz E14-3, escala 1:250 000, INEGI-SPP, 1987).

El suelo de Santa Gertrudis contiene derivados de materiales calizos metamórficos muy antiguos o de rocas de origen ígneo. La mayoría de ellos son muy someros y están presentes en terrenos con topografía cárstica. Sus colores oscuros dan una idea de lo abundante que es la materia orgánica, y sus valores de pH son cercanos a la neutralidad (Cruz, 1997). La topografía es variable, desde planicies, lomeríos de poca inclinación hasta monte

con inclinaciones abruptas. Los suelos son principalmente rendzinas derivadas de roca ígnea extrusiva del Cenozoico Superior Clástico y del Pleistoceno reciente (Gómez-Pompa, 1966; Carta Geológica de Veracruz E14-3, escala 1:250 000, INEGI-SPP, 1987). Estos suelos forman un complejo por no presentar horizontes bien desarrollados y por encontrarse sobre rocas en diferentes estados de erosión. Los tipos de suelos más importantes son los derivados de rocas volcánicas y de calizas, ambos tienen influencia en la composición florística; los volcánicos sostienen una flora muy rica debido a la gran cantidad de microambientes que se presentan entre las rocas, mientras que los suelos derivados de rocas calizas son muy delgados, ricos en compuestos de calcio (Gómez-Pompa, 1978).

Las zonas donde la topografía es algo accidentada, con lomeríos de pendientes variables, presentan suelos profundos, ácidos, bien drenados y de textura de migajón arcilloso, con una coloración que va de moreno oscuro hasta moreno amarillento hacia las partes profundas (Gómez-Pompa, 1966). En los suelos planos o lomeríos de poca o mediana inclinación, se presentan suelos de materiales calcáreos a los que se les puede identificar como suelos de “rendzina” debido a la presencia de un horizonte A de color moreno oscuro o casi negro, rico en materia orgánica y en nitrógeno, un contenido de arcilla elevado y una estructura grumosa irregular; bajo este horizonte A se pasa inmediatamente a la roca madre que es de origen sedimentario con gran cantidad de carbonato de calcio (Gómez-Pompa, 1966).

#### **2.1.5. Uso de suelo**

Santa Gertrudis presenta terrenos ocupados por agostaderos, aguajes, cafetales y áreas de fruticultura, así como acahuales de menos de 20 años de edad en los que se practica la ganadería. El área ha sido parcialmente intervenida por sus propietarios, de tal modo que más del 90% del área protegida ha permanecido sin gran impacto humano por más de 100 años. En 1912 se sembró café al sur de Los Naranjos (el poblado más cercano a la parcela establecida) en un área de 20 ha, la cual posteriormente se abandonó. Desde hace 34 años, una porción de 70 ha está dedicada a pastizal para la engorda de ganado en los alrededores de La Mesilla (Lorenia Vega Hernández, com. pers.). Actualmente los poblados de La Mesilla y Los Naranjos no están habitados.

En 1965 el huracán Janneth atravesó Los Naranjos y el bosque donde fue establecida la parcela que aquí se estudia provocando un fuerte disturbio, que abatió mucha de la biomasa en

pie (Sra. Elvira Hernández Ochoa, com. pers.). Esta porción del bosque tiene casi 35 años en proceso de recuperación y regeneración natural y ofrece una buena oportunidad para su caracterización en términos de estructura, composición, y diversidad de especies arbóreas.

La intervención más común dentro de la selva en Santa Gertrudis es la extracción de hojas de palma (*Chamaedorea* sp.), que son cortadas manualmente con navaja, aunque dicha extracción no es a gran escala, resulta interesante realizar análisis a nivel poblacional de las especies de palma, para identificar posibilidades de uso alternativo de tales especies.

## 2.2. Método de estudio

La elección del sitio de estudio se basó en la revisión de las Carta Topográficas E14 B18, Villa Emilio Carranza, Veracruz, a escala 1:50 000 (INEGI-SPP, 1989) y la Carta Geológica E 14-3, a escala 1:250 000, (INEGI-SPP, 1987), así como una fotografía aérea a escala 1:4500, en la que fue localizado el sitio de estudio para el establecimiento de la parcela permanente. Se hicieron varias salidas al campo para asegurar que el sitio seleccionado tuviera bosque continuo y que comprendiera distintas fases de regeneración natural dentro de él. Se seleccionó una porción de bosque de aproximadamente una hectárea (9,900 m<sup>2</sup>) debido a dificultades topográficas, para establecer la parcela permanente de observación. El tamaño de la parcela se estableció con base en estudios realizados tanto en selvas altas perennifolias como medianas subperennifolias de otras regiones de México (Bongers *et al.*, 1988; Sarukhán *et al.*, 1985; Valle-Doménech y Meave del Castillo, 1998; Vázquez-Torres, 1991, Vázquez-Torres *et al.*, 1995; Vera-Caletti, 1988). De acuerdo con estos estudios, parcelas de 1 ha proporcionan una buena aproximación sobre la diversidad de especies arbóreas así como de la estructura de la comunidad, lo que permite una caracterización relativamente rápida y apropiada de extensiones mayores de este tipo de selva.

La parcela fue trazada con la ayuda de un teodolito y una brújula. Tiene una forma rectangular con dimensiones 110 x 90 m debido a la topografía del sitio, sus lados corren paralelos a las orientaciones norte-sur y este-oeste. La parcela se dividió en una retícula de 99 cuadros permanentes de 10 x 10 m. Los cuadros fueron señalados en sus vértices con estacas de metal de 40 cm de largo, clavadas en el suelo, marcadas y enumeradas con etiquetas de aluminio o de plástico, que llevaban cinta plástica de color naranja para hacer más fácil su relocalización durante el muestreo y en futuros censos. Siguiendo las recomendaciones de Dallmeier (1992) y Hubbell y Foster (1983), durante el mapeo de individuos se colocaron

estacas provisionales cada cinco metros para subdividir cada cuadro de 10 x 10 m, en cuatro subcuadros de 5 x 5 m cada uno, facilitando así la localización, censo y toma de datos de todas las especies arbóreas. Dentro de cada subcuadro y con ayuda de cintas métricas, se localizaron, por sus coordenadas cartesianas (x, y), todos los árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) igual o mayor a 1 cm, marcando con números consecutivos cada uno de ellos.

Todos los árboles fueron identificados *in situ* al menos por su nombre común. Se colectaron ejemplares con estructuras reproductoras para su posterior identificación. La gran mayoría de las especies colectadas en la parcela fueron identificadas por el Sr. Ismael Calzada y por consulta de los fascículos de la flora de Veracruz, el libro de Pennington y Sarukhán (1998), el de Chavelas-Polito (1982) y el trabajo de Gómez-Pompa (1966).

Se registró *in situ* el número de individuo, el nombre de la especie, coordenadas (x, y) y DAP; además se hizo una estimación de la altura y se realizaron observaciones que incluyeron el estado de salud de cada árbol (sano, parasitado, muerto, roto, doblado, con o sin epífitas, enredaderas, etc.). Para árboles con contrafuertes, la medida del diámetro se realizó inmediatamente arriba de ellos, mientras que para los árboles ramificados debajo de 1.35-1.40 metros de altura, se tomaron los diámetros de todas las ramas presentes a 1.3 m. Esta metodología es similar a la recomendada y utilizada por Dallmeier (1992), Hubbell (1979), Hubbell y Foster (1983), y Manokaran *et al.* (1990) para otros bosques tropicales.

Una de las ventajas de este método de localización de individuos por coordenadas cartesianas, es que los registros independientes y a intervalos periódicos de tiempo muestran que dicho procedimiento es suficientemente preciso para localizar cualquier árbol dentro de un radio de 0.5 m de su posición verdadera. Esto resulta muy importante, pues, en estudios a largo plazo es altamente factible seguir el destino, patrones de mortalidad, tasas de incremento diamétrico de los individuos mapeados, así como la incorporación de nuevos individuos a la categoría de 1 cm de DAP entre fechas de muestreo y la transición de individuos de una clase diamétrica a la siguiente entre censos; además de servir de base en estudios demográficos de especies particulares. Por otra parte, el mapeo de la posición cartesiana de cada tallo en las parcelas proporciona un medio para analizar el patrón de dispersión espacial de especies individuales dentro de las parcelas y comparativamente entre parcelas y censos (López-Mata, 1994,1995).

### 2.3. Análisis de los datos

En esta investigación el valor de importancia relativa de cada especie (VIR) se estimó a partir de dos parámetros: el área basal relativa y la densidad relativa por unidad de área. El valor de importancia relativa refleja de alguna manera las características de las especies en la comunidad (Cox, 1980). El valor de importancia se obtuvo a partir de la siguiente ecuación:

$$\text{VIR}(\%) = \frac{\text{AB relativa} + \text{Densidad relativa}}{2}$$

donde AB es el área basal,

$$\text{AB relativa por especie} = \frac{\text{AB de la especie}}{\text{AB total}} \times 100$$

$$\text{Densidad relativa por especie} = \frac{\text{Densidad absoluta de la especie}}{\text{Densidad total de las especies}} \times 100$$

donde la densidad absoluta es el número de individuos por área de cada especie, mientras que la densidad total de las especies es el total de individuos de todas las especies.

El área basal de cada árbol se obtuvo con la fórmula:

$$\text{AB} = \pi \left( \frac{\text{DAP}}{2} \right)^2 \quad \text{ó} \quad \text{AB} = \pi r^2$$

donde  $\pi=3.1416$  y  $r$  es el radio del árbol =  $\frac{1}{2}$  DAP.

Para el cálculo de los índices de diversidad de especies se utilizaron los dos índices más ampliamente usados en ecología, el índice de Simpson ( $\lambda$ ) y el índice de Shannon-Wiener (H), usando para su cálculo logaritmo natural; así como los índices de riqueza y uniformidad propuestos por estos autores y por Hill (1973).

La estructura de la comunidad fue analizada siguiendo las recomendaciones de Hubbell y Foster (1987). Las 32 especies del dosel que tienen más de 30 individuos de densidad fueron agrupadas en clases diamétricas cuyos intervalos de clase se duplican progresivamente a cada intervalo, ya que, de acuerdo con estos autores, el crecimiento de árboles jóvenes tiende a ser exponencial. Los intervalos de clase fueron: clase 1, de 1.0 a 1.9 cm de DAP; clase 2, de 2.0 a 3.9 cm de DAP; clase 3, de 4.0 a 7.9 cm de DAP; clase 4, de 8.0 a 15.9 cm de DAP; clase 5, de 16.0 a 31.9 cm de DAP; clase 6, de 32.0 a 63.9 cm de DAP; y clase 7, mayores de 64 cm de DAP. Estas especies pueden por lo menos potencialmente representarse en la mayoría de estas clases. El propósito de tales distribuciones diamétricas es examinar las estructuras

poblacionales por especie y compararlas con las de otros estudios (Cruz, 1997; Hubbell y Foster, 1987). Las implicaciones de tales distribuciones diamétricas podrían dar información sobre el grado de tolerancia de las especies a la sombra y podrían ayudar a elucidar o definir gremios o grupos de especies ecológica y funcionalmente similares (Hubbell y Foster, 1986, 1987).

Por otro lado, se establecieron cuatro clases de altura con el fin de visualizar más detalladamente cómo las especies ocupan los diferentes estratos de la selva. Las clases de altura se seleccionaron con base en las observaciones de campo, y el aspecto fisonómico de la selva: clase 1 o sotobosque, que corresponde a los individuos con alturas menores a 5.0 m; clase 2 o subdosel, de 5.1 a 10.0 m de altura; clase 3 o dosel, de 10.1 a 20.0 m de altura; y clase 4 o dosel superior, para los individuos con alturas superiores a 20 m.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Composición Florística

En el Cuadro 1 se presenta el número total de especies arbóreas que se registraron dentro de la parcela en estudio. Se encontraron 4625 individuos por extrapolación a una hectárea, los cuales representan 108 especies, incluyendo 26 que no fueron determinadas debido a que no fue posible encontrar individuos con estructuras reproductoras para su identificación, y por estar presentes en muy bajas densidades. Las 82 especies identificadas pertenecen a 37 familias.

Las frecuencias absolutas de géneros y especies en las familias encontradas se presenta con mayor detalle en el Cuadro 2, así como el número total de individuos por hectárea en cada una de ellas. La familia mejor representada fue Moraceae con cinco géneros, seis especies y 310 individuos. En segundo término se encuentra la familia Rubiaceae con cinco géneros, cinco especies y 138 individuos. La familia Mimosaceae ocupa el tercer lugar, con cinco géneros, cinco especies y 80 individuos. Ésta es seguida de cuatro familias representadas en tres géneros, que son: Lauraceae con cinco especies y 468 individuos, Myrtaceae con cuatro especies y 243 individuos, Sapindaceae con tres especies y 110 individuos, y Anacardiaceae con tres especies y 19 individuos. Enseguida se distinguió un grupo de once familias que se encuentran representadas por dos géneros, entre las que destacan Euphorbiaceae por presentar cinco especies y, Apocynaceae por tener el mayor número de individuos por hectárea (736). El 50% (19 familias) del total de las familias se encuentran representadas únicamente por un

poblacionales por especie y compararlas con las de otros estudios (Cruz, 1997; Hubbell y Foster, 1987). Las implicaciones de tales distribuciones diamétricas podrían dar información sobre el grado de tolerancia de las especies a la sombra y podrían ayudar a elucidar o definir gremios o grupos de especies ecológica y funcionalmente similares (Hubbell y Foster, 1986, 1987).

Por otro lado, se establecieron cuatro clases de altura con el fin de visualizar más detalladamente cómo las especies ocupan los diferentes estratos de la selva. Las clases de altura se seleccionaron con base en las observaciones de campo, y el aspecto fisonómico de la selva: clase 1 o sotobosque, que corresponde a los individuos con alturas menores a 5.0 m; clase 2 o subdosel, de 5.1 a 10.0 m de altura; clase 3 o dosel, de 10.1 a 20.0 m de altura; y clase 4 o dosel superior, para los individuos con alturas superiores a 20 m.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Composición Florística

En el Cuadro 1 se presenta el número total de especies arbóreas que se registraron dentro de la parcela en estudio. Se encontraron 4625 individuos por extrapolación a una hectárea, los cuales representan 108 especies, incluyendo 26 que no fueron determinadas debido a que no fue posible encontrar individuos con estructuras reproductoras para su identificación, y por estar presentes en muy bajas densidades. Las 82 especies identificadas pertenecen a 37 familias.

Las frecuencias absolutas de géneros y especies en las familias encontradas se presenta con mayor detalle en el Cuadro 2, así como el número total de individuos por hectárea en cada una de ellas. La familia mejor representada fue Moraceae con cinco géneros, seis especies y 310 individuos. En segundo término se encuentra la familia Rubiaceae con cinco géneros, cinco especies y 138 individuos. La familia Mimosaceae ocupa el tercer lugar, con cinco géneros, cinco especies y 80 individuos. Ésta es seguida de cuatro familias representadas en tres géneros, que son: Lauraceae con cinco especies y 468 individuos, Myrtaceae con cuatro especies y 243 individuos, Sapindaceae con tres especies y 110 individuos, y Anacardiaceae con tres especies y 19 individuos. Enseguida se distinguió un grupo de once familias que se encuentran representadas por dos géneros, entre las que destacan Euphorbiaceae por presentar cinco especies y, Apocynaceae por tener el mayor número de individuos por hectárea (736). El 50% (19 familias) del total de las familias se encuentran representadas únicamente por un

género y una especie y un bajo número de individuos por hectárea. Sin embargo Symplocaceae hace la excepción, ya que con sólo un género y una especie tiene un total de 445 individuos por hectárea.

### 3.2. Estructura de la selva

El Cuadro 3 muestra el valor de los atributos estructurales, incluidos el valor de importancia relativa de las especies que se encontraron en la parcela de estudio. En este cuadro se detallaron únicamente las 26 especies con valor de importancia relativa mayores o iguales a 1%, por considerárseles con mayor significado en la estructura de la comunidad. La parcela estudiada está dominada por *Tabernaemontana alba*, pues posee el más alto valor de importancia relativa registrado (VIR=9.85%). Esta especie destaca por su elevado valor de densidad relativa (15.15%), aunque no por su valor de área basal relativa (4.56%). La mayoría de los individuos de *Tabernaemontana alba* son pequeños, tanto en DAP como en altura, aunque también se encuentran ocasionalmente individuos de tallas grandes.

*Bursera simaruba* es la segunda especie más importante, con un valor de importancia relativa de 8.85%. Esta especie representa el caso contrario a *Tabernaemontana alba*, ya que posee un elevado valor de área basal relativa (14.87%) pero una baja densidad relativa (2.83%). Como tercer especie con un valor de importancia relativa grande se encuentra *Dendropanax arboreus* (7.72%) presentando, al igual que *B. simaruba*, un elevado porcentaje de área basal relativa (12.61%) pero un muy bajo valor de densidad relativa (2.83%).

Las tres especies, *T. alba*, *B. simaruba* y *D. arboreus* tomadas juntas, reúnen el 26.4% del total del valor de importancia relativa, por lo que puede decirse que esta comunidad está dominada por estas tres especies. Además si a estas tres especies se les suman los valores correspondientes de importancia relativa de *Litsea glaucescens* (6.07%), *Symplocos coccinea* (5.34%), *Aphananthe monoica* (4.58%), *Manilkara zapota* (2.42%) y *Sapindus saponaria* (2.22%), el total alcanza el 50% del valor de importancia relativa, por lo que puede considerarse que la comunidad está codominada por estas ocho especies en términos de sus densidades y áreas basales relativas.

Son seis las especies con valor de importancia relativa cercanos a 2%, las cuales contienen el 13.44% del total. En general estas especies poseen bajos valores de densidad relativa y de área basal relativa, y son: *Ardisia* sp. y *Pleuranthodendron mexicana* con valores de importancia relativa de 2.56% en ambos casos, *Piper aduncum* (2.23%), *Dipholis*

*salicifolia* (2.04%), *Guazuma ulmifolia* (2.03%) y una especie que no fue identificada, conocida en Santa Gertrudis como “gomilla” (2.02%).

Al siguiente bloque pertenecen once especies con valor de importancia cercanos a 1%, las cuales contribuyen con el 13.3% del total de valor de importancia relativa. Aquí se incluye una especie no identificada, ya que, tiene 1.94% de VIR, se conoce localmente como “ocotillo”. De este grupo sobresale *Croton soliman* pues, con 1.46% de valor de VIR, es una de las pocas especies en donde este valor refleja una equitatividad casi completa entre la densidad relativa (1.21%) y el área basal relativa (1.71%), es decir que los 56 individuos presentan una distribución homogénea de tallos pequeños, intermedios y grandes. También llama la atención *Tabebuia rosea* pues, su VIR (1.14%) es resultado de sólo seis individuos por hectárea, éstos de grandes diámetros pues, alcanza 2.17% de área basal-relativa.

Ochenta y dos especies tuvieron valor de importancia relativa menor a 1.0%. Con valores muy cercanos a uno se encuentra *Calyptrothrix schlechtendaliana* (0.98%), *Wimmeria concolor* (0.94%) y *Prunus capuli* (0.9%). Estas 82 especies reunidas suman un total de 18.42% de valor de importancia relativa, con un total de 970 individuos/ha, 20.51% de densidad relativa y 16.34% de área basal relativa. Estos valores son muy bajos para tantas especies, lo que denota tanto, la baja frecuencia de individuos en cada una de estas especies, como sus diámetros pequeños. Baste mencionar que 22 de estas especies están representadas por solamente un individuo.

Una de las características fisonómica y estructural más importante de las selvas tropicales es la gran cantidad de lianas o enredaderas que suelen presentar los individuos arbóreos, especialmente los integrantes del dosel medio y superior. En la gran mayoría de las especies encontradas en este estudio se observó la presencia de enredaderas, desde escasas hasta muy abundantes; por ejemplo *Tabernaemontana alba* y *Manilkara zapota* presentaron un gran número de sus individuos con enredaderas.

### **3.2.1. Estructura poblacional de las especies con base en sus distribuciones diamétricas**

Con base en las clases diamétricas seleccionadas, se identificaron cuatro patrones generales de estructura poblacional de las especies, los cuales se presentan en la Figura 3. Tales patrones reflejan directamente la estructura poblacional de las especies y pueden indicar el patrón de regeneración natural de las especies en la parcela en estudio.

En el patrón de estructura poblacional tipo I se agrupan aquellas especies que tienen un número elevado de individuos en las clases diamétricas más pequeñas y muy bajo en las clases diamétricas mayores. Hubbell y Foster (1987) llaman a este patrón, distribuciones “jóvenes” por el gran porcentaje de individuos pequeños, esta distribución se asemeja a una “J al revés” (Figura 3). Este patrón de estructura poblacional lo presentan 13 especies: *Ardisia* sp., *Aspidosperma megalocarpon*, *Eugenia colipensis*, *Faramea occidentalis*, “ocotillo”, *Symplocos coccinea*, *Ternstroemia tepezapote*, *Trophis racemosa*, *Castilla elastica*, *Pimenta dioica*, y *Sapium* sp. (Figura 4). De estas especies las nueve primeras son importantes en la estructura de la comunidad.

El patrón de estructura poblacional tipo II presenta una distribución de individuos en las clases muy similar al del patrón tipo I; sin embargo, las especies que presentan estructuras poblacionales tipo II tienen un porcentaje menor de individuos en la clase 1, incrementándose éste en la clase 2, para mostrar después una clara disminución de densidad en las clases siguientes (Figura 3). Seis son las especies agrupadas en este patrón: *Brosimum alicastrum*, *Litsea glaucescens*, *Manilkara zapota*, *Sapindus saponaria*, *Tabernaemontana alba* y *Prunus capuli* (Figura 5). De éstas, las cinco primeras poseen valores altos de VIR; de hecho, *Tabernaemontana alba* resultó ser la principal especie dominante en esta parcela.

Al patrón tipo III corresponden seis especies, las cuales tienen un bajo reclutamiento reflejado en un porcentaje bajo de individuos en las clases diamétricas más pequeñas y más grandes, pero con una alta representación en las clases intermedias (Figura 3). De estas especies *Guazuma ulmifolia*, *Piper aduncum*, *Pleuranthodendron mexicana* y “gomilla” (no identificada) son importantes en la estructura de la comunidad, y las otras dos *Cnidocolus multilobus* y *Nectandra ambigens* no lo son (Figura 6).

En el patrón tipo IV se agrupan las especies que no presentan las distribuciones características de los tipos anteriores, pues aparentemente no tienen un patrón de distribución definido en las clases diamétricas pequeñas, intermedias y grandes (Figura 3). En este patrón se ubican siete especies: *Aphananthe monoica*, *Bursera simaruba*, *Croton soliman*, *Dendropanax arboreus*, *Piper amalago*, *Protium copal*, y *Wimmeria concolor* (Figura 7). A excepción de *Wimmeria concolor*, todas estas especies son estructuralmente importantes en la comunidad.

### 3.2.2. Estratificación vertical de la selva

Los árboles de la selva en estudio alcanzan alturas de entre 20 y 35 m. Se pueden distinguir cuatro estratos arbóreos en la parcela de selva estudiada: sotobosque (alturas  $\leq 5$  m), subdosel (de 5.1 a 10.0 m), dosel (de 10.1 a 20.0 m), y dosel superior (alturas  $>$  a 20.1 m).

En el sotobosque se ubican la mayor cantidad de individuos ( $2577 \text{ ha}^{-1}$ ), que representa el 56% del total de individuos registrados (Figura 8). Esta clase también sobresale por el número de especies que pueden agruparse en ella (92), de las cuales 18 son exclusivas a este estrato. De estas 92 especies, 20 no fueron identificadas, incluyendo tres especies exclusivas a este estrato. En el sotobosque de la selva se encuentra representado el 85.2% de todas las especies encontradas en la parcela, incluidas las 26 especies de mayor importancia estructural. De éstas, algunas sobresalen por el número de individuos, como es el caso de *Tabernaemontana alba*, *Litsea glaucescens*, *Symplocos coccinea*, *Ardisia* sp., *Trophis racemosa*, *Eugenia colipensis* y la especie conocida como "ocotillo" (Cuadro 4).

En el subdosel se ubican 1440 individuos por hectárea, que representan el 31% del total de individuos en la parcela en estudio (Figura 8). Dentro de este estrato se encuentran 66 especies, de las cuales ocho son exclusivas de él. Veintidós de las 66 especies no fueron identificadas, incluyendo dos especies exclusivas de este estrato. Al igual que para el sotobosque, todas las especies importantes en la estructura de la comunidad están presentes en este estrato. Entre las especies más importantes están *Tabernaemontana alba*, *Litsea glaucescens*, *Symplocos coccinea* y *Piper aduncum* (Cuadro 4).

El dosel del bosque agrupa individuos hasta de 20 m de altura, reconocido también por dar la altura característica típica de las selvas medianas. En la parcela de estudio, el dosel de la selva contiene 463 individuos por hectárea, que presentan el 10% del total registrado. Este porcentaje es reunido por 62 especies, una de ellas exclusiva a esta clase (*Casearia corymbosa*). Doce de estas especies no fueron identificadas. Todas las especies importantes en la estructura de la comunidad están representadas en este estrato. Dentro de estas especies se puede nombrar a *Bursera simaruba*, "gomilla", *Trophis racemosa*, *Sapindus saponaria*, *Tabernaemontana alba*, *Dendropanax arboreus* y *Pleuranthodendron mexicana* (Cuadro 4).

Finalmente, el dosel superior de la selva con individuos que sobrepasan los 20 m de altura. Este estrato comprende 145 individuos por hectárea, que representan el 3% del total de la comunidad arbórea. Evidentemente es el estrato menos representado en densidad de individuos y especies; con únicamente 33 especies, de las cuales sólo dos son exclusivas a este

estrato. Cuatro especies de este estrato no fueron identificadas y 17 especies importantes en la estructura de la comunidad se representan en el dosel superior de la selva (Cuadro 4). En este estrato cabe mencionar a *Bursera simaruba*, *Dendropanax arboreus*, *Manilkara zapota* y *Aphananthe monoica*, como las especies con mayor número de individuos en el dosel superior.

En la figura 9 se muestra con mayor detalle la distribución de individuos en los cuatro estratos de algunas especies de importancia estructural en la comunidad. De estas especies destacan *Tabernaemontana alba*, *Trophis racemosa*, *Dendropanax arboreus*, *Manilkara zapota*, y *Aspidosperma megalocarpon*, por presentar los porcentajes más altos de sus individuos en el sotobosque de la selva. Otras especies se distinguen por tener mayor representación vertical en el subdosel y dosel: *Sapindus saponaria*, *Pleuranthodendron mexicana*, *Croton soliman*, *Guazuma ulmifolia*, y “gomilla”.

### 3.3. Índices de diversidad

Según la fórmula de Shannon-Wiener se tiene una diversidad de especies de 3.54 ( $\pm 0.05$ ) usando en el cálculo logaritmo natural; aplicando el índice de Simpson  $\lambda=1-D$ , se obtiene una diversidad de especies de 0.95, y como medida de dominancia  $D=0.053$ ; este valor muy cercano a 0 denota una distribución más o menos uniforme de los individuos entre las diferentes especies de la comunidad.

En cuanto a la riqueza de especies, dada simplemente como el número de especies presentes en la parcela fue de 108.

Los cálculos de los índices de uniformidad varían de acuerdo a diferentes autores. Según Shannon-Wiener se tiene un valor de 0.76. Según las fórmulas propuestas por Hill (1973) se tienen 108 especies ( $N_0$ ); de ellas 34.47 son las especies abundantes en la muestra ( $N_1$ ) y sólo 18.95 son las más abundantes en la muestra ( $N_2$ ). Por tanto, se tienen valores de uniformidad de  $E_1=0.76$  y de  $E_5=0.57$ . Ambos valores son relativamente altos, lo que indica que, según los índices de uniformidad de Hill, existe una considerable regularidad de los individuos distribuidos entre las especies.

### 3.4. Estado de Regeneración Natural de la Selva

#### 3.4.1. Sobre las especies

Para evaluar el estado de regeneración de la parcela en estudio se realizó una investigación sobre el hábitat característico de las especies que se encontraron en la parcela,

especialmente de aquellas más abundantes, o bien las que tuvieron valores de importancia  $\geq$  1%. Sin embargo, también se consideran aquellas especies de poca importancia estructural, para las que se encontró información, por considerar que ello puede dar un acercamiento al estado regenerativo de la comunidad.

En el Cuadro 5 se presenta el listado de las especies arbóreas encontradas en el sitio de estudio, que son clasificadas por diferentes autores como: especies pioneras; especies secundarias, o características de la vegetación secundaria, incluyendo aquí las especies características de los acahuales derivados de selvas de *Brosimum alicastrum*; y finalmente, las especies primarias o que se desarrollan preferentemente como vegetación primaria.

Pocas especies son reconocidas como árboles pioneros, caracterizados por completar su ciclo de vida estrictamente en los claros, pues estas especies requieren de altas intensidades de luz para su desarrollo, incluyendo, la germinación de sus semillas. Por ser árboles fuertemente demandantes de luz se les conoce como heliófilos. Estas especies completan su ciclo de vida en un corto periodo de tiempo, y tienen por lo tanto crecimiento muy rápido. Dentro de este grupo encontramos a *Piper amalago* (Martínez-Ramos, 1985), especie de importancia estructural para la comunidad. Enseguida se encuentra *Cnidoscolus multilobus*, especie pobremente representada en la comunidad y generalmente forma parte de la vegetación secundaria pionera de selvas altas o medianas subperennifolias y de algunos bosques húmedos (Pennington y Sarukhán, 1998). Otra especie, también poco representada, es *Heliocarpus donnell-smithii*; ésta es una de las especies mejor distribuidas y más abundantes en la vegetación secundaria de diversas selvas, y se le agrupa como pionera por presentar crecimiento muy rápido (Pennington y Sarukhán, 1998). *Urera caracasana* es igualmente un árbol pionero (Martínez-Ramos, 1985), pero suele encontrarse también como árbol secundario de selvas de *Pseudolmedia* (Gómez-Pompa, 1966). Por último, *Cecropia obtusifolia* aunque resultó ser poco abundante en la estructura de la comunidad en estudio, es reconocida por ser una de las especies pioneras de vegetación secundaria más abundantes y conspicuas de las zonas tropicales.

Es evidente que un gran número de las especies consignadas en el Cuadro 5 son especies secundarias, o bien que se desarrollan especialmente en vegetación secundaria. Estas especies arbóreas son al menos en una parte de su ciclo de vida demandantes de luz (heliófilas), presentan ciclos de vida un poco más largos que las especies pioneras y van creciendo bajo la copa de los árboles pioneros hasta que estos mueren, lo que hace que se

dispare un crecimiento acelerado de las especies secundarias. Las tres especies codominantes de la comunidad en estudio se agrupan aquí, siendo *Tabernaemontana alba*, la especie más dominante en la comunidad. La siguiente especie es *Bursera simaruba*, también dominante de la comunidad; aunque se regenera en claros de luz, su longevidad le permite persistir como individuo adulto en fragmentos maduros de selva en los que los claros se han recolonizado (Dirzo y Sinaca, 1997). La siguiente especie, también dominante, es *Dendropanax arboreus*, que presenta cierta preferencia por las zonas húmedas y protegidas.

Con valores de importancia no tan importantes se encuentran otras 37 especies secundarias. Entre ellas destacan *Trophis racemosa*, *Piper aduncum*, *Guazuma ulmifolia*, *Castilla elastica*, *Cedrela odorata*, *Pimenta dioica*, *Cnidocolus multilobus*, *Acacia cornigera*, *Inga punctata*, *Coccoloba barbadensis* y *Croton draco*, por estar claramente clasificadas en la vegetación secundaria de selvas altas perennifolias y medianas subperennifolias (Dirzo, Martínez y Sinaca, 1997; Gómez-Pompa, 1966; Koptur, 1991; Pacheco, 1981; Pennington y Sarukhán, 1998; Rzedowski y Equihua, 1987).

Las especies primarias o de vegetación primaria son conocidas como tolerantes a la sombra por no estar condicionadas de manera estricta por los claros de luz para completar su ciclo de vida. Este grupo de especies es el menos diverso y de mayor dominancia estructural. Dentro de él se encuentran especies como *Manilkara zapota*, una especie de gran importancia económica, *Brosimum alicastrum*, *Nectandra ambigens*, *Carpodiptera ameliae*, entre otras. *Nectandra ambigens* forma parte de selvas altas y medianas subperennifolias y es quizá la especie arbórea que predomina en la reserva de Los Tuxtlas, Veracruz (Dirzo, Ibarra-Manríquez y Sanchez-Garduño, 1997; Pennington y Sarukhán, 1998).

Algunas de las especies presentadas en el Cuadro 5 se clasifican en más de una categoría sucesional, tal es el caso de las especies *Brosimum alicastrum*, *Faramea occidentalis* y *Carpodiptera ameliae* tolerantes a la sombra, y que se presentan tanto en vegetación secundaria como en vegetación primaria (Gómez-Pompa, 1966; Martínez-Ramos, 1985). Algunas otras como *Brosimum alicastrum* y *Heliocarpus donnell-smithii*, se justifica su ubicación dentro de las especies secundarias únicamente porque se han encontrado germinando sus semillas en suelos característicos de vegetación secundaria (letra G en el Cuadro 5), aunque ello no significa que la especie sea secundaria. Lo mismo ocurre con *Heliocarpus donnell-smithii*, *Pleuranthodendron mexicana* y *Croton draco*, de las cuales se ha reportado que sus semillas germinan en suelos de vegetación primaria, lo que no las hace

especies primarias (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985); ya que, las condiciones ecológicas que requieren las plántulas para su establecimiento y supervivencia no dependen solamente de las características del suelo.

### 3.4.2. Desarrollo vegetativo de las especies (en términos de presencia de ramas)

En la selva en estudio se observa una elevada presencia de individuos ramificados a la altura del pecho (aproximadamente 1.3 m de altura). Del total de individuos registrados, el 21% (971 ind/ha) están ramificados a esta altura, presentando de 2 a 16 ramas por individuo. Pareciera que este porcentaje de individuos con ramas es poco significativo, pero en realidad es muy importante en esta comunidad si se realiza un análisis más detallado de las 26 especies con valores de importancia relativa igual o mayor a uno.

La Figura 10 presenta una relación de la densidad y porcentaje de individuos ramificados y no ramificados por especie. En la figura 10A, se observan las especies ordenadas de manera descendente por el total de individuos, mostrando además cuántos de ellos no presentan ramificación baja y cuántos sí. Son tres las especies más abundantes en densidad de individuos la primera; es *Tabernaemontana alba*, con un poco más de 200 individuos ramificados; le sigue *Symplocos coccinea* con sólo 50 individuos ramificados y *Litsea glaucescens* con una mayor densidad de individuos con ramas (140 ind. ha<sup>-1</sup>). En las 23 especies restantes se observa una baja densidad de individuos ramificados, las especies con mayor número de éstos son *Ardisia* sp. (56), *Piper aduncum* (95), *Piper amalago* (26), y *Guazuma ulmifolia* (25).

Pero no son estos datos los que resultan más interesantes, sino más bien, el porcentaje de individuos ramificados en cada una de las especies (Figura 10B). En este sentido las especies aquí representadas pueden ser reunidas en dos grupos: 1) especies con mayor porcentaje de individuos ramificados que no ramificados, en el cual se encuentran solamente dos especies *Piper aduncum* con 65% y *Guazuma ulmifolia* con 53% de sus individuos ramificados por hectárea; y 2) especies con mayor porcentaje de individuos no ramificados que ramificados. En el grupo 2 se encuentran las 24 especies restantes importantes para la comunidad, dentro de las cuales se distinguen las tres especies codominantes, *Tabernaemontana alba* y *Dendropanax arboreus* con un porcentaje importante de sus individuos ramificados, 32% y 19% respectivamente; mientras que *Bursera simaruba* presentó tan sólo 8% de individuos ramificados.

## 4. DISCUSIÓN

### 4.1. Composición florística

En la parcela de selva estudiada son pocos los géneros que destacan por tener mayor número de especies que otros: *Ardisia*, *Croton*, *Chamaedorea*, *Eugenia*, *Ficus*, *Malpighia*, *Nectandra*, *Persea*, *Prunus* y *Piper*. De estos diez géneros, a excepción de *Piper* que tuvo tres especies, todos tuvieron dos especies representadas en la zona de estudio; Gómez-Pompa (1966) reporta a *Piper* como un género bien representado en el estrato herbáceo y en el sotobosque de las selvas.

De las familias encontradas en la comunidad (Cuadro 2) Euphorbiaceae, Moraceae, Piperaceae, Tiliaceae, Ulmaceae y Urticaceae se caracterizan por englobar grandes grupos de especies secundarias pioneras que juegan papeles importantes en el ciclo de renovación de las selvas tropicales del mundo (Gómez-Pompa, 1971; Martínez-Ramos, 1980; Van Steenis, 1958). De estas familias, las tres primeras se encontraron con buena representación en cuanto al número de especies por género. De las tres familias florísticamente más importantes en las dos parcelas de Santa Gertrudis, Moraceae se reporta con buena representación en bosques tropicales. Por otro lado, Rubiaceae en esta parcela fue la segunda con importancia florística, mientras que Cruz (1997) para la otra parcela en Santa Gertrudis, la reporta con baja importancia. En la región de Gómez Farías, ésta es una de las familias mejor representadas en esa comunidad de selva (Valiente-Banuet, 1984).

Mimosaceae está bien representada en las selvas medianas subperennifolias de esta región, pues en ambas parcelas de Santa Gertrudis fue una de las más diversas, al igual que en Gómez Farías (Valiente-Banuet, 1984), y en Misantla (Gómez-Pompa, 1966). Sin embargo, Amaranthaceae y Simaroubaceae registradas en esta parcela, no fueron reportadas en la parcela por Cruz (1997); lo cual puede interpretarse como un indicio de que las especies *Iresine herrerae* (Amaranthaceae) y *Picramnia antidesma* (Simaroubaceae) son de requerimientos ecológicos particulares al sitio de selva de Santa Gertrudis que aquí se estudió; así como respuesta a otros factores que pueden también, estar limitando la distribución de las especies (la dispersión, la competencia, la depredación, etc.) y que no se evaluaron en ninguna de las dos parcelas en Santa Gertrudis.

Las 82 especies que se muestran en el Cuadro 1, más las 26 especies no identificadas, caracterizan a sólo una porción pequeña de la selva mediana subperennifolia de Santa

Gertrudis. Para tratar de encontrar una relación de similitud florística entre selvas medianas subperennifolias, subcaducifolias; altas perennifolias y zonas perturbadas de las mismas; se ha elaborado el Cuadro 6, en el que se presenta una relación de las especies encontradas en esta parcela que son comunes con otros estudios en otras selvas de México. Solamente diez especies no se muestran registradas en estos trabajos y ninguna de éstas es importante en la estructura de esta comunidad, pues presentan muy bajos valores de importancia relativa, algunas de estas son: *Calyptanthes schlechtendaliana*, *Casimiroa edulis*, *Daphnopsis mollis*, *Iresine herrerae*, *Persea schiedeana* y *Rondeletia heteranthera*.

Como cabría esperar, es el trabajo de Cruz (1997) con el que hay mayor similitud florística, pues como se ha mencionado anteriormente, las dos parcelas son parte de la selva mediana subperennifolia de Santa Gertrudis, por lo que reconoceremos a la parcela estudiada por Cruz (1997) como la parcela 1 de Santa Gertrudis, y como parcela 2 a la que se estudió en este trabajo. El número de especies comunes a estas dos parcelas de selva se elevó a 46, incluyendo las tres especies que dominan principalmente la comunidad: *Tabernaemontana alba*, *Bursera simaruba* y *Dendropanax arboreus*, aunque en dicho estudio *Bursera simaruba* resultó ser la especie más importante en la comunidad y las otras dos no lo son. De las 22 especies exclusivas a la parcela 2, solamente tres especies con valores de importancia mayores o iguales a uno no fueron registradas en la parcela 1: *Dipholis salicifolia*, *Piper aduncum* y *Piper amalago*. Es importante notar que las 14 especies comunes a estas dos parcelas de Santa Gertrudis, cinco resultaron con valores de importancia  $\geq 1\%$ , éstas son: *Croton soliman*, *Eugenia colipensis*, *Litsea glaucescens* y *Symplocos coccinea*. Las 32 especies que no se presentaron en la parcela 1 y las siete especies reportadas sólo en ésta (*Ceiba pentandra*, *Licaria capitata*, *Bahuinia mexicana*, *Ficus glabrata* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*) pueden hacer referencia a condiciones ecológicas que diferencian estas dos porciones de selva en Santa Gertrudis, tales como la pendiente de los sitios, la composición del suelo, la exposición, la altitud, la intensidad y frecuencia de perturbaciones naturales y factores aleatorios.

Con respecto al bosque tropical siempre verde estudiado por Rzedowski (1963), correspondiente a la región sur-este de San Luis Potosí y sur-oeste de Tamaulipas en los declives de la sierra madre oriental, se tienen en común 20 especies, siete de las cuales son importantes en el presente estudio. Por otro lado, *Croton draco* sólo aparece reportado por Rzedowski (1963) y en el presente estudio. Son 23 especies en común entre la parcela 1 de selva en Santa Gertrudis y la selva mediana subperennifolia de Gómez Farías (Valiente-

Banuet, 1984); algunas de estas especies son: *Annona globiflora*, *Castilla elastica*, *Cnidoscolus multilobus*, *Cojoba arborea*, *Croton draco*, *Eugenia colipensis*, *Persea americana*, *Randia armata*, las cuales fueron reportadas en pocos de los estudios aquí conjuntados.

El número elevado de especies comunes con los trabajos de Rzedowski (1963) y Valiente-Banuet (1984), puede explicarse porque estos sitios pertenecen a la misma franja de bosque húmedo de localización norteña de México.

En la selva alta perennifolia de los Tuxtlas, se han hecho un gran número de estudios en los cuales se han reportado listados florísticos; en el Cuadro 6 se han considerado solamente tres de estos trabajos (Carabias, 1979; Bongers *et al.*, 1988; y Martínez-Ramos, 1980). Resulta interesante el gran número de especies comunes (26 especies) entre esta parcela de Santa Gertrudis y las de Los Tuxtlas. Es con el trabajo de Carabias (1979) con el que se presenta mayor similitud, pues se tienen en total 22 especies en común, repartidas en tres sitios de estudio en: acahual de 5 años (10 especies), acahual de 25 años (12 especies) y selva alta perennifolia no perturbada (15 especies). En este trabajo se registraron ocho de las especies dominantes en la comunidad, algunas de ellas son: *Tabernaemontana alba*, *Bursera simaruba* y *Dendropanax arboreus*, las dos primeras reportadas como especies poco comunes en los acahuales de 5 y 25 años, respectivamente, y *Dendropanax arboreus* registrada también como poco común en la selva alta perennifolia. Este estudio es uno de los pocos en los que se reporta la presencia de *Tabernaemontana alba*, además, cabe hacer notar que la especie *Dipholis salicifolia*, de importancia en la comunidad, sólo ha sido registrada por esta autora en acahuales de cinco años de edad; mientras que en los otros trabajos presentados no está reportada.

Con dos zonas perturbadas de la misma selva de Los Tuxtlas hay sólo 11 especies en común (Martínez-Ramos, 1980), cinco de las cuales son de importancia estructural para la comunidad de Santa Gertrudis: *Bursera simaruba* (con 8 años de perturbación) y *Dendropanax arboreus* (con 20 años de perturbación) principalmente. Con el trabajo de Bongers *et al.* (1988), resultó un número mayor de especies en común (18 especies) con este estudio, de las cuales ocho tiene valores de importancia altos. *Dendropanax arboreus*, *Trophis racemosa*, *Sapindus saponaria*, *Piper aduncum* y *Piper amalago*, son algunas de ellas.

Con la selva mediana subperennifolia de Uxpanapa, Veracruz (Vázquez-Torres, 1991), se tiene sólo 11 especies en común con la parcela de Santa Gertrudis, cinco de ellas

importantes; entre ellas *Bursera simaruba* y *Dendropanax arboreus*. Mientras que, se tienen únicamente cuatro especies en común con la selva alta perennifolia de Chimalapa, Oaxaca, (Vera-Caletti, 1988), y de estas especies sólo *Dendropanax arboreus* es importante en este estudio, las demás son especies poco representadas en Santa Gertrudis.

Se ha integrado en el Cuadro 6, la selva mediana subcaducifolia de “La Vainilla”, Zihuatanejo, Guerrero (Gallardo, 1996), para identificar las especies en común con esta selva y la de Santa Gertrudis que es subperennifolia. Solamente quince especies son comunes entre la selva de “La Vainilla” y esta parcela; un número ligeramente mayor al encontrado con la selva mediana subperennifolia de Uxpanapa, entre ellas se encuentran especies importantes en la estructura de la comunidad.

A pesar de la lejanía geográfica y de tratarse de selvas altas, un número importante de especies son comunes (35 especies) entre la comunidad de Santa Gertrudis y las selvas altas perennifolias de Chiapas, estudiadas por Meave del Castillo (1990) y por Carrillo (1992). Ambos trabajos reportan dos de las tres especies codominantes en la parcela de Santa Gertrudis: *Bursera simaruba* y *Dendropanax arboreus*. Con la selva de los alrededores de Bonampak (Meave del Castillo, 1990), se encuentran en común 31 especies, de las cuales 12 son importantes para la comunidad. *Inga punctata*, *Pleuranthodendron mexicana* y *Ternstroemia tepezapote* son especies compartidas exclusivamente con esta selva y la parcela en estudio. Las especies comunes con comunidades secundarias de la selva Lacandona (Carrillo, 1992), son trece, seis de las cuales son especies importantes para este estudio.

Puede observarse que la especie que se presenta más comúnmente en los bosques húmedos de México es *Cecropia obtusifolia*, que en la parcela en estudio se encontró muy poco representada. Sin embargo, Carabias (1979) la reporta como una especie común, tanto en acahuals de 5 y 25 años como en la selva alta perennifolia no perturbada. Las siguientes especies más comunes en estos bosques son *Dendropanax arboreus*, *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Trophis racemosa* y *Faramea occidentalis*, todas ellas de importancia estructural en la comunidad, de hecho *Bursera simaruba* es la segunda especie codominante. *Cupania dentata* y *Urera caracasana* son dos especies también con buena representación en estos sitios. Le siguen en representación en estos bosques húmedos: *Chamaedorea tepejilote*, *Heliocarpus donnell-smithii*, *Nectandra ambigens*, *Piper amalago* y *Spondias mombim*.

## 4.2. Estructura de la selva

### 4.2.1. Especies de Importancia Estructural para la Comunidad

Como se indicó anteriormente, el valor de importancia relativa (VIR) evalúa la importancia estructural de las especies en la comunidad en términos de densidad relativa y área basal relativa. Debido a que el presente trabajo y el de Cruz (1997) fueron realizados en la región de Santa Gertrudis, aunque en parcelas diferentes con características particulares a cada una, la importancia de las especies será comparada con los resultados obtenidos por ésta autora; esta comparación es válida, ya que se usó la misma metodología en ambos trabajos. Por lo tanto, como en la sección anterior, se hará referencia a la parcela 1, cuando se hable de la porción de selva estudiada por Cruz (1997), y a la parcela 2 cuando se haga referencia a la estudiada en esta investigación.

Son 46 las especies comunes entre las dos parcelas de selva en Santa Gertrudis, lo que podría llevar a pensar que estas parcelas de selva no son muy diferentes estructuralmente. Sin embargo, en la dominancia estructural de las especies sí se observa mayor diferencia (Cuadro 7). Por ejemplo, del listado de 23 especies arbóreas reportadas en la parcela 1, como las más importantes, solamente el 56.5% de éstas se encuentran enlistadas en el Cuadro 3 de la parcela 2; mientras que 10 especies importantes estructuralmente en la parcela 1 no tuvieron valores de importancia altos en la parcela de este estudio: *Sapium* sp., *Ficus glabrata*, *Nectandra ambigens*, *Pimenta dioica*, *Tapirira mexicana*, *Jacquinia aurantiaca* y *Leucaena leucocephala*. Ello es significativo, ya que algunas de estas especies, no están presentes en la parcela 2 (*Casearia sylvestris* y *Ceiba pentandra*). Trece especies de importancia en términos de densidad y área basal relativas se registran aquí que no resultaron importantes en la parcela 1, dos de las primeras cinco con VIR altos: *Litsea glaucescens* y *Symplocos coccinea*, presentando ambas altos porcentaje de densidad relativa (>9%); *Manilkara zapota* con la mayoría de sus individuos de tamaños medios; *Trophis racemosa*; *Piper aduncum*; *Dipholis salicifolia* (especie rica en látex; Standley et al., 1946-66); *Guazuma ulmifolia*; *Eugenia colipensis*; *Aspidosperma megalocarpon*; *Tabebuia rosea*; *Piper amalago* y dos de las especies no identificadas “gomilla” y “ocotillo”.

Resultan importantes las diferencias que existen en los VIR de las especies de gran importancia estructural de las dos parcelas (Cuadro 7). En primer lugar, las especies que dominan una y otra parcela son diferentes. La porción de selva de este estudio está dominada por *Tabernaemontana alba*, ya que esta es la especie que registró el más alto porcentaje de

densidad relativa (15.15%), que da el mayor VIR (9.85%); sin embargo, su porcentaje de área basal es muy bajo (4.6%), ya que la mayoría de sus individuos son de diámetros pequeños, pero la densidad por hectárea es muy alta. Cruz (1997) encontró esta especie con un VIR de 4.2%, dado por un bajo porcentaje de densidad relativa (4.6%) y área basal relativa (3.8%). *Bursera simaruba* es la segunda especie codominante en esta porción de selva, y es la más importante estructuralmente en la parcela 1 (Cuadro 7), dado por pocos individuos pero de grandes diámetros. *Dendropanax arboreus* en la parcela 2 es la tercera con un alto VIR (7.7%) en este estudio, mientras que en la parcela 1 ocupó el octavo lugar de importancia (4.3%). En ambas parcelas los valores de VIR son resultado de porcentajes altos de área basal relativa.

En algunas de las especies con un valor de importancia relativa semejante en ambas parcelas (*Aphananthe monoica*, *Ardisia* sp., *Protium copal*, *Croton soliman*, *Faramea occidentalis*, *Carpodiptera ameliae*, *Ternstroemia tepezapote* y *Brosimum alicastrum*), se observan diferencias importantes, como es el que, en una parcela el VIR este dado por un porcentaje alto de individuos, pero de diámetros pequeños, y en la otra parcela se presente el caso contrario para la misma especie (por ejemplo, *Protium copal*), lo cual sugiere una vez más la diferencia estructural de estas dos parcelas. Estos resultados permiten vislumbrar que, si se observa y evalúa solamente el valor de importancia relativa, no queda claro cual es el valor que tiene mayor significado estructural, sí el de densidad relativa o el de área basal relativa, o ambos.

Con una clara diferencia se encuentra *Pleuranthodendron mexicana*, ya que en la parcela 2 tuvo un bajo VIR, mientras que en la parcela 1 fue muy alto, siendo la segunda especie importante en esa porción de selva; ese alto valor de VIR está dado principalmente por su elevada densidad (774 individuos/ha). Esta densidad es superior al total de individuos registrados aquí para *Tabernaemontana alba*.

El área basal total (43.54m<sup>2</sup>) y la densidad total (5009 individuos ha<sup>-1</sup>) de la parcela 1 son mayores a los valores obtenidos en la parcela 2, no así con la riqueza florística, con 34 especies menos que en la parcela 2. El hecho de que la especie que domina en la parcela 1 *Bursera simaruba*, lo haga especialmente por el valor de área basal relativa (22.63%), el valor más alto de las 74 especies, indica que la estructura de la parcela 1 está compuesta de individuos de grandes diámetros y alturas mayores que en la parcela 2. En contraste *Tabernaemontana alba*, la especie dominante en la parcela 2, tiene el más alto valor de densidad relativa (15.15%) de las 108 especies, mientras que su valor de área basal es

relativamente bajo (4.56%), lo que refleja también parte de la estructura dominante en esta porción de selva, una gran proporción de individuos de diámetros pequeños, dando un aspecto muy cerrado en el sotobosque de la selva, pues es ahí donde se presentan las mayores densidades de individuos.

Estas especies con valores de importancia altos son básicamente las que por su densidad y/o por su área basal, determinan la estructura de la comunidad. Sin embargo, no se les puede restar importancia ecológica a las otras 82 especies, consideradas como especies raras por estar presentes en muy bajas densidades, inclusive algunas de ellas por un individuo, y por tener un área basal pequeña. Las especies raras de esta parcela reúnen un total de 20.5% de densidad relativa y 16.34% de área basal relativa, lo que les da, en términos cuantitativos, muy poca importancia en la estructura de la comunidad. La tendencia a presentar un mayor porcentaje de especies raras (76%) sobre las especies comunes (24%) es una característica compartida en las selvas tropicales húmedas, que ya ha sido reportada anteriormente (Cruz, 1997; Vázquez-Torres, 1991; Vera-Caletti, 1988). A este respecto, Vázquez-Torres (1991) menciona algunas suposiciones que pueden aplicarse a estas especies. Este autor indica que el hecho de encontrar especies con muy baja representación en la comunidad y generalmente en uno sólo de los estratos, sugieren que una vez que estos individuos mueran, la especie se extinguirá localmente, sin que los individuos sean remplazados por otro de la misma especie durante un periodo indefinido, quedando pendientes interrogantes como las siguientes: ¿cómo llegaron esos individuos aquí?, ¿representan el límite marginal de una población más densa de sus correspondientes especies?, ¿representan elementos relictos de una población más densa en esa área o los primeros pioneros con éxito colonizador de poblaciones más numerosas ulteriores?. Para contestar a estas preguntas, o al menos a alguna de ellas, se necesitan estudios más detallados de este grupo de especies raras en cuanto a sus requerimientos biológicos y ecológicos, así como conocimiento de los tipos de vegetación contiguos a la región en estudio. Algunos autores ponen especial atención en sus trabajos a las especies raras por considerar que pueden ser indicadoras de condiciones muy particulares de las zonas, ya que muchas especies raras suelen presentar exigencias de hábitat específicos (Poore, 1968).

Por otro lado, en el Cuadro 8 se dan algunos de los datos reportados en otros estudios en selvas mexicanas, con los cuales resulta interesante hacer una comparación, ya que en algunos de ellos se ha trabajado con límites diamétricos iguales al utilizado en este estudio. Con estos trabajos es posible comparar: la densidad total, área basal total, e incluso densidad

total de especies arbóreas, y como se hará en el capítulo correspondiente los índices de diversidad. Para algunos de los estudios se han realizado los cálculos correspondientes para obtener los datos en un área comparable con la que aquí se usó. Además, también se calculó la densidad total de individuos de este estudio correspondiente a los DAP usados en estos trabajos ( $DAP \geq 3.3, 10.0, 27.5$  y  $28.6$  cm), ésta es una de las ventajas de trabajar con límites diamétricos inferiores muy pequeños.

Utilizando un límite diamétrico igual al usado en esta parcela ( $DAP \geq 1$  cm), y también en 1 ha, pero en la selva alta perennifolia en Los Tuxtlas, Bongers *et al.* (1988) reportaron un área basal total ( $38.1 \text{ m}^2$ ) ligeramente mayor a la registrada en Santa Gertrudis; mientras que la densidad de individuos arbóreos fue considerablemente menor (1202). Esta densidad tan baja de individuos y el valor de área basal, pueden reflejar una parcela con pocos árboles, pero de diámetros grandes, siendo estructuralmente diferente a las dos parcelas de Santa Gertrudis. Otro estudio igualmente comparable es el realizado en la selva alta perennifolia de Yaxchilán, Chiapas (Valle-Doménech y Meave del Castillo, 1998), la porción de selva de Santa Gertrudis y la selva alta de Yaxchilán presentan un número aproximadamente igual de individuos censados (4625 y 4917 individuos, respectivamente). Sin embargo, llama la atención que el área basal que estos autores reportan sea incluso menor a la aquí obtenida, lo que hace pensar que, a pesar de que se trata de una selva alta, los individuos en general son de diámetros pequeños, como los de esta selva, o incluso que hay una mayor proporción de árboles pequeños.

Los valores calculados para una hectárea en los estudios realizados en Sta. María Chimalapa (Vera-Caletti, 1988), censando árboles con  $DAP \geq 27.5$  cm; y en la selva de Uxpanapa (Vázquez-Torres, 1991), censando árboles con  $DAP \geq 28.6$  cm; son comparables con los obtenidos para esta parcela de selva mediana subperennifolia. En ambos estudios los valores de densidad de individuos se encuentran por debajo de los aquí obtenidos para tales diámetros: con  $DAP \geq 27.5$  cm se censaron 162 individuos, y con  $DAP \geq 28.6$  cm, 148 individuos, por lo que se supone que en esta parcela existe un área basal también ligeramente mayor a la reportada por estos autores.

El análisis de las densidades de individuos en los diferentes límites de DAP permitió vislumbrar una vez más la alta proporción de individuos pequeños en la parcela. Prácticamente la mitad de los individuos aquí censados (49.5%) tienen diámetros menores a 3.3 cm, y el 50.5% restante se reparte entre los individuos de diámetros mayores: con  $DAP \geq 3.3$  cm, 2358

individuos; con DAP  $\geq 10$  cm, 846 individuos; con DAP  $\geq 27.5$  cm, 162 individuos; y con DAP  $\geq 28.6$  cm, 148 individuos. Estos resultados justifican la utilización de diámetros pequeños, siempre que el tiempo lo permita, pues si sólo se censan los árboles de diámetros mayores, muchos de los individuos arbóreos y muchas especies no serán considerados, lo que hará que se tenga una visión fragmentada de la comunidad arbórea, y haciendo por ello menos comparables los datos.

Este estudio también puede compararse con el realizado por Hubbell y Foster (1983), sobre la composición de especies arbóreas en una parcela de 50 hectáreas en la Isla de Barro Colorado, Panamá. Estos autores encontraron en 50 hectáreas un total de 238,000 individuos de plantas leñosas con DAP  $\geq 1$  cm, comprendidos en un poco más de 300 especies. En este estudio se encontró un número semejante de individuos con un DAP  $\geq 1$  cm en una hectárea, pues en la Isla de Barro Colorado se registró en promedio la existencia de 4760 individuos por hectárea, una densidad muy similar, a la de 4625 individuos/ha, reportada en este trabajo.

#### 4.2.2. Estratificación vertical

La estructura vertical de esta porción de selva se encuentra claramente dominada por árboles de bajas alturas (menores a 5 m), correspondientes al sotobosque de la selva (Fig. 8). El gran porcentaje de individuos (56%) que aquí se encuentran está dado también por un elevado número de especies (92). De éstas, 18 especies se presentan de manera exclusiva en el sotobosque de la parcela, pues las 74 especies restantes se presentan generalmente también en los estratos más altos. El subdosel es el segundo estrato dominante con 31% de los individuos y 66 especies, de las cuales ocho son exclusivas a este estrato. Como ya se mencionó en los resultados, tanto el sotobosque (56%) como el subdosel (31%) tomados juntos constituyen, en términos generales, el estrato inferior de la selva (< 10m de altura), dando así un alto porcentaje de individuos (87%), siendo por tanto el sotobosque y subdosel los estratos más importantes y dominantes estructuralmente de la parcela en estudio. Más aún, hay que considerar que la especie dominante de ambos estratos, *Tabernaemontana alba*, es también la más importante en términos de densidad y área basal relativas de la selva. La representación de *Tabernaemontana alba* en el sotobosque es de gran importancia en la estructura vertical de la selva, siendo éste el estrato donde la especie se manifiesta mejor (63.4%) con respecto al resto de los estratos (Figura 9). De las especies exclusivas al sotobosque de la selva cabe nombrar a *Chamaedorea tepejilote*, *Chamaedorea* sp., *Psychotria limonensis*, *Malpighia*

*glabra* y *Piper* sp. como las especies típicas al sotobosque, pues, Meave del Castillo (1990) reporta a las palmas y a las especies del género *Piper* como típicas de los estratos más bajos.

Cruz (1997) reporta en el estrato inferior de la porción de su parcela de selva 88.5% de los individuos muestreados, considerando a los árboles menores a 10 m de altura, correspondiendo con los estratos sotobosque y subdosel aquí nombrados. Este porcentaje es muy similar al aquí presentado, incluso ligeramente superior, por lo que podría pensarse en una estructura vertical muy similar para estas dos parcelas. Al parecer, en Santa Gertrudis los árboles más importantes cuantitativamente y, por ende, estructuralmente, son los que poseen alturas menores a los 10 metros. Algunas de las especies que Cruz (1997) presenta en este estrato y que también aquí se registraron en ese intervalo de altura son: *Tabernaemontana alba*, *Dendropanax arboreus*, *Aphananthe monoica*, *Brosimum alicastrum* y *Pimenta dioica*.

En el dosel, con alturas entre 10 y 20 m se encuentra el 10% de los individuos. Este bajo porcentaje puede explicarse porque las especies del dosel, tienen altos porcentajes de individuos en los estratos más bajos (sotobosque y subdosel), individuos que pueden posteriormente crecer y alcanzar el dosel. Es necesario considerar además que, en una superficie caben más individuos pequeños que grandes. Otra posibilidad podría ser que por la perturbación frecuente en la selva, como la caída de ramas de árboles del dosel, se permite la regeneración natural de los individuos del sotobosque, siendo por tanto éstos de tallas menores aún, o bien esa es la altura típica del potencial de crecimiento de estas especies. Basta comparar la baja abundancia de *Bursera simaruba* (una de las especies mejor representadas en este estrato), con solamente 40 individuos, respecto a los presentados para las especies dominantes de los estratos inferiores (Figura 9). El 11% del total de individuos aparecieron en este estrato en la parcela de Cruz (1997), y aunque esta autora no especifica, cuántas especies conforman el dosel, algunas de las que cita son comunes a esta parcela en el dosel de la selva: *Bursera simaruba*, *Dendropanax arboreus*, *Croton soliman*, *Tapirira mexicana* y *Leucaena leucocephala*.

El dosel superior, con los árboles más altos de la selva (> a 20 m) es el menos numeroso, con 3% de los individuos y con sólo 33 especies. Este estrato tiene, algunas especies exclusivas como *Cojoba arborea* y *Spondias mombin*. Este estrato está dominado por dos de las tres especies codominantes de la comunidad: *Bursera simaruba* y *Dendropanax arboreus* (Figura 9) a las que corresponde el 0.65% y 0.44% del total de individuos censados,

respectivamente. Cruz (1997) obtuvo un porcentaje de aquí más bajo para este estrato, de 0.5%, y solamente la especie *Dendropanax arboreus* fue común en ambos estudios.

Después de revisar en conjunto algunos de los datos que presentó Cruz (1997) con los obtenidos en este estudio, puede concluirse que la parcela 2 tiene una representación florística mayor en los estratos de la selva.

#### 4.2.3. Estructura poblacional de las especies

Las distribuciones de los individuos en las clases diamétricas han permitido identificar cuatro patrones diferentes de estructura poblacional de algunas de las especies que constituyen esta comunidad. Hasta hace relativamente poco tiempo, se pensaba que las distribuciones diamétricas de los individuos de las especies, tenían una relación muy directa con el patrón de regeneración de las mismas (Bernhard-Reversat *et al.*, 1980; Pires, 1980); sin embargo, de acuerdo con Hubbell y Foster (1987) los diámetros de tallos revelan que la forma de tales distribuciones no es el índice más adecuado de los requisitos de luz o la etapa sucesional que las especies ocupan.

Evidentemente para un estudio sobre el estado sucesional de una selva pareciera muy sencillo el simple análisis de las distribuciones diamétricas de sus especies; sin embargo, si bien la información que proporcionan es muy útil, resulta muy pobre como única herramienta de análisis, llevando quizá, incluso a aseveraciones erróneas. Lo preferible sería la integración de esta información con un conocimiento biológico amplio de las especies. Pero, si es de gran importancia mencionar algunas de las características de las distribuciones en la definición de la estructura poblacional de las especies de esta parcela.

El gran número de especies agrupadas en el patrón tipo I (13 especies), muestra una de las características estructurales más importantes de la parcela, esto es, la gran cantidad de individuos jóvenes por adulto, por ende, un sotobosque y subdosel dominantes que dan un aspecto cerrado en la selva a bajas alturas. Estas especies tienen una representación continua en la mayoría de las clases, lo que puede ser indicio del buen desarrollo de las especies, aunque como se dijo anteriormente, éste no es un dato concluyente que demuestre que estas especies poseen buena regeneración, ya que, el patrón de regeneración de una especie va mucho más allá de únicamente analizar la estructura poblacional de ésta.

Esta estructura poblacional "joven" (Hubbell y Foster, 1987) es claramente visible en estas especies: *Aspidosperma megalocarpon*, *Carpodiptera ameliae*, *Trophis racemosa*,

*Calytrantes schlechtendaliana* y *Pimenta dioica*, de éstas las primeras tres son importantes en la parcela en estudio. También Cruz (1997), utilizando las mismas clases diamétricas, encontró a *Carpodiptera ameliae*, *Farama occidentalis*, *Pimenta dioica*, *Sapium* sp. y *Ternstroemia tepezapote* con esta distribución. Estas especies pueden ser las mejor caracterizadas como especies con regeneración natural continua, si nos apeamos solamente a la ubicación de las especies en los patrones.

En las selvas maduras, se esperaría encontrar especies intolerantes a la sombra con estructuras poblacionales con un porcentaje muy bajo de individuos "jóvenes" por adulto durante mucho tiempo, ya que en estas selvas grandes claros aparecen con mucho menos frecuencia que claros pequeños (Brokaw, 1982; Hubbell y Foster, 1986, 1987; Martínez-Ramos, 1980). Sin embargo, la mayoría de las especies heliófilas de esta parcela (*Carpodiptera ameliae*, *Castilla elastica*, *Ternstroemia tepezapote*, *Trophis racemosa*, *Pimenta dioica*, etc.) se agrupan en este patrón de estructura poblacional (tipo I: altos porcentajes de individuos jóvenes por adulto), lo cual indica que el sitio está aún bajo proceso de colonización, pues es sujeto de una continua perturbación, y aunque no se hizo una evaluación de los claros en la selva, si se observó que la presencia de claros pequeños y grandes es un carácter muy común. Estos claros permiten el establecimiento de especies demandantes de luz, manteniendo una regeneración continua de éstas. Por lo tanto, la diversidad de la parcela resulta en gran medida de la juventud relativa de los árboles constitutivos de esta comunidad (Martínez-Ramos, 1980).

Las especies con estructura poblacional tipo II son seis especies. Este patrón, muy similar al tipo I, pero con un porcentaje claramente menor en la clase más chica (Figura 5). Las especies con esta distribución diamétrica se encuentran bien representadas en la mayoría de las clases, además de tener un elevado porcentaje de densidad total, como *Tabernaemontana alba*, *Litsea glaucescens*, *Sapindus saponaria* y *Manilkara zapota*, siendo éstas de importancia estructural en esta parcela. Pero ¿por qué estas especies muestran una baja de individuos en la primera clase y luego se comportan como el patrón "joven"? Aparentemente estas especies también presentan una buena regeneración, pero quizá el punto crítico está en la fase de establecimiento, pues son pocos los individuos de entre 1 y 2 cm de DAP. La clase con mayores porcentajes de individuos es la 2 (2 a 4 cm de DAP), lo que podría llevar a pensar que es en ésta en donde los individuos tienen mayor éxito ecológico; pero, la presencia de individuos en las clases siguientes indica que estas especies también presentan buena

regeneración. Sin embargo, como se ha mencionado antes, un análisis a este nivel resulta muy pobre y por lo tanto, poco concluyente, pues ello implica estudios referentes a demografía de las especies. Cruz (1997) obtuvo una estructura poblacional diferente para *Tabernaemontana alba*, teniendo un mayor porcentaje de individuos en las clases intermedias, disminuyendo éste hacia las clases más pequeñas y grandes; entonces según lo argumentado anteriormente esta especie en esa parcela, tiene una baja regeneración.

Seis especies resultaron con estructura poblacional tipo III (Figura 6), las cuales tienen aparentemente bajo reclutamiento, estas especies poseen una densidad total de individuos baja, los porcentajes mayores se conjuntan en las clases diamétricas intermedias. Las especies *Guazuma ulmifolia* y “gomilla” muestran claramente este patrón; *Guazuma ulmifolia* se encuentra distribuida en las primeras seis clases, pero con una evidente carga de individuos en las clases de la 3 a la 5 (de 4 a 31.2 cm de DAP), y muy bajos porcentajes en la clase 1, 2 y 6. Una tendencia muy similar se observó en la “gomilla”, sólo que en esta especie es aún más claro el alto porcentaje de individuos de diámetros intermedios, teniendo muy bajos porcentajes en las clases más pequeñas y en las grandes, de hecho, no hay ningún individuo de 1 a 2 cm de DAP. Este patrón de estructura poblacional puede sugerir que estas especies no se están regenerando, pues los porcentajes más altos de individuos son de diámetros intermedios, lo que hace suponer que estas especies tienen poco éxito en dejar descendencia; quizá existe un banco de semillas abundante, pero porcentajes de éstas son depredadas y tal vez las que logran germinar tengan muchos problemas en el establecimiento y desarrollo hasta diámetros de 1 cm de DAP o mayores. Por lo tanto, también han de existir factores que disminuyen la probabilidad de que individuos de las clases intermedias puedan alcanzar tallas mayores.

Dentro de las siete especies que no presentan ninguno de los tipos anteriores, pero sí una uniformidad en la distribución diamétrica de sus individuos (patrón tipo IV, Figura 7), ya que éstos están presentes en casi todas las clases diamétricas, se distinguen dos de las tres especies dominantes de esta parcela *Bursera simaruba* y *Dendropanax arboreus*. En ambas especies se observó una representación en todas las clases con porcentajes muy similares, a excepción de las clases mayores en donde el porcentaje de individuos no es mayor al 5%. Cruz (1997) encontró también con esta distribución a las especies *Aphananthe monoica* y *Dendropanax arboreus*; aunque esta autora reportó una distribución típicamente “joven” para *Aphananthe monoica*. Estas especies aparentemente mantienen una buena regeneración y sus

distribuciones pueden indicar que estas especies poseen requerimientos ecológicos poco exclusivos.

### 4.3. Diversidad de especies

La diversidad de especies en la selva en estudio fue relativamente baja. La riqueza de especies ascendió a 108 taxa, los valores de los índices de diversidad aplicados fueron, para el de Shannon-Wiener 3.54, y para el de Simpson 0.95. Estos valores de diversidad toman más significado cuando se les compara con los obtenidos en otras selvas de México, en donde se usaron métodos de análisis muy parecidos. En Cuadro 8, que presentan algunos de estos trabajos con mayor significado para el presente estudio. Para hacer una comparación objetiva de los índices de diversidad de Shannon-Wiener, se calculó éste con las tres bases logarítmicas para las dos parcelas de Santa Gertrudis, haciendo un poco más comparables éstas con los valores de este índice en los otros estudios, aunque no entre los estudios.

Tanto en el trabajo de Cruz (1997) como en éste, se presentan valores en los índices de diversidad de Shannon-Wiener muy cercanos a 3.5 (usando logaritmo natural para su cálculo). Sin embargo, existe una diferencia considerable entre ambas porciones de selva en cuanto a la riqueza de especies, ya que éste fue mayor en la parcela del presente estudio (108 especies) y menor en la de Cruz (1997) con 74 especies. El hecho de que la riqueza de especies sea mayor en esta parcela puede ser explicado por la continua perturbación con frecuencia intermedia a que está sujeta, pues Martínez-Ramos (1985) reporta que ésta es una de las causas por las que se puede presentar una mayor cantidad de especies en un lugar. Estos factores causan mayor heterogeneidad espacial en el lugar, proporcionando una mayor variedad de microhábitats, una gama amplia de microclimas, etc., dando cabida a mayor número de especies (Begon *et al.*, 1987). Estas perturbaciones son resultado de la caída de árboles y principalmente de la caída de ramas de los árboles de estratos superiores que abren claros, permitiendo la incorporación de otros individuos a la comunidad arbórea y entre ellos, otras especies que se encuentran en el banco de semillas y de plántulas.

Por otro lado, el valor de uniformidad obtenido es relativamente alto (0.76 según Shannon-Wiener), contrariando a lo que se observó en los valores de importancia relativa, donde es clara la dominancia de unas pocas especies, por lo que los 4625 individuos encontrados se reparten de manera muy asimétrica entre las 108 especies. Del mismo modo, los valores de uniformidad propuestos por Hill (1973), resultaron mayores a 0.5 ( $E_1=0.76$  y

$E_5=0.57$ ), aunque ello no significa una distribución uniforme de los individuos en todas las especies, pues el valor propuesto por el mismo autor ( $N_2=18.95$  para las especies más abundantes) denota una alta dominancia de unas pocas especies en la parcela (Peet, 1974). Se puede interpretar que tales especies dominantes ocupan la mayor parte de los recursos disponibles del sitio, dejando una fracción reducida de los mismos a ser repartida por otras especies representadas por unos cuantos individuos (Martínez-Ramos, 1980). La comparación más fina de los índices de diversidad obtenidos en estas dos parcelas de Santa Gertrudis, es decir, la variación real de las frecuencias de las especies encontradas, permite establecer una clara diferencia entre estas dos porciones de selva en Santa Gertrudis, ya que al aplicar la prueba de "t" (Student) para los índices de diversidad de ambos trabajos (utilizando los datos de las dos parcelas), se demostró que sí existen diferencias significativas entre estas dos porciones de selva ( $t=2.29$ ,  $P < 0.05$ , Zar, 1974).

Las selvas altas perennifolias son comunidades vegetales ricas en especies (Martínez-Ramos, 1980). Las comunidades de selva alta perennifolia que se presentan en el Cuadro 8 poseen una riqueza y diversidad de especies elevada. Tanto en la selva de Los Tuxtlas (Bongers *et al.*, 1988), como en las selvas de Bonampak y Yaxchilán (Meave del Castillo, 1990; Valle-Doménech y Meave del Castillo, 1998), los índices de diversidad y uniformidad son altos. Cabe hacer notar que, respecto a los valores reportados en la selva de Los Tuxtlas, la selva mediana subperennifolia de Santa Gertrudis tiene un valor de diversidad alto, muy parecido al reportado por estos autores (Bongers *et al.*, 1988), además de que ellos también censaron árboles con el mismo límite diamétrico en 1 ha. Sin embargo, comparativamente con la selva de Bonampak, la diversidad registrada en Santa Gertrudis es relativamente baja, considerando también que Meave del Castillo (1990) censo a individuos con  $DAP \geq 3.3$  cm. Mientras que en la selva alta de Sta. María Chimalapa se tiene una diversidad relativamente baja (Vera-Caletti, 1988), causa quizá de que sólo se censaron árboles de diámetros grandes ( $DAP \geq 27.5$  cm), lo que evidentemente deja fuera a muchos de los individuos arbóreos de la comunidad, y por lo tanto también a algunas especies del sotobosque y subdosel.

Mientras que en las selvas medianas subperennifolias registradas en el Cuadro 8, se nota una evidente disminución en los índices de diversidad. La selva de Uxpanapa (Vázquez-Torres, 1991), muestra una diversidad mayor a la registrada en las parcelas de Santa Gertrudis, pero menor a la reportada en Bonampak. La selva de Uxpanapa tiene una diversidad significativamente mayor a la de Santa Gertrudis, ya que se censaron sólo individuos grandes,

mientras que en estas parcelas se incluyeron individuos muy pequeños, por lo tanto existe una mayor probabilidad de tener mayor número de especies. Sin embargo, la riqueza de especies es muy parecida en los dos estudios, pero aparentemente Uxpanapa tiene una mayor uniformidad entre las especies, ya que el valor de dominancia es muy bajo; además la gran mayoría de las especies registradas en la parcela del presente estudio corresponden a individuos pequeños, así que si sólo se consideraran los individuos grandes, seguramente la riqueza de especies sería muy baja.

#### 4.4. Regeneración Natural de la Selva

Las selvas húmedas del mundo se regeneran de manera natural a través del proceso de sucesión secundaria a escalas de resolución espacial y temporal variables. El conocimiento del proceso de regeneración incluye, el registro y conocimiento de la composición florística, abundancia y frecuencia de las especies de zonas de reciente perturbación (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985). La perturbación natural da cabida al recambio o renovación de las especies que conforman el dosel vegetal (Martínez-Ramos, 1985), dando paso a la regeneración natural de la selva.

En la selva estudiada se presenta claramente la dinámica característica de las selvas, explicada por una activa regeneración natural continua dentro de ella. Se encuentran tanto especies pioneras, como especies secundarias y especies primarias, lo cual se explica por la presencia de claros en el dosel debido principalmente a la caída de árboles y ramas de los estratos superiores debido a la acción de vientos fuertes. Este fenómeno permite que se lleve a cabo la sucesión vegetal. Ésta comienza por la colonización de las especies pioneras, las cuales son muy importantes para el desarrollo de la vegetación en el proceso sucesional, pues son las responsables de 1) la transferencia de los nutrientes libres del suelo a la comunidad, reduciéndose su pérdida; 2) del mejoramiento de la estructura edáfica por la producción de gran cantidad de materia orgánica en forma de hojarasca; y 3) de la modificación del microclima que reduce la fluctuación térmica y aumenta la humedad relativa de la atmósfera (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985). Estos cambios permiten el establecimiento de plantas de etapas serales posteriores que más tarde sustituirán a los árboles pioneros en la comunidad.

En esta comunidad, las especies pioneras están representadas por un grupo pequeño de especies incluyendo a *Piper amalago*, *Cnidoscolus multilobus*, *Heliocarpus donnell-smithii*,

*Urera caracasana* y *Cecropia obtusifolia*. Estos árboles completan su ciclo de vida únicamente en los claros de luz, desarrollándose en estos sitios desde el estadio de semilla.

Estructuralmente este grupo de especies es poco importante en la parcela, pues solamente *Piper amalago* resulto con un valor relativamente importante de VIR. Esto es indicio de que, sí bien, existen claros de reciente aparición, la mayoría de éstos se encuentran en proceso de colonización por un grupo de especies representadas por *Piper amalago*, *Heliocarpus donnell-smithii* y *Tabernaemontana alba*, que son típicas de acahuales de hasta 25 años de edad (Carabias, 1979; Carrillo, 1992; Gallardo, 1996; Martínez-Ramos, 1980; Valiente-Banuet, 1984).

La especie *Heliocarpus donnell-smithii* ha sido reportada en los bosques húmedos y en acahuales de hasta 25 años de edad (Carabias, 1979; Cruz, 1997; Meave del Castillo, 1990; Rzedowski, 1963), identificada claramente como especie pionera, la ausencia de fuertes variaciones de temperatura en el suelo de los parches maduros no permite la germinación de especies termoblásticas como las especies de este género (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982; 1985). Esta especie presenta crecimiento muy rápido, y poca ramificación; además de tener una baja densidad en la parcela, la mayoría de los árboles de esta especie poseen diámetros grandes, y suele estar bien representada en la estructura vertical de la selva, pues se encuentra desde el sotobosque hasta el dosel superior, siendo más abundante como árboles del dosel.

Una de las especies pioneras típicas, es *Cecropia obtusifolia*, muy abundante en claros formados por la caída de ramas y árboles dentro de la selva (Álvarez-Buylla, 1997) reportada tanto en acahuales como en selvas altas perennifolias y medianas subperennifolias (Carabias, 1979; Cruz, 1997; Gallardo, 1996; Martínez-Ramos, 1980; Vázquez-Torres, 1991; Vera-Caletti, 1988). Esta especie se establece en claros de luz de gran tamaño. Los claros grandes son poco comunes en esta parcela, y la baja densidad de *Cecropia obtusifolia* se restringe a individuos de entre 16.0 a 63.9 cm de DAP que se observan solamente en el subdosel y dosel (Cuadro 4). Únicamente los individuos establecidos en claros recientemente formados, de 1 ó 2 años, y mayores a 100 m<sup>2</sup> tienen cierta posibilidad de llegar a la madurez (Álvarez-Buylla, 1997). La baja densidad y tamaños de los individuos de *Cecropia obtusifolia* en la parcela es una manifestación de la poca frecuencia de claros grandes > 100 m<sup>2</sup>, por lo que la presencia de esta especie puede indicar la existencia de perturbaciones y aperturas mayores en el dosel de la parcela en el pasado.

Las especies que siguen en la sucesión a las pioneras son las especies secundarias, caracterizadas por ser especies demandantes de luz, con ciclos de vida considerablemente más largos que el de las especies pioneras. Las especies llamadas nómadas (Martínez-Ramos, 1985) también se agrupan aquí, reconocidas por llegar de un estadio de plántula a juvenil y al reproductivo, con la intermediación de los claros. Estos son árboles longevos y suelen alcanzar el dosel más alto de la comunidad. Aunque las especies nómadas parecen beneficiarse de los claros como medios de subsistencia o regeneración, también algunos de sus individuos suelen encontrarse en las selvas maduras o de vegetación primaria. Al parecer los claros son conductos por los cuales estas especies obtienen una posición en los estratos altos de la comunidad (Martínez-Ramos, 1985). Las especies características de esta fase sucesional se agrupan en un conjunto de 40 especies. La mayoría de las especies aquí registradas (Cuadro 5) pertenecen a este grupo de especies, demandantes de luz, lo que proporciona una idea clara de la actividad regenerativa de esta selva. Cabe hacer notar que dentro de las especies secundarias *Tabernaemontana alba* ha sido reportada en acahuales de selva alta perennifolia de 5 años de edad (Carabias, 1979); esta especie es muy abundante en la vegetación secundaria de las regiones tropicales húmedas (Rzedowski y Equihua, 1987), se desarrolla bien en sitios perturbados. Esta especie aunque se encuentra representada en clases de diámetros mayores, un porcentaje muy alto de sus individuos son pequeños tanto en diámetros como en alturas, mostrando una buena regeneración y crecimiento continuo. La especie está presente en todos los estratos de la parcela estudiada, con una considerable proporción de enredaderas en los árboles de los estratos más altos. La dominancia de esta especie está fuertemente influenciada por una abundancia de claros de diferentes tamaños, pero especialmente los de pequeñas dimensiones, pues éstos resultan más comunes que los grandes (Brokaw, 1982). También pudiera ser importante como estrategia de regeneración de esta especie la presencia de ramificación desde ca. 1.3 m de altura, y el rebrote de ramas rotas, pues más del 30% de sus individuos se ramifican de esta manera. El crecimiento lateral activo de sus ramas le permite exponer su copa a la luz y tener una mayor captación de ésta, contribuyendo así al cierre del claro (Martínez-Ramos, 1994).

*Bursera simaruba* es la segunda especie codominante y ha sido reportada por la mayoría de los trabajos realizados en México en regiones tropicales húmedas, entre ellos los realizados en acahuales de diferentes edades (Carabias, 1979; Martínez-Ramos, 1980; Carrillo, 1992; Valiente-Banuet, 1984). *Bursera simaruba* es una especie presente en todas las selvas

tropicales de México (Dirzo y Sinaca, 1997). Se encuentra bien representada tanto horizontal como verticalmente en la parcela, y aunque presenta individuos en todas las categorías diamétricas no se verifica ningún patrón de estructura poblacional; a sus individuos se les encuentra tanto en todos los estratos de la parcela estudiada estando mejor representados en el dosel de la selva. Un porcentaje muy bajo de sus individuos está ramificados, lo que hace pensar que ésta no es una característica biológica de la especie, teniendo por lo tanto, la ramificación poco o ningún significado regenerativo. Cabe hacer notar que esta especie alcanza un porcentaje muy alto de área basal relativa, lo que le confiere el alto valor de importancia relativa. En esta especie la colonización por enredaderas o lianas es baja, pues siendo la competencia por luz, un proceso tan importante en la selva es de esperarse que los árboles heliófilos estrictos hayan desarrollado mecanismos que impidan el crecimiento de lianas sobre sus tallos y copas. Para los árboles, particularmente los pioneros y secundarios, cualquier estructura que reduzca la competencia por trepadoras debe ser muy importante. En el caso de *Bursera simaruba* posee la corteza exfoliativa y un desprendimiento de ramas con gran facilidad. Por otro lado *Cecropia obtusifolia* está asociada a hormigas encargadas de esta misión (Vázquez-Yanes y Guevara-Sada, 1985).

*Dendropanax arboreus*, al igual que *Bursera simaruba*, ha sido reportada en la mayoría de los estudios realizados en las regiones tropicales húmedas de México. Es sumamente abundante tanto en vegetación secundaria como en la primaria, por lo que se le ubica también como especie nómada (Martínez-Ramos, 1985; Pennington y Sarukhán, 1998), ya que su longevidad le permite presentarse como individuo adulto en fragmentos maduros de la selva en los que los claros se han recolonizado (Dirzo y Sinaca, 1997). Presenta una mayor proporción de individuos pequeños que de adultos, aunque éstos últimos también están presentes, tanto en diámetros como en alturas. Aunque se representa en todos los estratos de la selva, la especie tiene una presencia mayor en el sotobosque de la selva. Al igual que *Tabernaemontana alba*, también presenta un porcentaje considerable de sus individuos ramificados (20%), lo que nos hace pensar que la ramificación pudiera ser importante como estrategia de regeneración para mayor captación de luz.

Un gran número de especies de la vegetación secundaria han sido reportadas en acahuales de *Brosimum alicastrum* (Gómez-Pompa, 1966). Entre ellas se pueden nombrar a: *Cupania dentata*, *Guazuma ulmifolia*, *Heliocarpus donnell-smithii*, *Piper aduncum*, *Pleuranthodendron mexicana*, *Protium copal*, *Carpodiptera ameliae*, *Pimenta dioica*,

*Ternstroemia tepezapote*, *Trophis racemosa*, etc. De ellas, las seis primeras tienen valores altos de importancia relativa en la parcela. *Carpodiptera ameliae*, *Pimenta dioica* y *Trophis racemosa* han sido reportadas por varios autores (Carabias, 1963; Carrillo, 1992; Cruz, 1997; Martínez-Ramos, 1980; Meave del Castillo, 1990; Rzedowski, 1963) y las últimas cuatro especies presentan una estructura poblacional "joven" (mayor proporción de individuos jóvenes, disminuyendo éstos hacia las clases mayores), con un gran porcentaje de individuos en el sotobosque y subdosel de la selva.

Finalmente el grupo de especies de la selva madura o vegetación primaria, es reducido; sin embargo, es mayor que el de las especies pioneras. La mayoría de ellas se encuentran también en la vegetación secundaria. Las especies primarias son longevas y de crecimiento lento que se caracterizan por ser tolerantes a la sombra, ya que no están condicionadas de manera estricta a los claros de luz para completar su ciclo de vida. La especie más importante en la comunidad de este grupo es *Manilkara zapota* que ha sido reportada en selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias (Cruz, 1997; Meave del Castillo, 1990; Pennington y Sarukhán, 1998); es generalmente codominante de selvas de *Brosimum alicastrum*, *Aphananthe monoica* y *Carpodiptera ameliae* en el norte de Veracruz y Puebla, y de otras regiones del sureste mexicano (Pennington y Sarukhán, 1998). Es una especie muy apreciada por su látex, usado como materia prima para la elaboración de goma de marcar; por el fruto carnoso, jugoso y muy dulce y por las semillas que se emplean como medicina (Hartshorn, 1991; Rzedowski y Equihua, 1987). En los árboles adultos de *Manilkara zapota* en Santa Gertrudis, no se observa cicatrices o marcas de extracción de látex, lo que indica que la especie no ha sido utilizada para tal fin; tampoco se tiene conocimiento por parte de los propietarios de este tipo de aprovechamiento en la reserva. Esta especie presenta establecimiento continuo lo cual se observa tanto en las clases diamétricas como en las de altura. Los individuos de los estratos dosel y dosel superior presentan una abundante cantidad de enredaderas. Esta especie se puede desarrollar favorablemente en las condiciones lumínicas que se presentan en el interior de la selva. El hecho de que no todas las especies primarias estén bien representadas en las clases juveniles de las selvas, como *Nectandra ambigens*, indica que las condiciones en las que se da el establecimiento y crecimiento de muchas especies, debe estar determinado por condiciones ambientales especiales o infrecuentes en la comunidad, existiendo por tanto, para cada especie factores específicos que determinan la

estructura de edades (Dirzo, Ibarra-Manríquez y Sanchez-Garduño, 1997; Vázquez-Yanes y Guevara-Sada, 1985).

Como se ha visto un número importante de estas especies son consideradas como nómadas (Martínez-Ramos, 1985). Al parecer estas especies son muy comunes en las selvas húmedas y subhúmedas. Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1985) reportan que en estudios realizados en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas se encontró que las plántulas colectadas en ambientes distintos dentro de la selva, a la sombra de especies secundarias y al sol directo, tienen una repuesta totalmente diferente que indica su clara preadaptación a la perturbación de la selva. Estas especies, se pueden comportar como heliófilas ante la apertura de un claro de la selva y como umbrófilas bajo árboles secundarios. Estos autores argumentan que este fenómeno permite entender el proceso de regeneración a través de la evolución de las especies por selección natural, en cada etapa de su ciclo de vida, seleccionando aquellas características que permitieron competir mejor a las especies dentro del proceso de regeneración en las condiciones tropicales cálido-húmedas.

Por otro, lado pudiera ser que estas especies presentes tanto en comunidades de vegetación secundaria como de vegetación primaria, se traten más bien de especies secundarias tardías, que no difieren de las especies denominadas primarias más que en ciertas propiedades que les permiten resistir un poco mejor los drásticos cambios generados por la perturbación, tales como poseer semillas con testa dura y mayor tolerancia a la sequía, ya que algunas especies secundarias tardías son caducifolias. Estas especies se caracterizan por una alta capacidad de propagación vegetativa a partir de restos persistentes después del disturbio; tal es el caso de *Bursera simaruba*, *Spondias mombin* y *Zanthoxylum* spp (Vázquez-Yanes y Guevara-Sada, 1985; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1985).

En las selvas maduras, las especies pioneras presentes se caracterizan por tener una estructura poblacional en donde la clase diamétrica dominante es la de tamaños grandes, ya que no pueden desarrollarse en la sombra; mientras que las especies tolerantes a la sombra, tienen una composición poblacional distinta, siendo mayor el número de individuos en las clases de tamaño más pequeño (Hubbell y Foster, 1987). Este argumento respalda una vez más el hecho de que la porción de selva estudiada no es madura, sino más bien en una etapa sucesional intermedia, fuertemente influenciada por la acción de vientos fuertes y sujeta a perturbaciones permanentes, lo cual se refleja en una regeneración más favorable hacia las especies secundarias más que a las tolerantes a la sombra. Por lo tanto, las especies pioneras y

secundarias son las que presentan un porcentaje mayor de individuos pequeños por adulto. Sin embargo también *Manilkara zapota*, especie tolerante a la sombra, presenta una distribución tipo II, muy similar a la distribución “joven”. Algunas de las especies secundarias tienen mayor proporción de individuos adultos que de pequeños (*Guazuma ulmifolia*), aunque éstas son muy pocas y poco importantes en la comunidad. Esta porción de selva resulta, por tanto, un mosaico en donde existen parches de diferente estado sucesional o regenerativo, si bien en términos generales predomina una fase sucesional intermedia en donde las especies dominantes son en su mayoría especies nómadas o de vegetación secundaria intermedia.

La diversidad registrada en esta selva puede ser explicada también desde el punto de vista de la perturbación continua que ésta sufre, ya que la caída de ramas y árboles puede mantenerla cuando el régimen de disturbio ocurre a niveles intermedios entre; i) aquel que consiste en perturbaciones de alta frecuencia temporal y/o que reduce una fracción elevada de la comunidad; y ii) el régimen de disturbio de baja frecuencia temporal y/o que elimina una fracción pequeña de la comunidad (Connell, 1978; Martínez-Ramos, 1980). En un régimen de perturbación intermedio se favorecen situaciones para la coexistencia de especies que tienen un mayor periodo de reemplazamiento poblacional con especies de bajo nivel competitivo en condiciones de escasez de recursos, promoviéndose así un aumento en la diversidad (Huston, 1979; Strong, 1977). Es evidente que dado el patrón de abundancia de los claros de diferente tamaño en la selva, la composición de especies estará sobrerrepresentada por especies que se establecen en los claros del tamaño más frecuente, los de tamaño pequeño.

## 5. CONCLUSIONES

1. La riqueza de especies arbóreas con DAP  $\geq 1$  cm está representada por 108 especies. Estas especies se encuentran incluidas en 37 familias. Florísticamente las familias más ricas son: Moraceae con cinco géneros y seis especies, y Rubiaceae y Mimosaceae con cinco géneros y cinco especies.
2. Las principales especies codominantes de esta selva son: *Tabernaemontana alba*, *Bursera simaruba*, y *Dendropanax arboreus*. Estas tres especies caracterizan estructuralmente a la comunidad, particularmente *Tabernaemontana alba* que tiene individuos pequeños en diámetro y altura. Otras 23 especies también son importantes en la comunidad tanto en densidad como en área basal.

secundarias son las que presentan un porcentaje mayor de individuos pequeños por adulto. Sin embargo también *Manilkara zapota*, especie tolerante a la sombra, presenta una distribución tipo II, muy similar a la distribución "joven". Algunas de las especies secundarias tienen mayor proporción de individuos adultos que de pequeños (*Guazuma ulmifolia*), aunque éstas son muy pocas y poco importantes en la comunidad. Esta porción de selva resulta, por tanto, un mosaico en donde existen parches de diferente estado sucesional o regenerativo, si bien en términos generales predomina una fase sucesional intermedia en donde las especies dominantes son en su mayoría especies nómadas o de vegetación secundaria intermedia.

La diversidad registrada en esta selva puede ser explicada también desde el punto de vista de la perturbación continua que ésta sufre, ya que la caída de ramas y árboles puede mantenerla cuando el régimen de disturbio ocurre a niveles intermedios entre; i) aquel que consiste en perturbaciones de alta frecuencia temporal y/o que reduce una fracción elevada de la comunidad; y ii) el régimen de disturbio de baja frecuencia temporal y/o que elimina una fracción pequeña de la comunidad (Connell, 1978; Martínez-Ramos, 1980). En un régimen de perturbación intermedio se favorecen situaciones para la coexistencia de especies que tienen un mayor periodo de reemplazamiento poblacional con especies de bajo nivel competitivo en condiciones de escasez de recursos, promoviéndose así un aumento en la diversidad (Huston, 1979; Strong, 1977). Es evidente que dado el patrón de abundancia de los claros de diferente tamaño en la selva, la composición de especies estará sobrerrepresentada por especies que se establecen en los claros del tamaño más frecuente, los de tamaño pequeño.

## 5. CONCLUSIONES

1. La riqueza de especies arbóreas con DAP  $\geq 1$  cm está representada por 108 especies. Estas especies se encuentran incluidas en 37 familias. Florísticamente las familias más ricas son: Moraceae con cinco géneros y seis especies, y Rubiaceae y Mimosaceae con cinco géneros y cinco especies.
2. Las principales especies codominantes de esta selva son: *Tabernaemontana alba*, *Bursera simaruba*, y *Dendropanax arboreus*. Estas tres especies caracterizan estructuralmente a la comunidad, particularmente *Tabernaemontana alba* que tiene individuos pequeños en diámetro y altura. Otras 23 especies también son importantes en la comunidad tanto en densidad como en área basal.

3. De los cuatro estratos verticales identificados como sotobosque, subdosel, dosel y dosel superior, el más importante cuantitativa y estructuralmente es el sotobosque con los árboles de alturas menores a 5 m, ya que alcanza el 56% del total de individuos registrados.
4. De los cuatro patrones identificados de estructura poblacional de las especies en las clases diamétricas, se puede concluir que, esta selva se encuentra representada estructuralmente por una gran proporción de individuos de diámetros pequeños, disminuyendo hacia las clases intermedias y grandes (distribución “joven”, patrón tipo I y II).
5. Esta porción de selva posee una riqueza y diversidad de especies mayor que la reportada por Cruz (1997) en otra parcela de la misma selva. Sin embargo sigue considerándosele con una baja diversidad arbórea comparada con otras selvas húmedas de México como Sta. María Chimalapa, Uxpanapa, Los Tuxtlas y Bonampak.
6. El mantenimiento de la relativamente baja diversidad de especies se explica por la continua perturbación a la que está sujeta la parcela en estudio, ya que en muchos de los trabajos realizados en estos tipos de vegetación y en acahuales, se ha llegado a la conclusión de que la perturbación es una de las principales causas que mantienen tal diversidad, especialmente en las etapas sucesionales intermedias donde la selva se regenera de manera natural.
7. El estatus sucesional de esta selva es básicamente secundario, pues más del 50% de las especies registradas son clasificadas como nómadas y, han sido observadas creciendo en la vegetación secundaria. Otras pocas se han reportado en la vegetación primaria y un bajo porcentaje como pioneras.
8. Esta selva presenta un alto porcentaje de individuos ramificados a la altura del pecho, lo que hace suponer que esta característica pudiera ser reflejo de una estrategia más de regeneración natural de estas especies. Especialmente porque las especies que poseen los mayores porcentajes de ramificación son demandantes de luz, permitiendo su desarrollo lateral, y mayor captación de luz. El crecimiento lateral y la ramificación podrían resultar un factor importante como una estrategia de colonización y llenado vertical de claros, especialmente después de una perturbación por caída de árboles y/o ramas.
9. La porción de selva estudiada es un mosaico de parches en donde se lleva a cabo la regeneración natural, inducida principalmente por una continua perturbación causada esencialmente por la caída de árboles y ramas de los estratos superiores de la selva. Debido

a la presencia de especies pioneras, secundarias y primarias es evidente una activa dinámica sucesional, donde predominan las especies nómadas, pudiendo por ello establecer que esta selva se encuentra en los estadios intermedios de la sucesión, lo que explica en gran medida la riqueza florística que contiene. El elevado porcentaje de individuos pequeños en la selva, le proporciona un potencial regenerativo alto, explicado también, por la continua perturbación natural del sitio; siendo las distribuciones del patrón tipo I típicas de comunidades arbóreas que se están regenerando.

## 6. BIBLIOGRAFÍA

- Alatalo, R.V. 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos* 37: 199-204.
- Álvarez-Buylla, E.R. 1997. *Cecropia obtusifolia* (chancarro). Páginas 109-114. En González-Soriano, E., R. Dirzo y Vogt, C.R. (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Ashton, P.S. 1978. Crown characteristics of tropical trees. Páginas 591-615. En: Tomlinson, P.B. y M.H. Zimmerman (Eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1987. *Ecología: Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Ediciones Omega. Barcelona.
- Bernhard-Reversat, F.C., C. Huttel y G. Lemée. 1980. Estructura y funcionamiento de los ecosistemas del bosque pluvial siempre verde de Costa de Marfil. En UNESCO. *Ecosistemas de los bosques tropicales*. UNESCO, CIFCA París, Madrid.
- Blum, K.E. 1968. Contributions toward the understanding of vegetational development in the Pacific lowlands of Panama. Ph. D. Thesis, Florida State University, Tallahassee, Florida.
- Bongers F., J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 74: 55-80.
- Brokaw, N.V.L. 1982. Treefalls frequency, timing, and consequences. Páginas 233-243. En: E.G. Leigh, Jr. A.S. Rand, y D.M. Windsor (Eds.). *The Ecology of a Tropical forest*. Smithsonian, Washington, D.C.
- Carabias, L.J. 1979. Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálida húmeda de México, Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Carrillo, F.A. 1992. Lluvia de semillas y establecimiento de plántulas en comunidades secundarias de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Castillo-Flores, A. y M. Martínez-Ramos. 1995. Caída de árboles y su variación espacial en el bosque tropical de Chajul, Lacandona, Chiapas. Página 45. En: Libro de resúmenes del XIII Congreso Mexicano de Botánica: *Diversidad Vegetal de México*. Universidad

Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos del 5 al 11 de noviembre de 1995.

- Chavelas-Polito, J. 1982. Catálogo de nombres comunes de plantas, recogidas por la Comisión de Estudios sobre la Ecología de Discóreas. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. No.8 (junio). México, D.F.
- Condit, R., S.P. Hubbell, J.V. Lafrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R.B. Foster y P.S. Ashton. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of tree 50-ha plots. *Jornal of Ecology* 4: 549-562.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Cox, H.A. 1980. Laboratory manual of general ecology. Brown Co. Dubuque, Iowa.
- Cruz, G.N. 1997. Diversidad de especies arbóreas en una selva mediana subperennifolia de Veracruz, México. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, Edo. de México.
- Dallmeier, F. 1992. Long-term monitoring of biological diversity in tropical forest areas: methods for establishment inventory of permanent plot. MAB Digest 11 UNESCO-París.
- Diario Oficial de la Federación. 1982. Decreto por el que se establece la Zona de Protección Forestal y Faúnic en la región conocida como Santa Gertrudis, que se localiza dentro de una superficie de 925-00-00 has., de propiedad particular en el Municipio de Vega de Alatorre, Veracruz. Estados Unidos Mexicanos, Presidencia de la República. México, D.F., lunes 16 de agosto de 1982, p 73-74.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia*; 16:240-247.
- Dirzo, R. y S. C. Sinaca. 1997. *Bursera simaruba* (mulato, palo mulato). Páginas 101-102. En González-Soriano, E., R. Dirzo y Vogt, C.R. (Eds.). Historia Natural de Los Tuxtles. UNAM y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Dirzo, R., G. Ibarra-Manríquez y C. Sanchez-Garduño. 1997 *Nectandra ambigens* (laurel chilpatillo). Páginas 124-129. En González-Soriano, E., R. Dirzo y Vogt, C.R. (Eds.). Historia Natural de Los Tuxtles. UNAM y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.

- Dirzo, R., I.R. Martínez y S. C. Sinaca. 1997. *Acacia cornigera* (cornizuelo). Páginas 87-88. En González-Soriano, E., R. Dirzo y Vogt, C.R. (Eds.). Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Fryxell, A. P. 1992. Flora de Veracruz, Malvaceae. Fascículo 68 (septiembre). Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, y University of California, Riverside.
- Gallardo, C. 1996. N°8. Parque ecológico La Vainilla, Zihuatanejo, Guerrero. En: Diego-Pérez, N. y Fonseca, R.M. (Eds). Estudios florísticos en Guerrero. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Editado por la autora. México, D.F.
- Gómez-Pompa, A. 1966. Estudios botánicos en la región de Misantla, Veracruz. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México, D.F.
- Gómez-Pompa, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica*, 3: 125-135.
- Gómez-Pompa, A. 1978. Ecología de la vegetación del Estado de Veracruz. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, y CECSA. México.
- Gómez-Pompa, A. y B. Ludlow. 1976. Regeneración de los ecosistemas tropicales y subtropicales. Páginas 11-30. En: Gómez-Pompa, A., S. del Amo, C. Vázquez-Yanes y A.B. Cervera (Eds.). Regeneración de Selvas. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos y CECSA. Xalapa.
- Gómez-Pompa, A. y C. Vázquez-Yanes. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. Páginas 1-25. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Volumen II. Instituto Nacional de Investigaciones Sobre Recursos Bióticos Xalapa, Veracruz, México, Editorial Alhambra Mexicana. México.
- Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes y S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: a nonrenewable resource. *Science* 177: 762-765.
- Halffter, G. y E. Ezcurra. 1992. ¿Qué es la Biodiversidad?. Páginas: 3-24. En: Halffter, G. (compilador). La Diversidad Biológica de Iberoamérica I. *Acta Zoológica Mexicana*.

Volumen especial. CYTED-D, Instituto de Ecología, A.C. Secretaría de Desarrollo Social. México, D.F.

Hallé, F., R.A.A. Oldeman y P.B. Tomlinson. 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer-Verlag. Berlin.

Harper, J. L., J. T. Williams y G. R. Sagar. 1965. The behavior of seeds in soil. *Journal of Ecology* 53:273-286.

Hartshorn, G.S. 1991. Plantas, Introducción. Páginas 119-186. En: Janzen, H. (Ed.). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José.

Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.

Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science*. 203: 1299-1309.

Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1983. Diversity of canopy trees in a Neotropical forest and implications for the conservation of tropical trees. Páginas 25-41. En: Sutton, S.J., T.C. Whitmore y A.C. Chadwick (Eds.). *Tropical rain forest: ecology and management*. British Ecological Society Special Publication 2. Blackwell, Oxford.

Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. Páginas 77-96. En: Crawly J.M. (Ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque tropical. *Revista de Biología Tropical* 35 (suplemento 1): 7-22.

Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Amer. Natur.* 113:81-101.

IMTA, 1996. Extractor rápido de información climatológica ERIC. Colección Proyectos IMTA, serie programas. Coordinación de Tecnología Hidrológica y Subcoordinación de Hidrometeorología. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua. Primera edición. México, D.F.

INEGI-SPP, 1987. Carta Geológica de Veracruz E 14-3, escala 1:250 000. Segunda reimpresión. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. México, D.F.

INEGI-SPP, 1989. Carta Topográfica E14 B18, Villa Emilio Carranza, Veracruz, escala 1:50 000. Segunda reimpresión. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. México, D.F.

- Keay, R.W. 1960. Seeds in forest soil. Nigerian Forest Infor. Bull. (New Series) 4: 1-4.
- Koptur, S. 1991. *Inga* (Leguminosae). Páginas 262-264. En: Janzen, H. (Ed.). Historia Natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José.
- Krebs, J.C. 1985. Ecología, estudio de la distribución y la abundancia. Segunda edición. Harla. México, D.F.
- Leigh, G.E. 1986. ¿Por qué hay tantos tipos de árboles tropicales?. En: Leigh, E.G., A.S. Rand y D.M. Windsor (Eds.). Ecología de un bosque tropical, ritmos, estaciones y cambios a largo plazo. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa. República de Panamá.
- Liew, T.C. 1973. Occurrence of seeds in virgin forests top soil, with particular reference to secondary species in Sabah. Malayan Forester 36: 185-193.
- López-Mata, L. 1994. Coexistence of *Quercus* and *Carya* in Natural Upland hardwood Forests of The North Carolina Piedmont. Ph.D. Dissertation. University of North Carolina at chapel Hill, North Carolina.
- López-Mata, L. 1995. Análisis del patrón de dispersión espacial de puntos con aplicaciones en ecología. Manuscrito. Páginas 1-24. Colegio de Postgraduados, Montecillos, Estado de México.
- Ludwig, A.J. y F.J. Reynolds. 1988. Statistical Ecology. A primer on methods and computing. John Wiley & Sons. New York.
- MacArthur, R. y J.H. Connell. 1966. The biology of populations. Wiley International edition.
- MacArthur, R. y E.O. Wilson. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princenton University Press, Princenton. New Jersey.
- Magurran, E.A. 1989. Diversidad Ecológica y su Medición. Ediciones Vedra. Barcelona.
- Manokaran, N., J.V. La Frankie, K.M. Kochremmen, E.S. Quah, J.E. Klahn, P.S. Ashton y S.P. Hubbell. 1990. Methodology for the fifty hectare research plot at Pasoh Forest Reserve. Research pamphlet No. 104. Forest Research Institute Malaysia. Kuala Lumpur. Malasia.
- Margalef, R. 1977. Ecología. Ediciones Omega. Barcelona.
- Martínez-Ramos, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. Páginas 191-239. En: Gómez-Pompa, A. y R.S. del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Volumen II. Instituto Nacional de Investigaciones Sobre Recursos Bióticos Xalapa, Veracruz, México, Editorial Alhambra Mexicana. México, D.F.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. Boletín de la Sociedad Botánica de México 54: 179-224.
- Meave del Castillo, J. 1990. Estructura y composición de la selva alta perennifolia de los alrededores de Bonampak. Colección Científica, serie Arqueología, Instituto Nacional de Antropología e Historia y CONACULTA. México, D.F.
- Méndez, B.A. y M. Martínez-Ramos. 1998. Sucesión secundaria de la selva húmeda en áreas adyacentes a la "Reserva de la Biósfera Montes Azules" y sus implicaciones para la conservación. Página 130. En: Libro de resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica: Diversidad y Conservación de los recursos Vegetales en Latinoamérica. Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México, del 18 al 24 de octubre de 1998.
- Miranda, F. y E. Hernández, X. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28: 29-179.
- Nee, M. 1984. Flora de Veracruz, Ulmaceae. Fascículo 40 (octubre). Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz. México.
- Odum, P. E. 1984. Ecología. Interamericana. México, D.F.
- Oldeman, R.A. 1978. Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. En: Tomlinson P.B. y M.H. Zimmermann. (Eds.). Tropical Trees as Lining Systems. Cambridge university Press. Londres.
- Pacheco, L. 1981. Flora de Veracruz, Ebenaceae. Fascículo 16. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz.
- Peet, R.K. 1974. The measurement of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 5: 285-307.
- Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México, manual para la identificación de las principales especies. Segunda edición. UNAM y Fondo de Cultura Económica. México, D.F.

- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *American Naturalist* 100: 33-46.
- Pielou, E.C. 1977. *Mathematical Ecology*. Wiley Nueva York.
- Pires, J.M. 1980. El ecosistema forestal del Amazonas brasileño: descripción, funcionamiento y necesidades de investigación. En: UNESCO. *Ecosistemas de los bosques tropicales*. UNESCO, CIFCA París, Madrid.
- Poore, M.E.D. 1968. Studies in Malaysia rain forest. I. The forest on the Triassic sediments in Jengka Forest Reserve. *Journal of Ecology* 56: 143-196.
- Quero, J. H. 1994. *Flora de Veracruz, Palmae*. Fascículo 81. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, y University of California Riverside, C.A.
- Rzedowski, J. 1963. El extremo boreal del bosque tropical siempre verde en Norteamérica continental. *Vegetatio*, 11 (4): 173-198.
- Rzedowski, J. y M. Equihua. 1987. *Atlas Cultural de México, Flora*. Instituto de Ecología, A.C., SEP, INAH, Planeta. México.
- Salazar G.M.A. y M. Martínez-Ramos. 1998. Dinámica de la vegetación del sotobosque en sitios cerrados de una selva húmeda. Página 82. En: Libro de resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica: *Diversidad y Conservación de los recursos Vegetales en Latinoamérica*. Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México, del 18 al 24 de octubre de 1998.
- Sánchez-Vindas, P.E. 1990. *Flora de Veracruz, Myrtaceae*. Fascículo 62 (octubre). Instituto de Ecología. A.C., Xalapa, Veracruz, y University of California Riverside, C.A.
- Sarukhán, J., D. Piñero y M. Martínez-Ramos. 1985. Plant demography: a community-level interpretation. Páginas 17-31. En: White, J. (Ed.). *Studies on plant demography, a festschrift for John L. Harper*. Academic Press. Londres.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Sosa, V. 1979. *Araliaceae*. Fascículo 8. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz.
- Soto, E.M. y E. García. 1989. *Atlas climático del estado de Veracruz*. Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz. México.

- Standley, P.C., J.A. Steyermark y L.O. Williams. 1946-66. Flora of Guatemala. Fieldiana Botany, Vol. 24, Chicago Nat. Hist. Mus. Parts I-VIII. Chicago.
- Stocker, G.C., G.L. Unwin y P.W. West. 1985. Measurements of richness, evenness and diversity in tropical rain forest. *Australian Journal of Botany* 33: 131-137.
- Strong, D.R. 1977. Epiphyte loads, treefalls and perennial forest disruption: a mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. *Journal of Biogeography* 4: 215-218.
- Sukumar, R., H.S. Dattaraja, H.S. Suresh, J. Radhakrishnan, R. Vasudeva, S.R. Nirmala y N.V. Joshi. 1992. Long-term monitoring of vegetation in a tropical deciduous forest in Mudumalai, southern India. *Current Science* 62: 608-616.
- Symington, C.F. 1933. The study of secondary growth on rain forest sites in Malaya. *Malayan Forester* 2: 107-117.
- Toledo, V.M. 1969. Diversidad de especies en las selvas altas de la planicie costera del Golfo de México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Valiente-Banuet, A. 1984. Análisis de la vegetación de la región de Gómez Farías, Tamaulipas. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Valle-Doménech, A. y J. Meave del Castillo. 1998. Análisis estructural de una parcela de una hectárea de selva alta perennifolia en Yaxchilán, Chiapas, México. Página 66. En: Libro de resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica: Diversidad y Conservación de los recursos Vegetales en Latinoamérica. Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México, del 18 al 24 de octubre de 1998.
- Van Steenis, C.G.G.J. 1958. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: The biological nomad theory. PROC. KANDY SIMPOSIUM. UNESCO: 212-18.
- Vázquez-Torres, M. 1991. Flora vascular y diversidad de especies arbóreas del dosel superior (en una muestra de selva alta sobre substrato cársico en la zona de Uxpanapa). Universidad Veracruzana. Textos Universitarios. Xalapa, Veracruz.
- Vázquez-Torres, M. y P. Moreno-Casasola. 1995. Regeneración natural en dos muestras de selva alta perennifolia en el Volcán San Martín Pajapan, Veracruz. Página 67. En: Libro de resúmenes del XIII Congreso Mexicano de Botánica: Diversidad Vegetal de

México. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos del 5 al 11 de noviembre de 1995.

- Vázquez-Torres, M., Martínez-Gándara y R. Acosta Pérez. 1995. Análisis estructural del componente arbóreo de una hectárea de selva alta perennifolia en la Sierra de Santa Marta, Veracruz. *Revista de la Universidad Veracruzana. La Ciencia y el Hombre* (7) 20: 65-81.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiologia Plantarum* 56: 295-298.
- Vázquez-Yanes, C. y S. Guevara-Sada. 1985. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. Páginas 67-78. En: Gómez-Pompa, A. y R.S. del Amo (Eds.). *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Volumen II.* Instituto Nacional de Investigaciones Sobre Recursos Bióticos Xalapa, Veracruz, México, Editorial Alhambra Mexicana. México, D.F.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1985. Posibles efectos del microclima de los claros de la selva, sobre la germinación de tres especies de árboles pioneros: *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus donnell-smithii* y *Piper auritum*. Páginas 241-253. En: Gómez-Pompa, A. y R.S. del Amo (Eds.). *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Volumen II.* Instituto Nacional de Investigaciones Sobre Recursos Bióticos Xalapa, Veracruz, México, Editorial Alhambra Mexicana. México, D.F.
- Vera-Caletti, P. 1988. Diversidad de especies en una selva alta perennifolia de Santa María Chimalapa, Oaxaca. Tesis profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM. México, D.F.
- Walter, H. 1977. Zonas de vegetación y clima, breve exposición desde el punto de vista causal y global. Ediciones Omega. Barcelona.
- Whitmore, T.C. 1975. Tropical rain forests of the far East. Clarendon Press, Oxford.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Zar, H.J. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, INC. Londres.

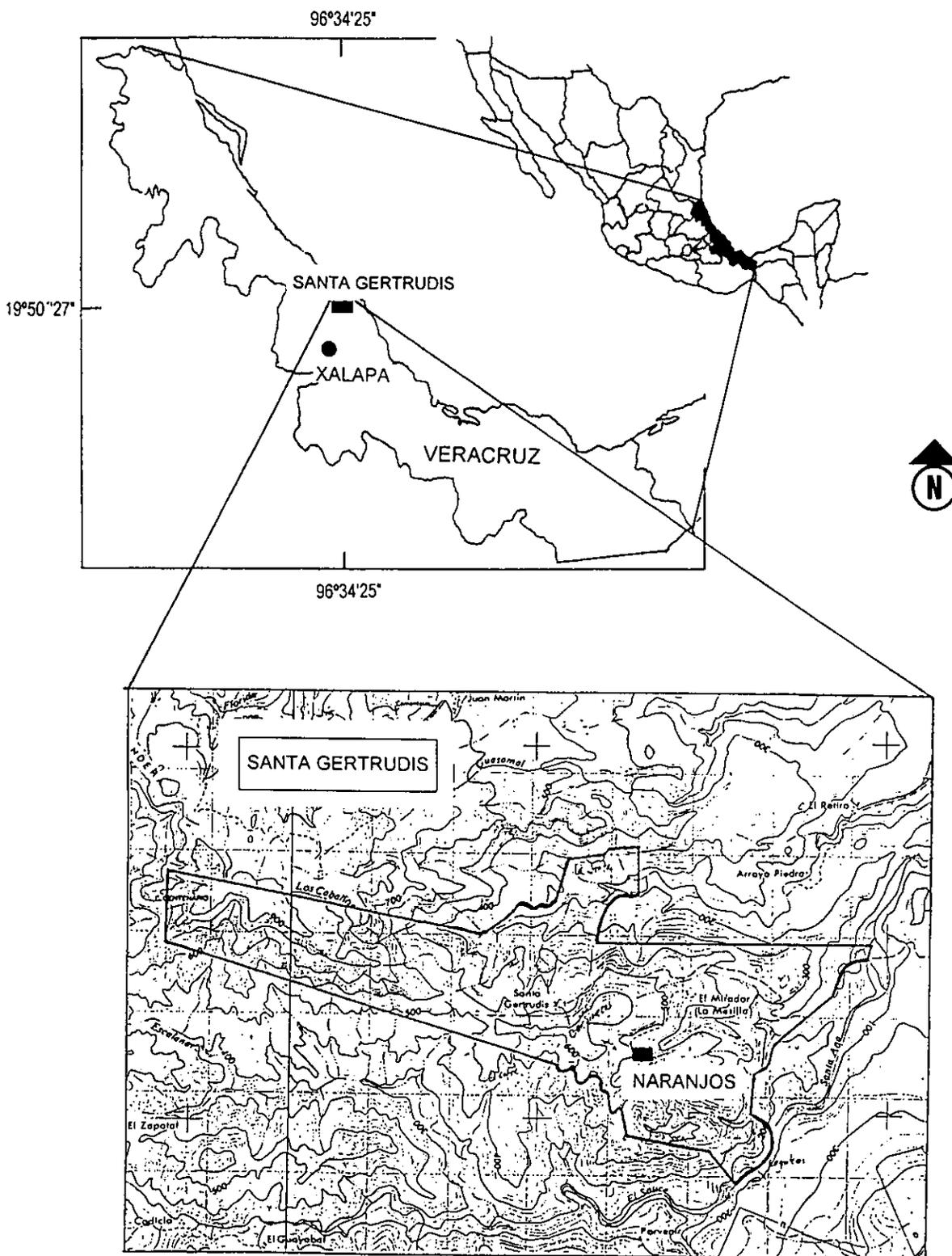


FIGURA 1. Localización geográfica de la zona de protección forestal y faúnica Santa Gertrudis y de la parcela de estudio (Naranjos), en el Municipio de Vega de Alatorre, Veracruz.

Martinez de la Torre (151 msnm)

21.28°

127.74 mm

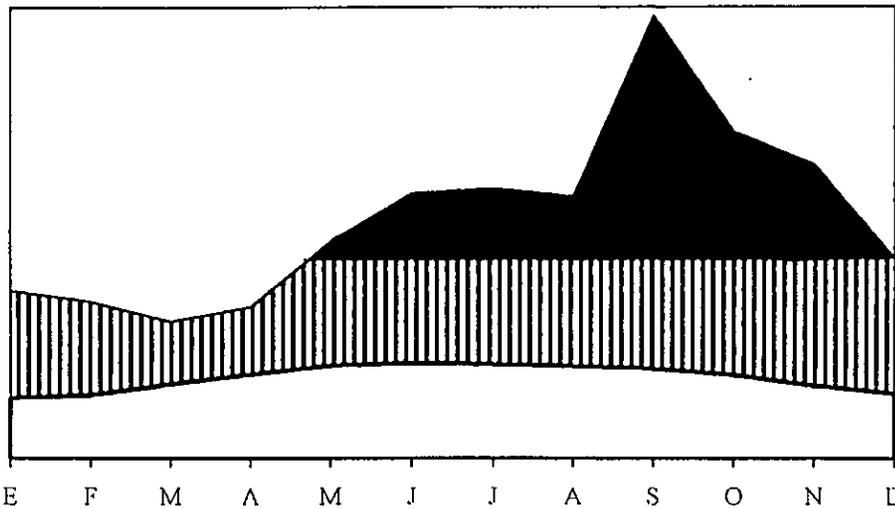
(28) i 34.0°

h 34.0°

J 9.24°

f 3.0°

g 3.0°



C.V. (%)	Temp.	22.6	18.3	15.7	11.0	9.4	10.0	6.8	6.0	7.5	10.2	14.8	19.3
C.V. (%)	Pp.	57.8	55.7	90.9	86.6	86.0	64.2	71.9	68.0	56.8	52.1	64.2	44.8

Misantla (410 msnm)

20.16°

153.75 mm

(23)

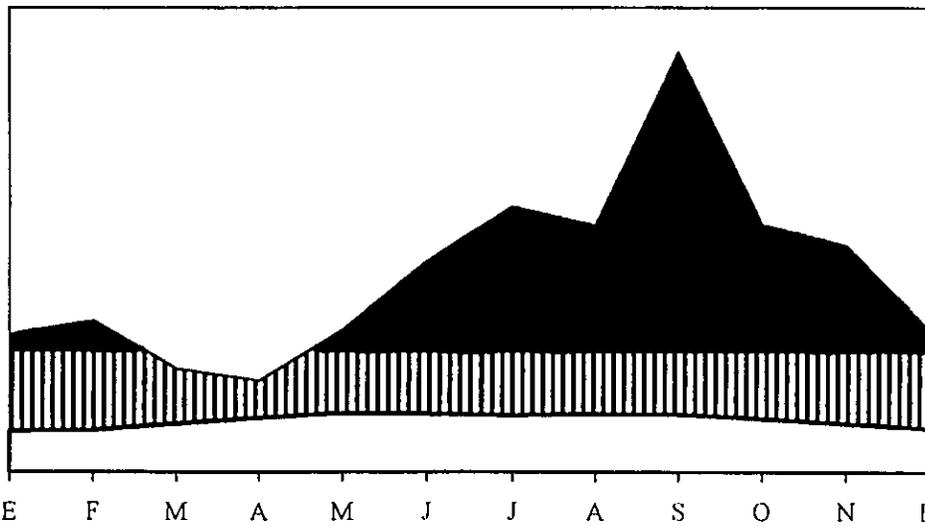
32.0°

29.0°

7.02°

4.0°

4.0°



C.V. (%)	Temp.	18.8	14.8	16.5	15.3	14.3	14.3	12.9	9.5	10.0	11.4	5.3	16.3
C.V. (%)	Pp.	64.2	59.3	57.4	72.3	97.6	64.4	45.6	49.5	90.8	60.2	79.4	51.4

FIGURA 2. Diagramas ombrotérmicos (Walter, 1977), de las dos estaciones meteorológicas más cercanas al sitio de estudio: Martínez de la Torre (de 1961 a 1989), y Misantla (de 1965 a 1987). En las abscisas se presentan los meses del año y en las ordenadas los valores de temperatura a intervalos de 10°C y la precipitación a cada 20 mm. Los datos representan: f = mínima diaria del mes más frío; g = temperatura mínima registrada; h = máxima diaria del mes más frío; i = temperatura máxima registrada; J = oscilación diaria media de la temperatura. En los recuadros inferiores de los diagramas se muestran los coeficientes de variación mensual (C.V., %) de la temperatura y la precipitación.

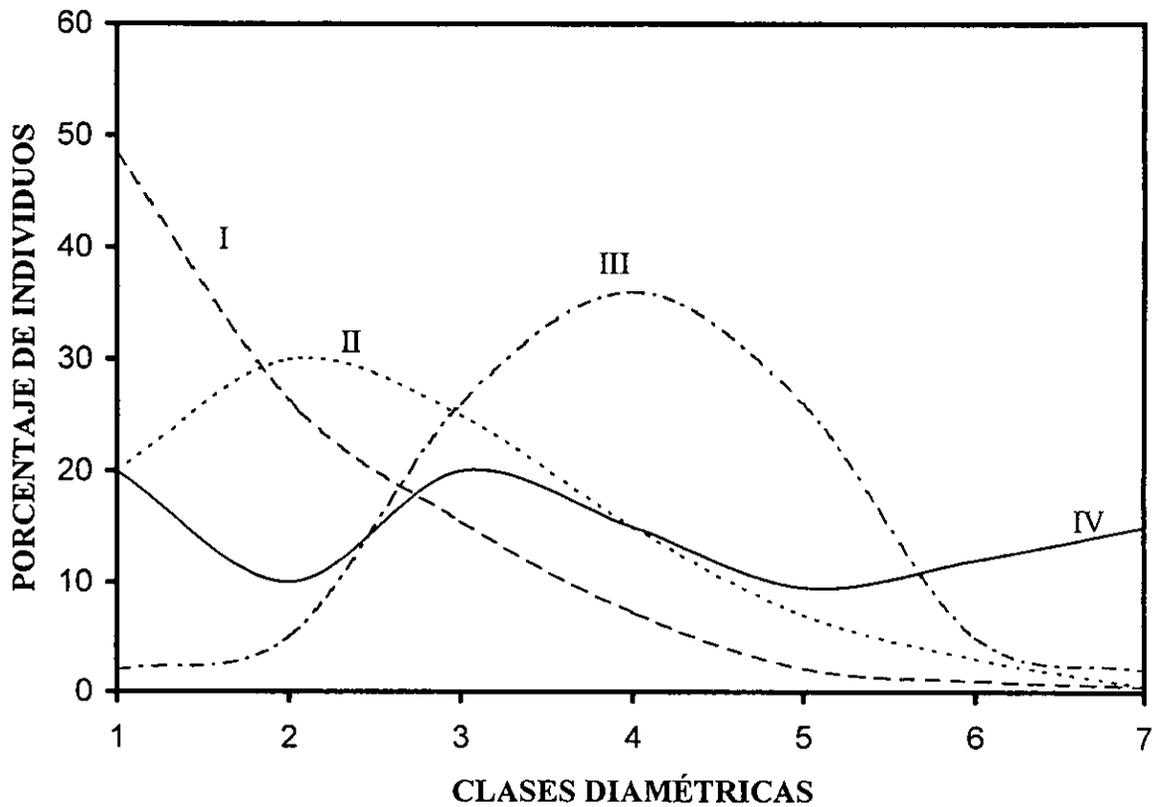


FIGURA 3. Patrones de estructura poblacional (I, II, III y IV) identificados en las especies presentes en la parcela de estudio, las cuales tienen más de 30 individuos de densidad absoluta.

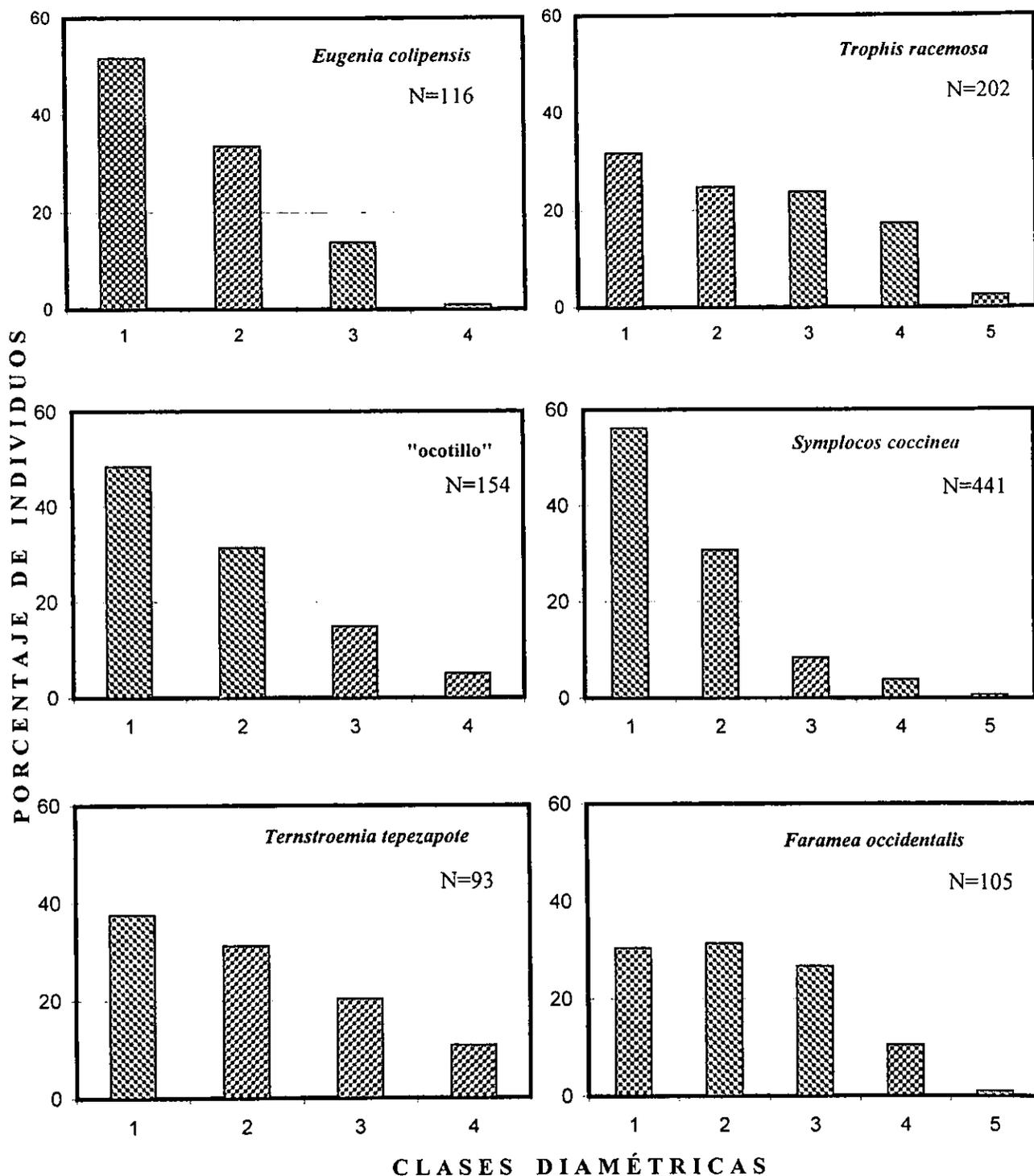


FIGURA 4. Especies que se ajustan al patrón de estructura poblacional tipo I, correspondiente a las especies con una buena reproducción y un establecimiento continuo, reflejado en un número elevado de individuos en las clases diamétricas más pequeñas y muy bajo en las mayores. Aquí se presentan 12 de las especies agrupadas en este patrón, la mayoría de éstas tuvieron valores altos de VIR ( $\geq 1\%$ ). N es el número de individuos censados de la especie en el área de estudio (9900 m<sup>2</sup>).

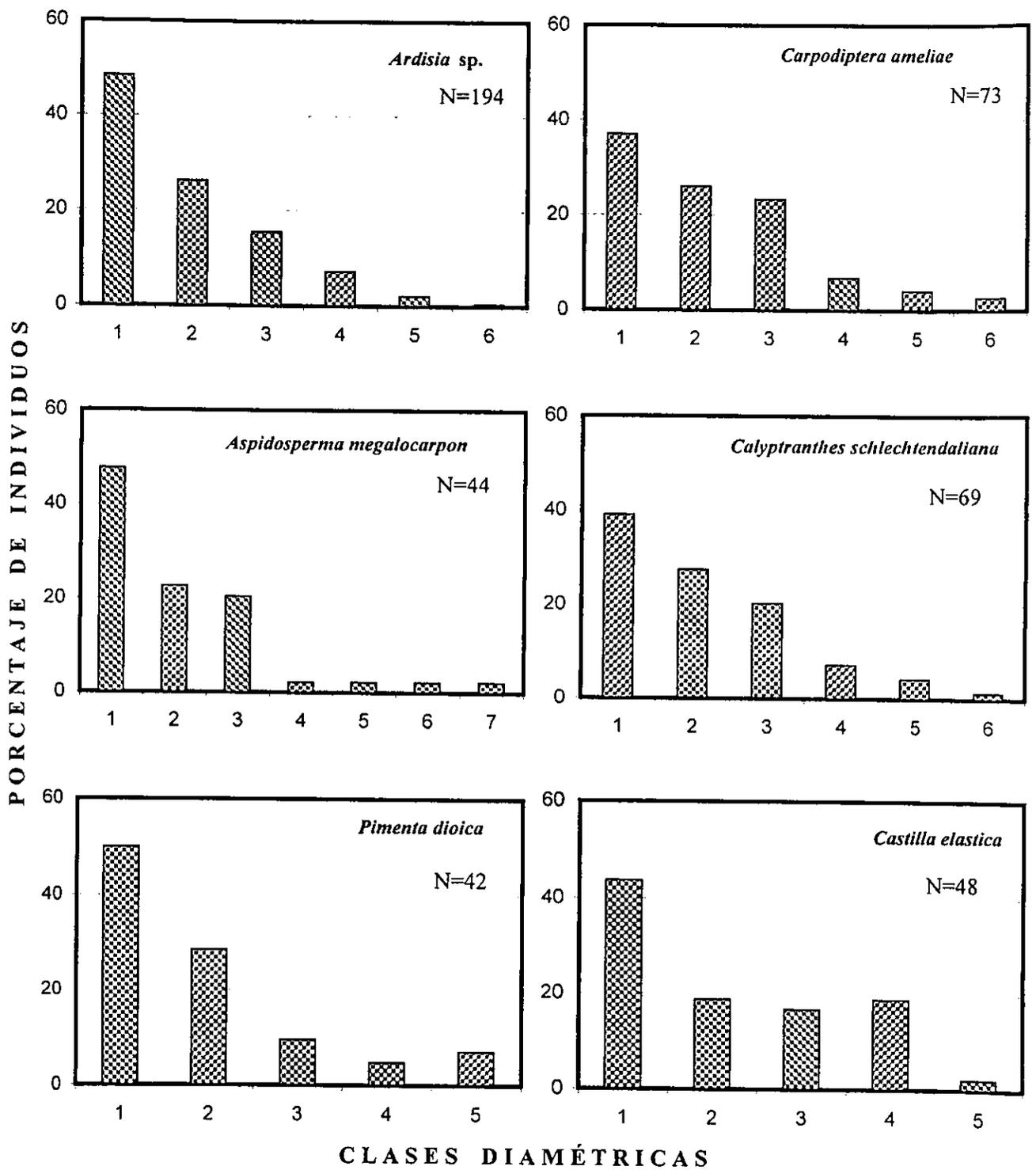


FIGURA 4. Continúa.

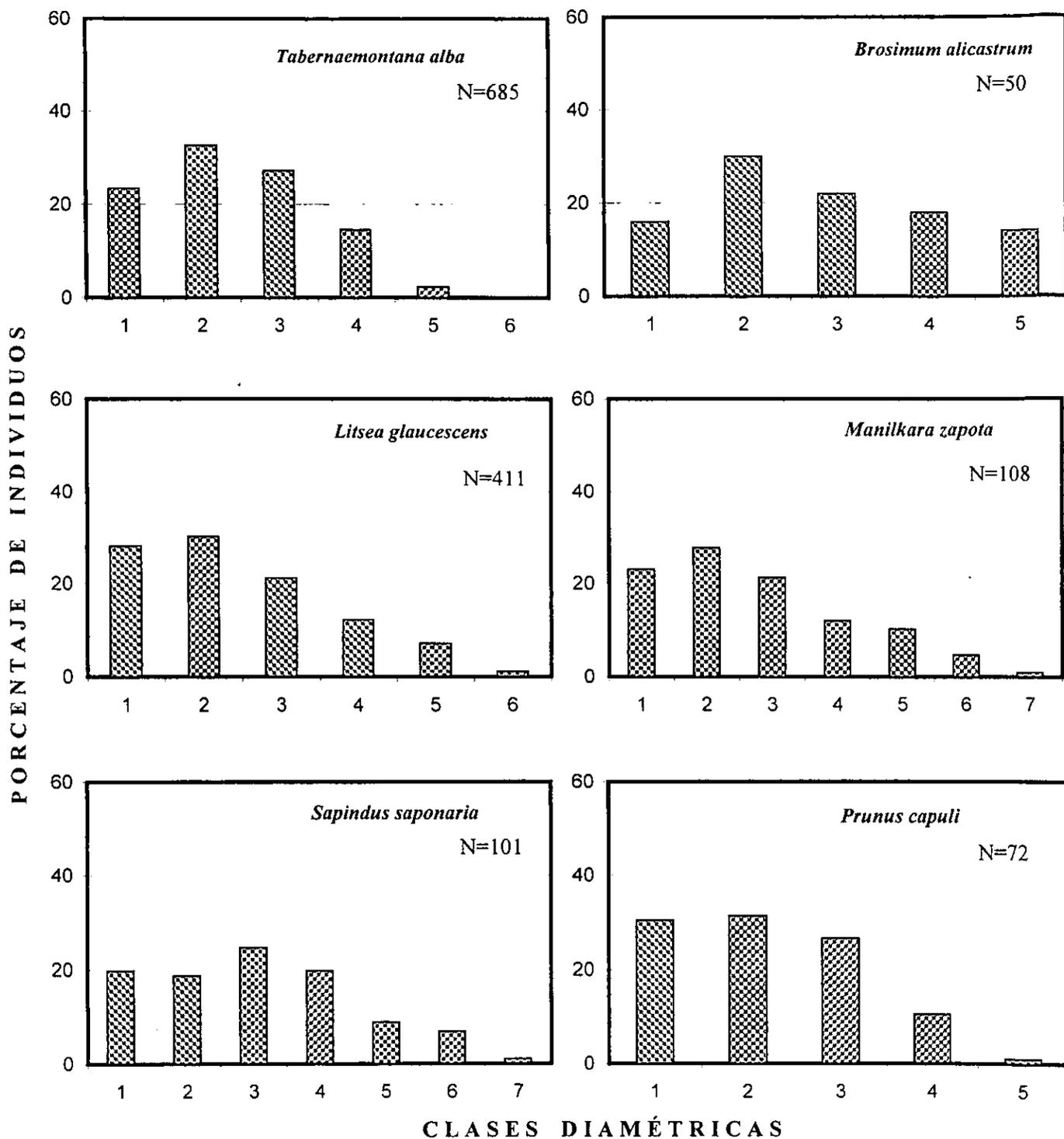


FIGURA 5. Especies que se ajustan al patrón de estructura poblacional tipo II, este patrón es muy similar al I. Sin embargo, estas especies presentan claramente un porcentaje de individuos bajo en la clase más pequeña. Solamente *Prunus capuli* no resulto con valores altos de VIR (< 1%). N es el número de individuos censados en el área de estudio (9900 m<sup>2</sup>).

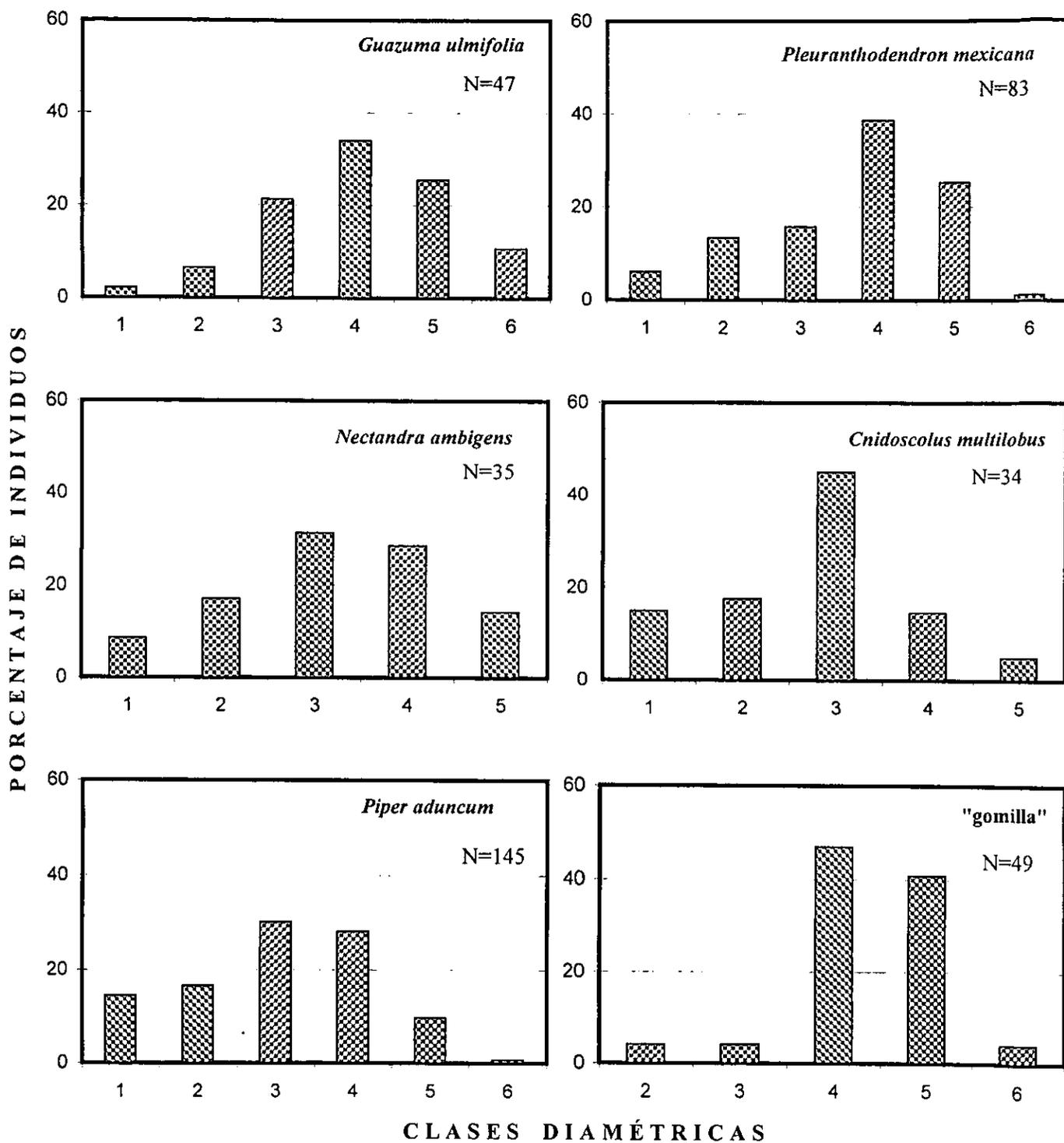


FIGURA 6. Patrón de de estructura poblacional tipo III, caracterizado porque las especies aquí agrupadas tienen bajos porcentajes de individuos en las clases más pequeñas y más grandes; los individuos de diámetros intermedios son los más abundantes en estas especies. Estas seis especies aparentemente no se están regenerando. N es el número de individuos censados de la especie en el área de estudio (9900 m<sup>2</sup>).

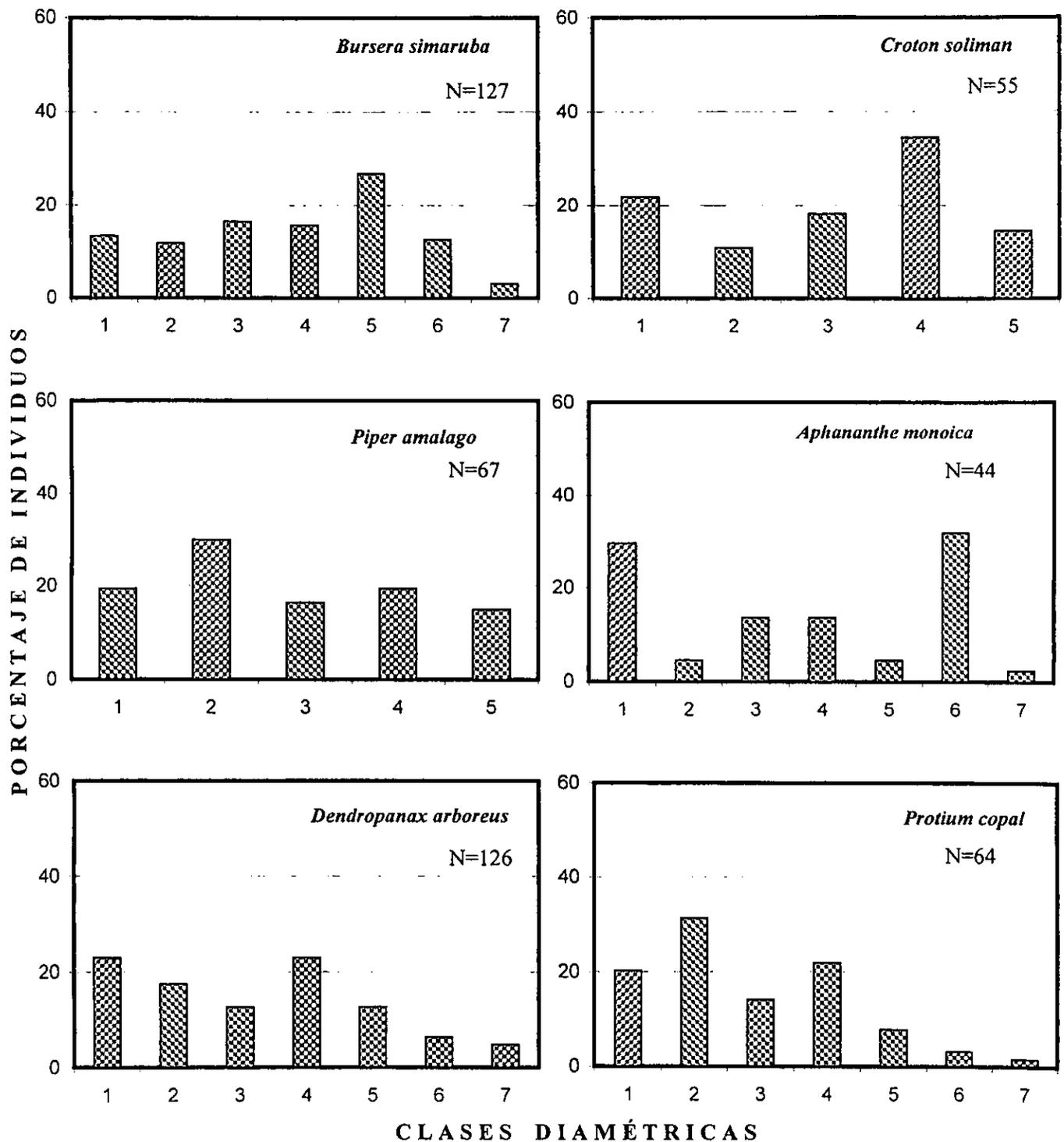


FIGURA 7. Especies con un patrón de estructura poblacional tipo IV, caracterizado por no presentar un patrón de distribución definido, excepto por una representación relativamente uniforme en la mayoría de las clases diamétricas. En este patrón se agrupan siete especies, de las cuales seis se presentan aquí. N es el número de individuos censados de la especie en el área de estudio (9900 m<sup>2</sup>).

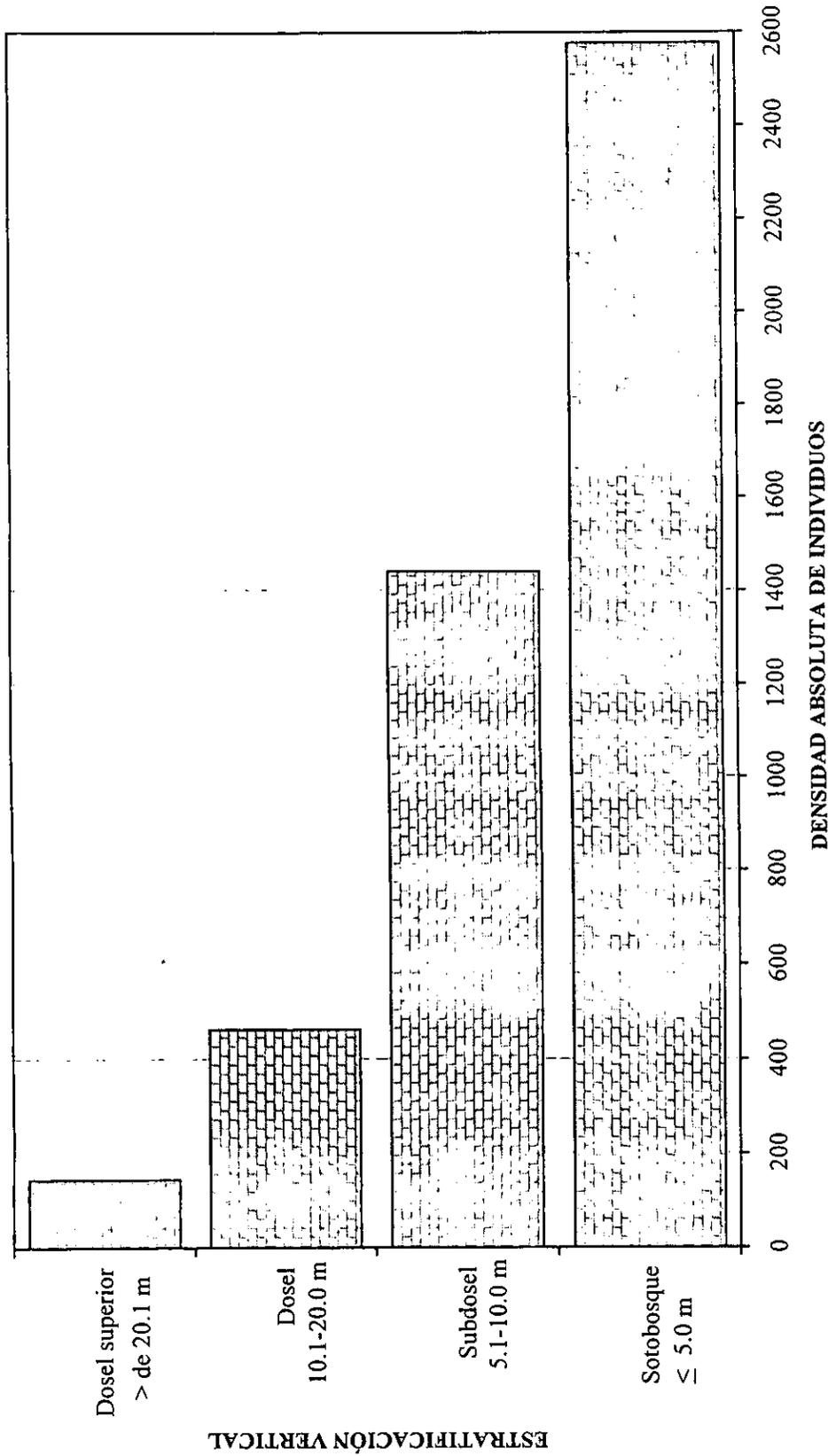


FIGURA 8. Densidad absoluta de individuos con DAP  $\geq$  1cm encontrados para cada uno de los estratos de la selva. En el sotobosque está incluido el 56%, en el subdosel el 31%, en el dosel el 10%, y en el dosel superior el 3% del total de individuos censados.

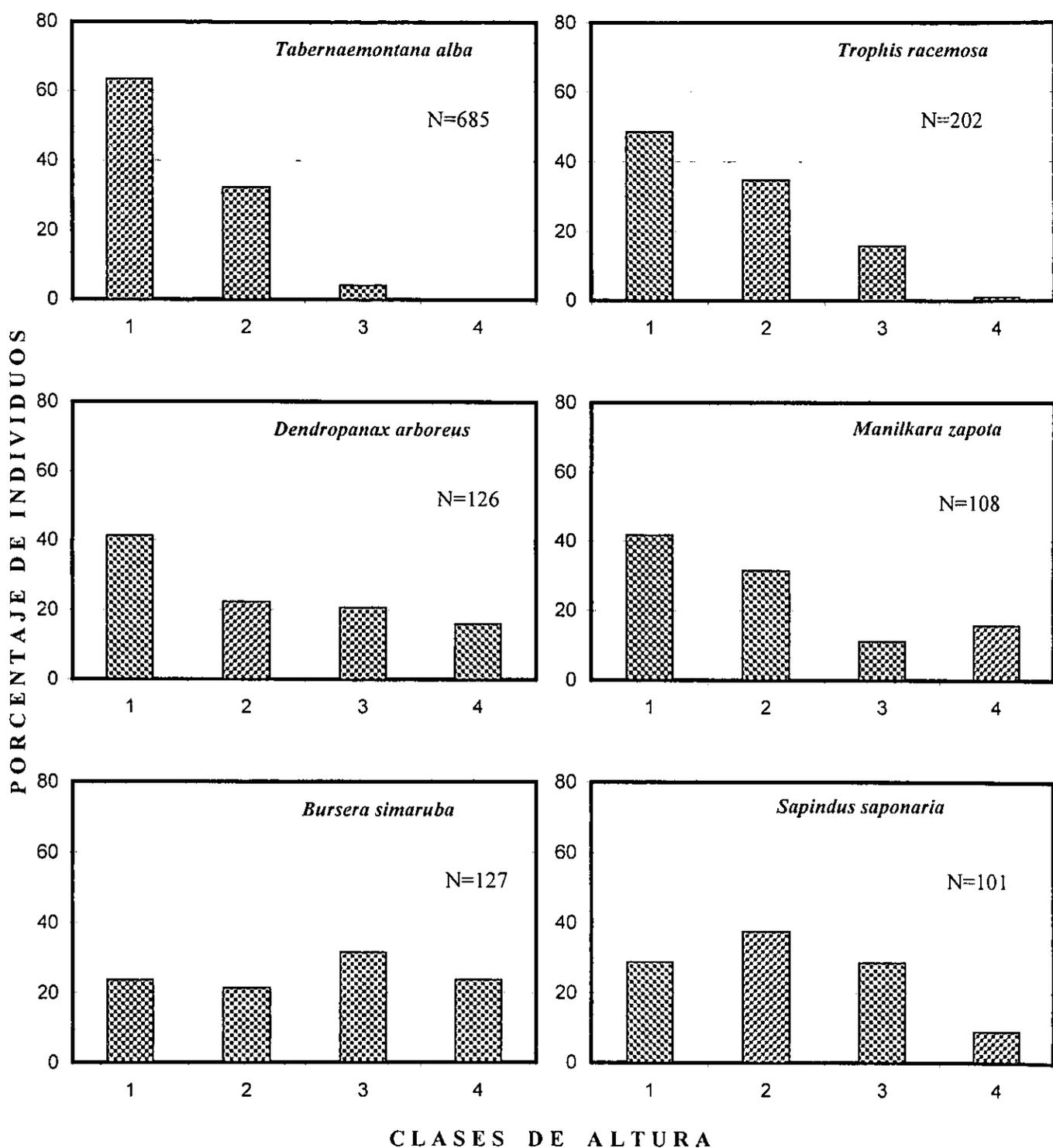


FIGURA 9. Distribución de individuos en las clases de altura, correspondientes a los estratos de la parcela (sotobosque, clase 1; subdosel, clase 2; dosel, clase 3; y dosel superior, clase 4), de algunas de las especies de importancia estructural en la parcela. N es el número de individuos censados en el área de estudio (9900 m<sup>2</sup>).

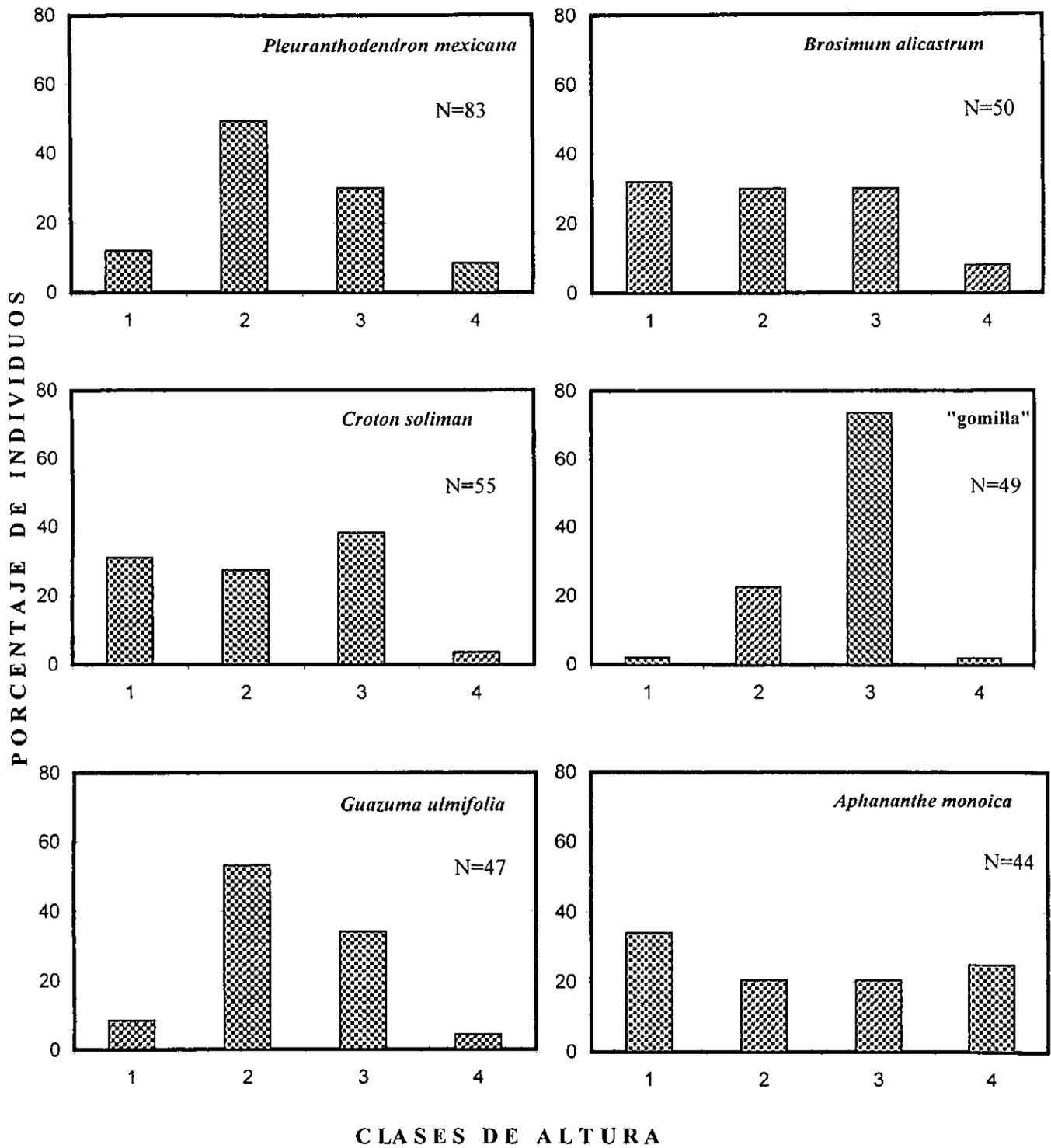


FIGURA 9. Continúa.

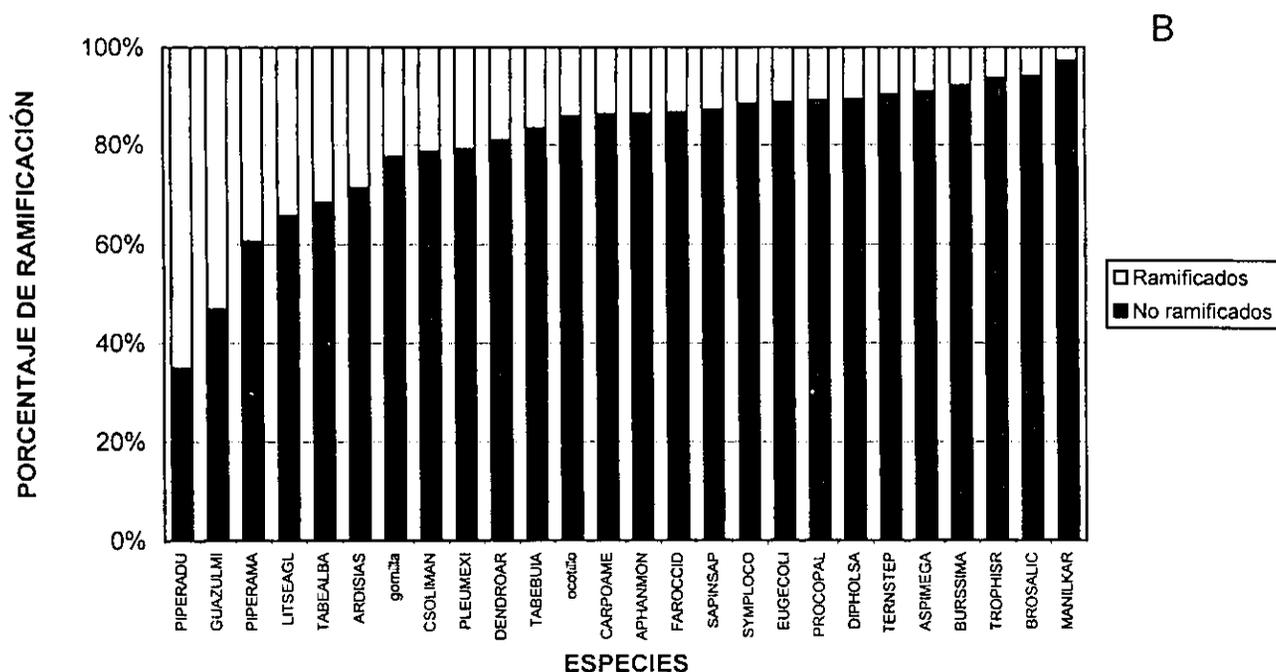
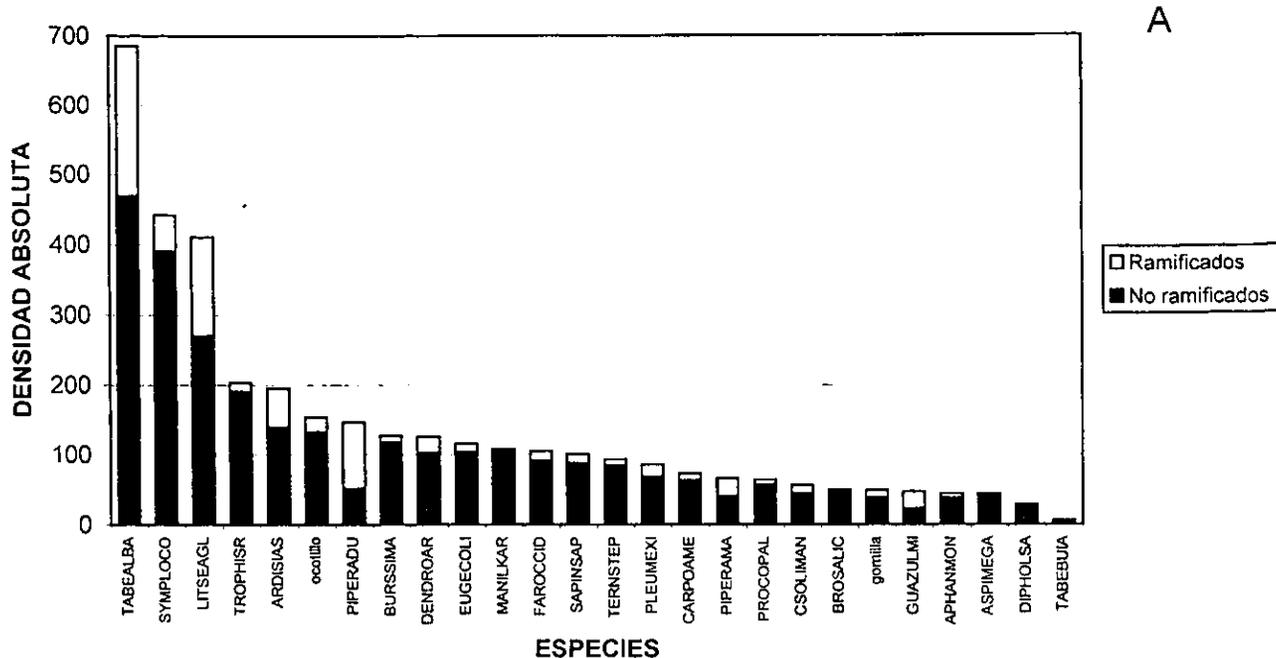


FIGURA 10. Comparación de la densidad y porcentaje de individuos ramificados y no ramificados (dos o más ramas), para las especies con  $VIR \geq 1\%$ . El nombre de la especie corresponde a su acrónimo (ver Cuadro 1). En A se presentan densidades absolutas por especie, ordenadas descendientemente por la densidad de individuos en las especies. En B se muestra la densidad relativa de cada una de las especies, ordenadas descendientemente por el porcentaje de individuos ramificados.

CUADRO 1. Listado de especies de árboles con DAP  $\geq$  1 cm, encontrados en la parcela en estudio en Santa Gertrudis, Vega de Alatorre, Veracruz. Las especies están ordenadas por familias.

Especie	Familia	Nombre común	Acrónimo
<i>Iresine herreriae</i> Blake.	AMARANTHACEAE	.	IRESENEH
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	ANACARDIACEAE	Granadillo	ASTRONIU
<i>Spondias mombin</i> L.	ANACARDIACEAE	Jobo	SPONDMOM
<i>Tapirira mexicana</i> Marchand.	ANACARDIACEAE	Bienvenido	TAPIRMEX
<i>Annona globiflora</i> Schlechtendal	ANNONACEAE	Chirimoya, Anona	ANNONAGL
<i>Desmopsis trunciflora</i> (Schltdl. & Cham) G.E.Schatz.	ANNONACEAE	.	DESMOPSI
<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Muell. Arg.	APOCYNACEAE	Volador	ASPIMEGA
<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	APOCYNACEAE	Huevos de gato	TABEALBA
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	ARALIACEAE	Cucharo	DENDROAR
<i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. & Planchon.	ARALIACEAE	.	OREOPANC
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol) DC.	BIGNONIACEAE	Roble	TABEBUIA
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	BURSERACEAE	Chaca	BURSSIMA
<i>Protium copal</i> (Schlechtendal & Cham.) Engl.	BURSERACEAE	Copal	PROCPAL
<i>Wimmeria concolor</i> Cham. & Schlecht.	CELASTRACEAE	Huesillo	WIMMCONC
<i>Diospyros digyna</i> Jacq.	EBENACEAE	Zapote prieto	DIOSDIGY
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	EUPHORBIACEAE	Calabacillo	ALCHORLA
<i>Cnidioscolus multilobus</i> (Pax) I.M.Johnst.	EUPHORBIACEAE	Mala mujer	CNIDOSMU
<i>Croton draco</i> Schl.	EUPHORBIACEAE	Sangregado	CRODRACO
<i>Croton soliman</i> Schltdl. & Cham.	EUPHORBIACEAE	Soliman	CSOLIMAN
<i>Sapium</i> sp.	EUPHORBIACEAE	Hoja dura	SAPTUMSP
<i>Casearia corymbosa</i> Kunth.	FLACOURTIACEAE	.	CASEACOR
<i>Pleuranthodendron mexicana</i> (A. Gray) L.O.	FLACOURTIACEAE	Maicillo	PLEUMEXI

CUADRO 1. Continúa.

Especie	Familia	Nombre común	Acrónimo
<i>Litsea glaucescens</i> H.B.K.	Lauraceae	Sufricayo	LITSEAGL
<i>Nectandra ambigens</i> (S.F.Blake) C.K. Allen	Lauraceae	Aguacatillo	NECTAMBI
<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees.	Lauraceae	Laurelillo	NECTSALI
<i>Persea americana</i> Mill.	Lauraceae	Aguacate	PERSEAAAM
<i>Persea schiedeana</i> Nees.	Lauraceae	Chinene	PERSESCH
<i>Malpighia glabra</i> L.	Malpighiaceae	.	MALPIGLA
<i>Malpighia</i> sp.	Malpighiaceae	.	MALPIGSP
<i>Hampea</i> sp.	Malvaceae	Jonote manso	HAMPEASP
<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.	Malvaceae	.	MALVAVIS
<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae	Cedro	CEDRELAO
<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	Meliaceae	Rama tinaja	TRICHHAV
<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd	Mimosaceae	Comezuelo	ACACIACO
<i>Albizia purpusii</i> Britton & Rose.	Mimosaceae	Guajillo	ALBIZZIA
<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose.	Mimosaceae	Frijolillo	COJOBARB
<i>Inga punctata</i> Willd.	Mimosaceae	Chalahuite	INGAPUNC
<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit.	Mimosaceae	Guaje blanco	LEUCAENA
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Moraceae	Ojite	BROSALIC
<i>Castilla elastica</i> Cerv.	Moraceae	Hule	CASTIELA
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Moraceae	Hormiguillo	CECROPIA
<i>Ficus</i> sp1	Moraceae	Higuera	FICUSSP1
<i>Ficus</i> sp2	Moraceae	Mata palo	FICUSSP2
<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urban.	Moraceae	Ramoncillo	TROPHISR

ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

CUADRO 1. Continúa.

Especie	Familia	Nombre común	Acrónimo
<i>Ardisia escallonioides</i> Schlecht. & Cham.	MYRSINACEAE	Capulín sabana	ARDIESCA
<i>Ardisia</i> sp.	MYRSINACEAE	Capulincillo	ARDISIAS
<i>Calyptanthes schlechtendaliana</i> O. Bergius.	MYRTACEAE	Guayabillo	CALYPTRA
<i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. & Cham) O. Berg.	MYRTACEAE	Capulín zorrillo	EUCAPULI
<i>Eugenia colipensis</i> O.Berg.	MYRTACEAE	Guindo (a)	EUGECOLI
<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merril.	MYRTACEAE	Pimienta	PIMDIOIC
<i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm. ex Mart.	PALMAE	Tepejilote brillante	CAMETEPE
<i>Chamaedorea</i> sp.	PALMAE	Camedor	CAMEDORS
<i>Lennea melanocarpa</i> (Schlecht.) Vatke.	PAPILIONOIDEAE	Palo amarillo	LENNEAME
<i>Piper aduncum</i> L.	PIPERACEAE	Cordoncillo	PIPERADU
<i>Piper amalago</i> L.	PIPERACEAE	Canutillo	PIPERAMA
<i>Piper</i> sp.	PIPERACEAE	Cordoncillo prieto	PIPERSSP
<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq.	POLYGONACEAE	Úvero	COCCOLOB
<i>Prunus capuli</i> Cav.	ROSACEAE	Capulín	PRUCAPUL
<i>Prunus lundelliana</i> Standl.	ROSACEAE	.	PRUNULUN
<i>Prunus</i> sp.	ROSACEAE	.	PRUNUSSP
<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.	RUBIACEAE	.	CHIOCOAL
<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	RUBIACEAE	Cafesillo	FAROCCID
<i>Psychotria limonensis</i> Kanse.	RUBIACEAE	.	PSYCHOLI
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	RUBIACEAE	Cruetillo	RANDIAAR
<i>Rondeletia heteranthera</i> Brandeg.	RUBIACEAE	.	RONDELEH
<i>Casimiroa edulis</i> La Llave & Lex.	RUTACEAE	Zapote blanco	CASIMIRE

CUADRO 1. Continúa.

Especie	Familia	Nombre común	Acrónimo
<i>Zanthoxylum</i> sp.	RUTACEAE	.	ZANTHOXY
<i>Cupania dentata</i> Moc. & Sessé ex DC	SAPINDACEAE	Quibrachi	CUPDENTA
<i>Exothea copalillo</i> (Schlecht.) Radlk.	SAPINDACEAE	Frutillo	EXOTHEAC
<i>Sapindus saponaria</i> L.	SAPINDACEAE	Chololote	SAPINSAP
<i>Dipholis salicifolia</i> (L.) A. DC.	SAPOTACEAE	Zapote faisán	DIPHOLSA
<i>Manilkara zapota</i> (L.) Van Royen	SAPOTACEAE	Chicozapote	MANILKAR
<i>Picramnia antidesma</i> L.	SIMAROUBACEAE	.	PICRAMNI
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	STERCULIACEAE	Guácimo (a)	GUAZULMI
<i>Symplocos coccinea</i> Humb. & Bonpl.	SYMPLOCACEAE	Garrapatillo	SYMPLOCO
<i>Ternstroemia tepezapote</i> Schlecht. & Cham.	THEACEAE	Palo colorado	TERNSTEP
<i>Jacquinia aurantiaca</i> Ait.	THEOPHRASTACEAE	Matijuán	JACQUINI
<i>Daphnopsis mollis</i> (Cham. & Schlechtendal) Standley	THYMELAEACEAE	.	DAPHNOPM
<i>Carpodiptera ameliae</i> Lund.	TILIACEAE	Hojancho	CARPOAME
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i> Rose	TILIACEAE	Jonote	HELIOCAR
<i>Aphananthe monoica</i> (Hemsley) Leroy	ULMACEAE	Alamo	APHANMON
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Griseb.	URTICACEAE	Mal hombre	URERACAR

Además existen 25 especies no identificadas conocidas localmente como: Capulín corona, Capulín de mayo, Cuaretamo, Chacuaco, Gomilla, Guacamayo, Hoja rasposa, Lecherilla, Limoncillo, Mal hombre chino, Moral, Negrillo, Ocote, Ocotillo, Palo apestoso, Palo blanco, Palo de Kina, Palo de manzanita, Sufricayo macho, Trompillo, Uña de gato, Zapote, Zapote domingo, Zapotillo y Zarza prieta, y una especie no conocida.

CUADRO 2. Listado de familias presentes en la parcela estudiada en Santa Gertrudis, así como el número de géneros y especies correspondientes. Se presenta el número de individuos extrapolados a 1 ha, encontrados para cada una de ellas.

Familia	Géneros (No.)	Especies (No.)	Abundancia	
			Ind./ha	relativa (%)
MORACEAE	5	6	310	6.70
RUBIACEAE	5	5	138	2.98
MIMOSACEAE	5	5	80	1.73
LAURACEAE	3	5	468	10.12
MYRTACEAE	3	4	243	5.25
SAPINDACEAE	3	3	110	2.38
ANACARDIACEAE	3	3	19	0.41
APOCYNACEAE	2	2	736	15.91
BURSERACEAE	2	2	193	4.17
EUPHORBIACEAE	2	5	145	3.14
SAPOTACEAE	2	2	137	2.96
ARALIACEAE	2	2	128	2.77
FLACOURTIACEAE	2	2	85	1.84
TILIACEAE	2	2	85	1.84
MELIACEAE	2	2	33	0.71
MALVACEAE	2	2	12	0.26
ANNONACEAE	2	2	10	0.22
RUTACEAE	2	2	2	0.04
SYMPLOCACEAE	1	1	445	9.62
PIPERACEAE	1	3	217	4.69
MYRSINACEAE	1	2	198	4.28
THEACEAE	1	1	94	2.03
ROSACEAE	1	3	76	1.64
CELASTRACEAE	1	1	65	1.41
STERCULIACEAE	1	1	47	1.02
ULMACEAE	1	1	44	0.95
PALMAE	1	2	28	0.61
THEOPHRASTACEAE	1	1	27	0.58
URTICACEAE	1	1	14	0.30

Cuadro 2. Continúa.

Familia	Géneros (No.)	Especies (No.)	Abundancia	
			Ind./ha	relativa (%)
PAPILIONOIDAE	1	1	12	0.26
THYMELAEACEAE	1	1	7	0.15
BIGNONIACEAE	1	1	6	0.13
EBENACEAE	1	1	6	0.13
MALPIGHIACEAE	1	2	4	0.09
POLYGONACEAE	1	1	2	0.04
AMARANTHACEAE	1	1	1	0.02
SIMAROUBACEAE	1	1	1	0.02

CUADRO 3. Estructura de la vegetación arbórea en la parcela estudiada. Las especies están ordenadas por su valor de importancia relativa. Sólo las especies con un DAP  $\geq$  1 cm y valor de importancia relativa VIR  $\geq$  1%, están enlistadas. P es la posición que ocupa la especie en la comunidad de acuerdo con su VIR.

P	Especie	Densidad (Ind/ha)	Densidad relativa (%)	Área basal (m <sup>2</sup> /ha)	Área basal relativa (%)	Valor de importancia relativa (%)
1	<i>Tabernaemontana alba</i>	692	15.15	1.51	4.56	9.854
2	<i>Bursera simaruba</i>	128	2.83	4.91	14.87	8.848
3	<i>Dendropanax arboreus</i>	127	2.83	4.16	12.61	7.717
4	<i>Litsea glaucescens</i>	415	9.09	1.00	3.04	6.066
5	<i>Symplocos coccinea</i>	445	9.70	0.32	0.98	5.338
6	<i>Aphananthe monoica</i>	44	1.01	2.69	8.14	4.576
7	<i>Manilkara zapota</i>	109	2.42	2.13	6.44	4.434
8	<i>Sapindus saponaria</i>	102	2.22	1.65	4.97	3.596
9	<i>Trophis racemosa</i>	204	4.44	0.65	1.95	3.197
10	<i>Ardisia</i> sp.	196	4.24	0.28	0.87	2.556
11	<i>Pleuranthodendron mexicana</i>	84	1.82	1.09	3.29	2.556
12	<i>Piper aduncum</i>	146	3.23	0.40	1.23	2.232
13	<i>Dipholis salicifolia</i>	28	0.61	1.15	3.47	2.040
14	<i>Guazuma ulmifolia</i>	47	1.01	1.01	3.05	2.030
15	"gomilla"	49	1.11	0.97	2.94	2.025
16	"ocotillo"	156	3.43	0.15	0.45	1.944
17	<i>Protium copal</i>	65	1.41	0.74	2.23	1.823
18	<i>Croton soliman</i>	56	1.21	0.57	1.71	1.460
19	<i>Faramea occidentalis</i>	106	2.32	0.19	0.58	1.449
20	<i>Eugenia colipensis</i>	117	2.53	0.07	0.21	1.369
21	<i>Carpodiptera ameliae</i>	74	1.62	0.35	1.06	1.338
22	<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	44	1.01	0.48	1.46	1.237
23	<i>Ternstroemia tepezapote</i>	94	2.02	0.14	0.42	1.222
24	<i>Brosimum alicastrum</i>	51	1.11	0.43	1.31	1.212
25	<i>Tabebuia rosea</i>	6	0.10	0.72	2.17	1.136
26	<i>Piper amalago</i>	68	1.52	0.20	0.61	1.061
	Otras 82 especies	970	20.51	5.38	16.34	18.420
	Totales 108 especies	4625	100.00	33.35	100.00	100.000

CUADRO 4. Abundancia absoluta de las especies, desglosadas por estratos de la selva. Las especies están ordenadas de acuerdo a la presencia o ausencia de individuos en los estratos. En el listado se incluyen dos especies no identificadas ("gomilla" y "ocotillo") por presentar valores de importancia altos.

Especie	Sotobosque ( $\leq 5m$ )	Subdosel (5.1-10m)	Dosel (10.1-20m)	Dosel superior ( $> 20.1m$ )
<i>Tabernaemontana alba</i>	438	224	28	1
<i>Trophis racemosa</i>	99	71	32	2
<i>Bursera simaruba</i>	30	27	40	30
<i>Dendropanax arboreus</i>	53	28	26	20
<i>Manilkara zapota</i>	45	34	12	17
<i>Sapindus saponaria</i>	25	38	29	9
<i>Pleuranthodendron mexicana</i>	10	41	25	7
<i>Carpodiptera ameliae</i>	40	22	9	2
<i>Protium copal</i>	16	28	18	2
<i>Wimmeria concolor</i>	38	22	2	2
<i>Croton soliman</i>	17	15	21	2
<i>Brosimum alicastrum</i>	16	15	15	4
"gomilla"	1	11	36	1
<i>Guazuma ulmifolia</i>	4	25	16	2
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	30	9	2	3
<i>Pimenta dioca</i>	30	7	3	2
<i>Aphananthe monoica</i>	15	9	9	11
<i>Nectandra ambigens</i>	13	12	9	1
<i>Dipholis salicifolia</i>	16	6	2	4
<i>Leucaena leucocephala</i>	8	5	14	1
<i>Tapirira mexicana</i>	4	1	4	5
<i>Eugenia capuli</i>	4	5	4	1
<i>Cedrela odorata</i>	4	2	3	2
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	3	3	4	1
<i>Tabebuia rosea</i>	1	1	2	2
<i>Exothea copalillo</i>	2	0	1	1
<i>Astronium graveolens</i>	1	0	2	1
<i>Ficus spl</i>	0	1	1	2
<i>Litsea glaucescens</i>	249	158	8	0
<i>Symplocos coccinea</i>	338	103	4	0

CUADRO 4. Continúa.

Especie	Sotobosque (≤ 5m)	Subdosel (5.1-10m)	Dosel (10.1-20m)	Dosel superior (> 20.1m)
<i>Ardisia</i> sp.	168	27	1	0
<i>Piper aduncum</i>	64	82	1	0
"ocotillo"	97	57	2	0
<i>Faramea occidentalis</i>	60	41	5	0
<i>Eugenia colipensis</i>	89	27	1	0
<i>Ternstroemia tepezapote</i>	56	35	3	0
<i>Piper amalago</i>	26	37	4	0
<i>Calyptanthus schlechtendaliana</i>	44	19	6	0
<i>Castilla elastica</i>	25	14	9	0
<i>Cnidocolus multilobus</i>	12	20	2	0
<i>Acacia cornigera</i>	18	17	1	0
<i>Jacquinia aurantiaca</i>	17	9	1	0
<i>Nectandra salicifolia</i>	9	4	1	0
<i>Trichilia havanensis</i>	18	3	1	0
<i>Urera caracasana</i>	9	4	1	0
<i>Inga punctata</i>	3	5	1	0
<i>Hampea</i> sp.	8	1	1	0
<i>Prunus capuli</i>	65	8	0	0
<i>Sapium</i> sp.	45	8	0	0
<i>Randia armata</i>	16	7	0	0
<i>Lennea melanocarpa</i>	7	5	0	0
<i>Diospyros digyna</i>	3	3	0	0
<i>Annona globiflora</i>	6	3	0	0
<i>Daphnopsis mollis</i>	6	1	0	0
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	25	0	0	0
<i>Psychotria limonensis</i>	7	0	0	0
<i>Malpighia glabra</i>	3	0	0	0
<i>Chamaedorea</i> sp.	3	0	0	0
<i>Piper</i> sp.	3	0	0	0
<i>Malvaviscus arboreus</i>	2	0	0	0
<i>Persea schiedeana</i>	2	0	0	0
<i>Iresine herrerae</i>	1	0	0	0

CUADRO 4. Continúa.

Especie	Sotobosque ( $\leq 5m$ )	Subdosel (5.1-10m)	Dosel (10.1-20m)	Dosel superior ( $> 20.1m$ )
<i>Alchornea latifolia</i>	1	0	0	0
<i>Casimiroa edulis</i>	1	0	0	0
<i>Croton draco</i>	1	0	0	0
<i>Chiococca alba</i>	1	0	0	0
<i>Desmopsis trunciflora</i>	1	0	0	0
<i>Ficus</i> sp2	1	0	0	0
<i>Malpighia</i> sp.	1	0	0	0
<i>Picramnia antidesma</i>	1	0	0	0
<i>Cojoba arborea</i>	0	0	0	1
<i>Spondias mombin</i>	0	0	0	1
<i>Casearia corymbosa</i>	0	0	1	0
<i>Coccoloba barbadensis</i>	0	2	0	0
<i>Rondeletia heteranthera</i>	0	1	0	0
<i>Oreopanax capitatus</i>	0	1	0	0
<i>Persea americana</i>	0	1	0	0
<i>Prunus</i> sp.	0	1	0	0
<i>Zanthoxylum</i> sp.	0	1	0	0
<i>Cecropia obtusifolia</i>	0	1	1	0
<i>Prunus lundelliana</i>	1	0	1	0
<i>Ardisia escallonioides</i>	1	0	1	0
<i>Albizzia purpusii</i>	3	2	0	0
<i>Cupania dentata</i>	1	3	0	0
Otras 24 especies no identificadas	89	62	32	4
Total de Individuos	2577	1440	463	145

CUADRO 5. Listado de especies encontradas en el sitio de estudio, diferenciadas en PIO = especies pioneras, SEC = especies secundarias, y PRI = especies primarias, según la bibliografía (Gómez-Pompa, 1966; Martínez-Ramos, 1985; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985; Pennington y Sarukhán, 1998, principalmente). Las especies están ordenadas de manera descendente por su valor de importancia relativa en la comunidad (X = pioneras, nómadas y tolerantes por Martínez-Ramos, 1985; G = semillas encontradas por medio de germinación a partir de muestras de suelo tomadas en: vegetación secundaria y en vegetación primaria en Los Tuxtlas, Veracruz por Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985; F = según fuentes bibliográficas como Gómez-Pompa, 1966; Pennington y Sarukhán, 1998; Fryxell, 1992; Nee, 1984; Quero, 1994; Sánchez-Vindas, 1990; Sosa, 1979; etc.; Br = acahuales de *Brosimum*, citado en diferentes fuentes bibliográficas).

Especie	PIO	SEC	PRI	VIR
<i>Tabernaemontana alba</i>		F		9.85
<i>Bursera simaruba</i>		F, X		8.85
<i>Dendropanax arboreus</i>		F, X		7.72
<i>Aphananthe monoica</i>		B		4.58
<i>Manilkara zapota</i>			F	4.43
<i>Sapindus saponaria</i>		F		3.60
<i>Trophis racemosa</i>		F, Br		3.20
<i>Pleuranthodendron mexicana</i>		Br	G	2.56
<i>Piper aduncum</i>		Br		2.23
<i>Guazuma ulmifolia</i>		F, Br		2.03
<i>Protium copal</i>		F		1.82
<i>Faramea occidentalis</i>		F	X	1.45
<i>Eugenia colipensis</i>		F		1.37
<i>Carpodiptera ameliae</i>		F, Br	F	1.34
<i>Ternstroemia tepezapote</i>		Br		1.22
<i>Brosimum alicastrum</i>		X, G	F	1.21
<i>Tabebuia rosea</i>		F		1.14
<i>Piper amalago</i>	X			1.06
<i>Prunus capuli</i>		F		0.90
<i>Leucaena leucocephala</i>		F		0.83
<i>Nectandra ambigens</i>		X	F	0.82
<i>Castilla elastica</i>		F		0.72

CUADRO 5. Continúa.

Especie	PIO	SEC	PRI	VIR
<i>Cedrela odorata</i>		F		0.68
<i>Pimenta dioca</i>		Br		0.65
<i>Cnidocolus multilobus</i>	F	X		0.48
<i>Cojoba arborea</i>		Br		0.45
<i>Acacia cornigera</i>		F		0.44
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	X	G, F, Br	G	0.43
<i>Jacquinia aurantiaca</i>		F		0.33
<i>Trichilia havanensis</i>		F		0.29
<i>Chamaedorea tepejilote</i>			X	0.26
<i>Eugenia capuli</i>		F, Br		0.22
<i>Urera caracasana</i>	X	F, G		0.21
<i>Lennea melanocarpa</i>			F	0.20
<i>Inga punctata</i>		F		0.16
<i>Diospyros digyna</i>		F, Br		0.15
<i>Coccoloba barbadensis</i>		F, Br		0.09
<i>Cecropia obtusifolia</i>	F	X		0.08
<i>Spondias mombin</i>		F, X		0.08
<i>Cupania dentata</i>		F, Br	F	0.07
<i>Malpighia glabra</i>		F, Br		0.06
<i>Iresine herrerae</i>			F	0.01
<i>Oreopanax capitatus</i>		F		0.01
<i>Croton draco</i>		F	G	0.00
<i>Malvaviscus arboreus</i>		F		0.00
<i>Picramnia antidesma</i>			F	0.00

CUADRO 6. Se presentan las especies encontradas en la zona de estudio comunes con otros trabajos realizados en bosques tropicales en México. I:Selva mediana subperennifolia Santa Gertrudis, Veracruz, Cruz, 1997; II:Bosque tropical siempre verde, San Luis Potosí, Rzedowski, 1963; III:Selva mediana subperennifolia de Gómez Farías, Tamaulipas, Valiente-Banuet, 1984; IV:Selva alta perennifolia Los Tuxtlas, Veracruz (1:Carabias, 1979, 1a = acahual de 5 años, 1b = acahual de 25 años, 1c = sitio de selva no perturbada, # = especies comunes, X = no tan comunes; 2:Martínez-Ramos, 1980, & = sitio con 8 años de perturbación, \* = con 20 años de perturbación; 3:Bongers *et al.*, 1988); V:Selva mediana subperennifolia de Uxpanapa, Veracruz, Vázquez-Torres, 1991; VI:Selva mediana subcaducifolia de "La Vainilla", Zihuatanejo, Guerrero, Gallardo, 1996; VII:Selva alta perennifolia Chimalapa, Oaxaca, Vera-Caletti, 1988; VIII:Selvas altas perennifolias de Chiapas (1:S.A.P. de Bonampak, Meave del Castillo, 1990; 2:Comunidades secundarias de la selva Lacandona, Carrillo, 1992).

Especie	I	II	III	IV					V	VI	VII	VIII	
				1a	1b	1c	2	3				1	2
<i>Acacia cornigera</i>		■	■	X	X								
<i>Albizia purpusii</i>	■			■	■			■					
<i>Alchornea latifolia</i>	■	■											
<i>Annona globiflora</i>	■		■			X							
<i>Aphananthe monoica</i>	■		■							■			
<i>Ardisia escallonioides</i>	■												
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	■							■	■	■			
<i>Astronium graveolens</i>									■				
<i>Brosimum alicastrum</i>	■	■	■			X	■	■	■	■			
<i>Bursera simaruba</i>	■	■	■		X		&		■	■			
<i>Carpodiptera ameliae</i>	■	■											
<i>Casearia corymbosa</i>										■			
<i>Castilla elastica</i>	■	■											
<i>Cecropia obtusifolia</i>	■			#	#	#	*&						
<i>Cedrela odorata</i>	■		■						■				
<i>Cnidoscolus multilobus</i>	■	■	■							■			
<i>Coccoloba barbadensis</i>					#	#		■		■			
<i>Cojoba arborea</i>		■					*	■					
<i>Croton draco</i>		■											
<i>Croton soliman</i>	■												
<i>Cupania dentata</i>		■	■	#	#	#		■					
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	■				X	X		■	■				

CUADRO 6. Continúa.

Especie	I	II	III	IV					V	VI	VII	VIII	
				1a	1b	1c	2	3				1	2
<i>Chiococca alba</i>													
<i>Dendropanax arboreus</i>						X							
<i>Diospyros digyna</i>													
<i>Dipholis salicifolia</i>				X									
<i>Eugenia capuli</i>													
<i>Eugenia colipensis</i>													
<i>Exothea copalillo</i>													
<i>Faramea occidentalis</i>						X							
<i>Guazuma ulmifolia</i>													
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>					X								
<i>Inga punctata</i>													
<i>Jacquinia aurantiaca</i>													
<i>Lennea melanocarpa</i>													
<i>Leucaena leucocephala</i>													
<i>Litsea glaucescens</i>													
<i>Malpighia glabra</i>													
<i>Malvaviscus arboreus</i>													
<i>Manilkara zapota</i>													
<i>Nectandra ambigens</i>						X							
<i>Nectandra salicifolia</i>						X							
<i>Oreopanax capitatus</i>													
<i>Persea americana</i>													
<i>Picramnia antidesma</i>													
<i>Pimenta dioca</i>													
<i>Piper aduncum</i>													
<i>Piper amalago</i>													
<i>Pleuranthodendron mexicana</i>													
<i>Protium copal</i>													
<i>Prunus capuli</i>													
<i>Psychotria limonensis</i>													
<i>Randia armata</i>													

CUADRO 6. Continúa.

Especie	I	II	III	IV					V	VI	VII	VIII	
				1a	1b	1c	2	3				1	2
<i>Sapindus saponaria</i>	■	■	■	X				■		■		■	
<i>Spondias mombin</i>		■	■		#	#	*&					■	■
<i>Symplocos coccinea</i>	■												
<i>Tabebuia rosea</i>	■									■		■	
<i>Tabernaemontana alba</i>	■	■		X									
<i>Tapirira mexicana</i>	■			X									
<i>Ternstroemia tepezapote</i>	■												
<i>Trichilia havanensis</i>	■	■	■										
<i>Trophis racemosa</i>	■	■	■	■		■	■	■				■	■
<i>Urera caracasana</i>	■		■	■	■	■	X	■	■				
<i>Wimmeria concolor</i>	■		■										
Total por sitio:	46	20	23	10	11	14	11	18	11	15	4	31	13
Especies comunes:	46	20	23	22			11	18	11	15	4	31	13
Total de especies comunes:	46	20	23	26					11	15	4	35	

CUADRO 7. Estructura de la vegetación arbórea en las dos parcelas estudiadas en Santa Gertrudis. Se enlistan solamente las especies comunes a ambas parcelas y con VIR  $\geq$  1%; como se puede observar algunas especies fueron importantes en una parcela y en la otra no. Para cada una de las especies se muestra su densidad relativa (D. R.), área basal relativa (AB R.), VIR y la posición (P), que cada especie ocupa en las parcelas de acuerdo con sus VIR.

Especie	Parcela 1 (Cruz, 1997)				Parcela 2 (este estudio)			
	D. R. (%)	AB R. (%)	VIR (%)	P	D. R. (%)	AB R. (%)	VIR (%)	P
<i>Aphananthe monoica</i>	3.8	8.0	5.90	5	1.0	8.1	4.58	6
<i>Ardisia</i> sp.	4.9	0.2	2.60	12	4.2	0.9	2.56	10
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	.	.	.	.	1.0	1.5	1.24	22
<i>Brosimum alicastrum</i>	2.4	0.2	1.30	16	1.1	1.3	1.21	24
<i>Bursera simaruba</i>	4.1	22.6	13.40	1	2.8	14.9	8.85	2
<i>Carpodiptera ameliae</i>	1.7	0.5	1.09	20	1.6	1.1	1.34	21
<i>Croton soliman</i>	1.3	3.2	2.20	13	1.2	1.7	1.46	18
<i>Dendropanax arboreus</i>	2.6	6.0	4.30	8	2.8	12.6	7.72	3
<i>Dipholis salicifolia</i>	.	.	.	.	0.6	3.5	2.04	13
<i>Eugenia colipensis</i>	.	.	.	.	2.5	0.2	1.37	20
<i>Faramaea occidentalis</i>	2.1	0.1	1.10	19	2.3	0.6	1.45	19
"gomilla"	.	.	.	.	1.1	2.9	2.03	15
<i>Guazuma ulmifolia</i>	.	.	.	.	1.0	3.1	2.03	14
<i>Jacquinia aurantiaca</i>	1.7	0.4	1.02	22	.	.	.	.
<i>Leucaena leucocephala</i>	0.3	1.7	1.01	23	.	.	.	.
<i>Litsea glaucescens</i>	.	.	.	.	9.1	3.0	6.07	4
<i>Manilkara zapota</i>	.	.	.	.	2.4	6.4	4.43	7
<i>Nectandra ambigens</i>	6.5	3.0	4.75	7	.	.	.	.
"ocotillo"	.	.	.	.	3.4	0.5	1.94	16
<i>Pimenta dioica</i>	3.7	1.8	2.75	11	.	.	.	.
<i>Piper aduncum</i>	.	.	.	.	3.2	1.2	2.23	12
<i>Piper amalago</i>	.	.	.	.	1.5	0.6	1.06	26
<i>Pleuranthodendron mexicana</i>	15.5	5.4	10.46	2	1.8	3.3	2.56	11
<i>Protium copal</i>	3.3	0.8	2.05	15	1.4	2.2	1.82	17
<i>Sapindus saponaria</i>	3.5	6.5	5.02	6	2.2	5.0	3.60	8
<i>Sapium</i> sp.	18.7	1.0	9.90	3	.	.	.	.
<i>Symplocos coccinea</i>	.	.	.	.	9.7	1.0	5.34	5
<i>Tabebuia rosea</i>	.	.	.	.	0.1	2.2	1.14	25
<i>Tabernaemontana alba</i>	4.6	3.8	4.20	9	15.2	4.6	9.85	1
<i>Tapirira mexicana</i>	0.9	1.4	1.17	18	.	.	.	.
<i>Ternstroemia tepezapote</i>	1.9	0.2	1.07	21	2.0	0.4	1.22	23
<i>Trophis racemosa</i>	.	.	.	.	4.4	1.9	3.20	9

CUADRO 8. Datos de algunos de los estudios realizados en selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias en México (SAP = selva alta perennifolia, SMSP = selva mediana subperennifolia; \* = los datos fueron estimados por interpolación por este autor para 1 ha. Para el cálculo se utilizó logaritmo natural (ln), logaritmo base dos ( $\log_2$ ) y logaritmo base diez ( $\log_{10}$ ).

Clasificación y localidad	Área muestreada (ha)	DAP (cm)	Área basal total ( $m^2$ )	Individuos (No.)	Especies (No.)	Índices de diversidad	Fuente
SAP, Los Tuxtlas, Veracruz.	1	1	38.1	1202	119	5.68 Shannon-W. ( $\log_2$ ) 0.82 Uniformidad ( $\log_2$ ) 0.034 Simpson	Bongers <i>et al.</i> , 1988
SAP, Sta. María Chimalpa, Oaxaca.	5 1*	27.5	128.698 25.74*	654 131*	62	1.319 Shannon-W. ( $\log_2$ ) 0.736 Uniformidad ( $\log_2$ ) 0.914 Simpson	Vera-Caletti, 1988
SAP, Bonampak, Chiapas.	4 parcelas de 0.25 ha c/u	3.3	41.83	1899	160	4.445 Shannon-W. ( $\log_{10}$ ) 0.758 Uniformidad ( $\log_{10}$ )	Meave del Castillo, 1990
SAP, Yaxchilán, Chiapas.	1	1	30	4917	160	-	Valle-Doménech y Meave del Castillo, 1998
SMSP, Uxpanapa, Veracruz.	5 1*	28.6	123.78 24.8*	545 109*	101	1.57 Shannon-W. ( $\log_{10}$ ) 0.962 Simpson 0.038 Dominancia de Simp.	Vázquez-Torres, 1991
SMSP, Santa Gertrudis, Veracruz.	1	1	43.54	5009	74	3.13 Shannon-W. (ln) 4.52 Shannon-W. ( $\log_2$ ) 1.36 Shannon-W. ( $\log_{10}$ ) 0.73 Uniformidad (ln) 0.078 Simpson	Cruz, 1997
SMSP, Santa Gertrudis, Veracruz.	1	1	33.35	4625	108	3.54 Shannon-W. (ln) 5.11 Shannon-W. ( $\log_2$ ) 1.54 Shannon-W. ( $\log_{10}$ ) 0.76 Uniformidad (ln) 0.95 Simpson	Godínez-Ibarra (este trabajo)