

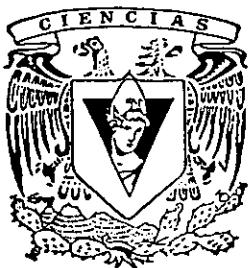


UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

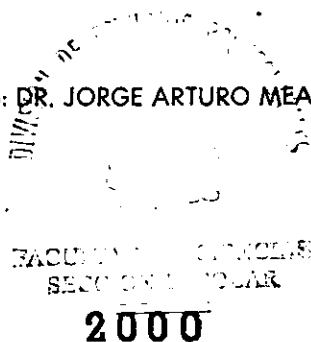
ANALISIS ESTRUCTURAL DE UNA HECTAREA DE SELVA ALTA PERENNIFOLIA EN EL MONUMENTO NATURAL YAXCHILAN (CHIAPAS), MEXICO.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
JOSE ANDRES VALLE DOMENECH



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO



2000

283920



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
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:
Análisis estructural de una hectárea de selva alta perennifolia en
el Monumento Natural Yaxchilán (Chiapas), México.

realizado por José Andrés Valle Doménech

con número de cuenta 9150600-3, pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente


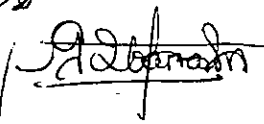
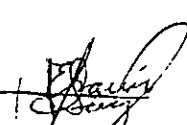
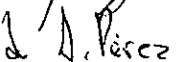

Director de Tesis Propietario Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Propietario Dr. Guillermo Ibarra Manríquez

Propietario Dr. Diego Alberto Pérez Salicrup

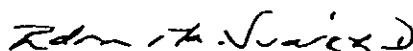
Suplente M. en C. Efraín Tovar Sánchez

Suplente Biól. Eduardo Alberto Pérez García

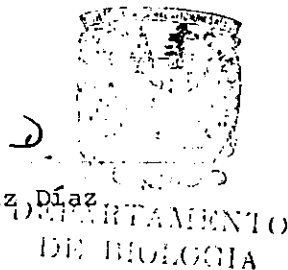






FACULTAD DE CIENCIAS
N. A. M.

Consejo Departamental de



Dra. Edna María Suárez Díaz



“La Guerra Civil española tuvo consecuencias importantes en el estudio de los bosques tropicales húmedos de México. Faustino Miranda, dedicado en España al estudio de las algas marinas, tuvo que abandonar su patria y llegó a la Ciudad de México en 1939. Demasiado alejado ahora de la costa para poder continuar sus estudios de botánica marina con eficiencia, dirigió su talento al estudio de la vegetación tropical. Aun cuando comenzó con los tipos de vegetación más áridos, no tardó en descubrir la exuberancia de los bosques tropicales húmedos de México...”

Tom Wendt

A mamá, por su diario ejemplo de dignidad, honestidad y humanismo, y porque
la esperanza, como el corazón, está del lado izquierdo del pecho

A mis hermanos, Diego y Katia, por existir

A Vicente Doménech, por ser un gran Republicano y a Naty por

las historias contadas y las paellas

A tío Gregorio, que vivió entre las cenizas negras de Lanzarote

y con mucho cariño a la memoria de Enrique Monedero,

maestro excepcional

A Don Pablo González Casanova

por la dignidad y los principios

A todos mis amigos y amigas

y por supuesto a Marcela

(Yalonstain), Sonia, Paulo, Henry Miller y José Alfredo Vera; éste último fue el topógrafo encargado del trazado y marcado de la parcela de estudio. Gracias a todos por hacer más feliz mi estancia en Yaxchilán. A Tzotz, de Oxcutzcab, por la música, la magia y las frases en maya yucateco.

Quiero agradecer a Estela, Rosa y Nubia por enseñarme muchas palabras en chol y por ayudar a mantener funcionando el campamento. Cosme, Armando, Bartolo y Miguel, miembros de la comunidad de Frontera Corozal, me ayudaron durante el trabajo de campo a medir, coleccionar y reconocer las plantas. Sin ellos, esos primeros meses hubieran sido muy difíciles.

Las siguientes personas participaron, en diferentes momentos, en el trabajo de campo: Jorge Meave, Sergio Mendoza, Claudia Gallardo, Eduardo Pérez, Carlos Anaya (que merece un agradecimiento especial por permanecer un mes y medio conmigo en la selva), Irene Sánchez, Efraín Tovar, Armando Rincón y Marco Romero, a quien también le quiero agradecer todas las asesorías en el manejo de varios programas de cómputo y su ayuda para elaborar el mapa de la Figura 2. Muchas gracias a todos.

Esteban Martínez y Clara Ramos revisaron parte de las colectas y ayudaron a su determinación taxonómica.

A Laura Larralde Corona por su ayuda en la elaboración y reproducción de las hojas para el registro de datos en el campo y por muchas otras cosas. A Gilberto Marquina por su asesoría en aspectos de fotografía y por otras tantas cosas más. A Marcela Olgún por todo su apoyo en casi todas las etapas por las que atravesó la elaboración de esta tesis. A mis compañeros del Laboratorio de Ecología.

Este trabajo forma parte del Proyecto FB443/M099/97 "Caracterización Biológica del Monumento Natural Yaxchilán como un Elemento para el Diseño de su Plan Rector de Manejo", financiado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y apoyado logísticamente por la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Agradecimientos

A Jorge Meave, por invitarme a conocer y a trabajar en la maravillosa Selva Lacandona, por compartir su emoción por la región y por enseñarme a diferenciar parte de la gran diversidad de plantas de la selva a través de sus olores, colores, texturas, formas, etc. También por todo el tiempo que dedicó a este trabajo en sus diferentes fases de desarrollo (campo, gabinete, análisis, escritura, impresión), enriqueciéndolo y ayudando a mi formación. Así mismo, por su amistad, por su apoyo y por todas las historias y anécdotas compartidas en las tardes y noches del campamento junto al Usumacinta. Gracias y un abrazo.

A Mario Pérez Campa, Daniel Juárez Cossío y Haydée Orea Magaña por la invitación a incorporarnos al equipo de trabajo de Yaxchilán, por su apoyo económico a través del Proyecto Yaxchilán del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) y por todo el apoyo logístico (acceso a las instalaciones del campamento del INAH y préstamo de equipo) sin el cual este trabajo no hubiera sido posible. Pero sobre todo quiero agradecerles su amistad y el haber compartido tantos días y noches en la selva, enseñándome cosas maravillosas sobre sus campos de acción: la arqueología y la restauración.

Agradezco especialmente a Guillermo Ibarra Manríquez, Diego Pérez Salicrup, Efraín Tovar Sánchez y Eduardo Pérez García por haber aceptado participar como sinodales y por todos sus comentarios, sugerencias, tiempo y apoyo para el enriquecimiento y terminación de este trabajo de tesis.

A Don Manuel Pérez, por abrir la picada y guiarnos en nuestra primer caminata por la selva. Por sus divertidas anécdotas y su siempre disposición de ayuda. Un abrazo. A Doña Margarita, por la comida y por preparar el pan más rico de todo el Usumacinta. A Lacho, por su sonrisa de niño.

A los custodios de la zona arqueológica y miembros de la comunidad de Frontera Corozal: Sebastián, Felipe, Agustín y Marco.

A mis amigos y compañeros del Proyecto Yaxchilán del INAH: Alicia de la Cruz (Lichita), Alfonso (Fonsi), Constantino (Tino), Enrique, Miguel (Chan Miky), Yalo

Resumen

Se analizó la estructura y composición de la vegetación en una parcela de una hectárea de seiva aita perennifolia en la zona protegida denominada "Monumento Natural Yaxchilán" (Chiapas), México. En la parcela se distinguieron dos condiciones topográficas contrastantes, zonas planas y zonas de pendientes. A todos los individuos, excepto trepadoras, con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 1 cm se les midió el diámetro, la cobertura de la copa y la altura; además, para cada uno de ellos se registró la identidad taxonómica y su posición en un sistema de coordenadas. Se encontró una densidad de 4913 ind. ha⁻¹, un área basal de 30.4 m² ha⁻¹ y una cobertura de 406%. Los valores respectivos para los individuos con DAP ≥ 10 cm fueron 412 ind. ha⁻¹, 26.7 m² ha⁻¹ y 241%. El dosel de la comunidad se ubicó entre 25 y 30 m, aunque algunos árboles emergentes midieron más de 50 m. Se registraron 208 especies pertenecientes a 50 familias. Las cinco familias con mayor número de especies fueron Leguminosae, Rubiaceae, Sapotaceae, Lauraceae y Moraceae. Se analizaron los patrones de distribución espacial de las especies que tuvieron densidades ≥ 25 ind. ha⁻¹. La mayoría de las especies analizadas presentó un patrón de distribución agregado; varias especies mostraron una clara preferencia por las zonas de pendiente de la parcela, mientras que otras se distribuyeron preferentemente en las partes bajas planas. Algunas estuvieron restringidas a la porción inundable de las partes bajas y otras presentaron una distribución amplia en toda la parcela. Las condiciones topográficas de la parcela y las variaciones en la profundidad del suelo y en su capacidad de retención de agua, asociadas a la topografía, son un factor importante que afectó la distribución de las especies. En general, la estructura de la selva de Yaxchilán es similar a la de otras selvas húmedas tropicales. Comparada con los sitios de alta diversidad α de América del Sur y SE asiático, la riqueza específica de Yaxchilán es relativamente baja; sin embargo, es similar a la reportada en sitios de América Central y México.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Generalidades sobre las selvas tropicales húmedas.....	1
1.2 Clasificación de las selvas húmedas tropicales húmedas.....	2
1.3 Las selvas tropicales húmedas en México.....	3
1.4 La Lacandona.....	3
1.5 Heterogeneidad espacial a pequeña escala de las selvas húmedas.....	5
1.6 Objetivos.....	7
2. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO.....	8
2.1 Localización geográfica.....	8
2.2 Clima.....	8
2.3 Topografía.....	11
2.4 Litología y suelos.....	11
2.5 Hidrografía.....	12
2.6 Vegetación.....	12
2.7 Ocupación humana.....	14
3. MÉTODOS.....	17
3.1 Tamaño y ubicación de la parcela de estudio.....	17
3.2 Muestreo.....	19
3.3 Análisis de datos.....	20
3.3.1 Variables estructurales.....	20
3.3.2 Especies estructuralmente dominantes.....	21
3.3.3 Estructura vertical.....	21

3.3.4 Estructura horizontal.....	24
3.3.4.1 Distribución espacial de las especies.....	24
3.3.4.2 Análisis de clasificación.....	25
3.3.5 Diversidad.....	26
4. RESULTADOS.....	28
4.1 Síntesis estructural.....	28
4.2 Especies estructuralmente dominantes.....	28
4.2.1 Valor de importancia relativa.....	28
4.2.2 Rango por distribución vs. rango por cobertura y rango por área basal.....	33
4.3 Estructura vertical.....	36
4.3.1 Análisis cualitativo.....	36
4.3.2 Análisis cuantitativo.....	36
4.3.3 Distribución vertical de la riqueza específica.....	40
4.3.4 Distribución vertical de las familias.....	42
4.4 Estructura horizontal.....	42
4.4.1 Patrones de distribución espacial de las especies.....	42
4.4.2 Mapas de distribución de las especies.....	42
4.4.3 Análisis de clasificación de los cuadros de la hectárea.....	48
4.5 Diversidad y florística.....	51
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	60
5.1 La selva de Yaxchilán en relación con otras selvas tropicales húmedas...	60
5.1.1 Dificultades metodológicas de la comparación entre sitios.....	60
5.1.2 Comparación de variables estructurales.....	61
5.1.3 Riqueza específica y diversidad.....	66
5.1.4 Familias más importantes.....	70
5.2 Estructura horizontal: variación topográfica y distribución espacial de las especies	71

5.3 Perturbaciones antropogénicas y la selva de Yaxchilán.....	77
5.4 Comentarios finales.....	82
6. LITERATURA CITADA.....	83
APÉNDICES	
Apéndice 1.....	92

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Generalidades sobre las selvas tropicales húmedas del mundo

Las selvas tropicales húmedas se encuentran entre los ecosistemas más diversos y complejos de la Tierra (Richards, 1973, 1996; Walter, 1979; Longman y Jeník, 1990; Rieley y Page, 1990; Mabberley, 1992; Whitmore, 1993; Grainger, 1993; entre otros muchos). Por ejemplo, se estima que cerca de la mitad de las especies que existen en el mundo se localizan en los bosques tropicales lluviosos, a pesar de que éstos sólo ocupan un 7% de la superficie continental emergida (Whitmore, 1993). La gran riqueza de especies, la variedad de formas de vida y la exuberancia de sus árboles llamaron fuertemente la atención de grandes naturalistas del siglo XIX como Alexander von Humboldt, Alfred Russell Wallace y Charles Darwin.

Las selvas tropicales húmedas se distribuyen en la región intertropical del planeta, entre los 0 y 1200 m s.n.m., en zonas con temperaturas cálidas y constantes durante todo el año y con precipitaciones altas y bien distribuidas a lo largo del mismo. La temperatura media fluctúa entre 24 y 28°C, y la precipitación media anual entre 2000 y 4000 mm, siendo ésta última superior en algunas regiones muy húmedas del mundo, como en el SE asiático y en la región del Chocó, Colombia, donde alcanza más de 10000 mm (Whitmore, 1993; Richards, 1996).

Mucha de la información que ha permitido conocer mejor a estos complejos ecosistemas se ha generado a partir de estudios detallados sobre la estructura y la composición florística en parcelas de una hectárea. Las comparaciones entre estos sitios han permitido dilucidar patrones en la variación del número de especies, densidad y otros atributos estructurales en relación a diferentes variables ambientales, geográficas e históricas (Gentry, 1982, 1988a; Clinebell *et al.*, 1995). Así mismo, han permitido entender mejor los patrones de distribución y dispersión de los árboles tropicales y su relación con variables ambientales y biológicas (Hubbell y Foster, 1983, 1986a, 1986b, 1990; Lieberman *et al.*, 1985; Lieberman y Lieberman, 1994; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). Los estudios cuantitativos también han servido como base para la evaluación de la utilidad potencial de las selvas húmedas, a partir de la cual se han propuesto alternativas productivas basadas en el

aprovechamiento integral de la gran diversidad de productos, tanto maderables como no maderables, que se pueden encontrar en una sola hectárea de selva: frutos comestibles, tintes, fibras, plantas medicinales y ornamentales, y que no implican la destrucción de la selva para el desarrollo de campos de cultivo o de pastura para ganado (p. ej. Peters *et al.*, 1989; Toledo *et al.*, 1995).

1.2 Clasificación de las selvas tropicales húmedas

Si bien las selvas tropicales húmedas comparten una serie de características que permiten considerarlas como parte de un mismo gran bioma, existen variaciones importantes en la estructura y la fisonomía de las mismas de un lugar a otro. Estas características diferenciales están estrechamente relacionadas con condiciones ambientales tales como la precipitación, la temperatura y el tipo de sustrato en el que se desarrollan (Whitmore, 1993; Richards, 1996). La variación en las características fisonómicas de las selvas tropicales húmedas del mundo ha motivado a diversos autores a intentar clasificarlas de acuerdo a diferentes consideraciones.

Por ejemplo, Richards (1952) incorporó varios parámetros estructurales y fisonómicos de la vegetación en su esquema de clasificación de las selvas húmedas de América del Sur. Algunas de las variables que consideró fueron la altura del dosel, el grado de caducifoliedad del conjunto de árboles que las constituyen y la presencia de especies dominantes.

Otro esfuerzo por clasificar la vegetación tropical de América, fue el de Beard (1955), quien dividió a las selvas húmedas en bosque pluvial (rain forest), bosque siempre verde estacional (evergreen seasonal forest) y bosque semi-siempre verde estacional (semi-evergreen seasonal forest), de acuerdo a un gradiente en la estacionalidad de la precipitación.

Holdridge (1996 [1978]) propuso un sistema de clasificación mundial basado en zonas de vida. De acuerdo con este autor, las zonas de vida están definidas por intervalos de variación de factores climáticos como la precipitación, la temperatura y la humedad. En cada zona de vida domina una formación vegetal, determinada por las características climáticas de la zona. De acuerdo con el diagrama de Holdridge, las selvas tropicales húmedas se desarrollan en tres zonas de vida diferentes que

corresponden a las siguientes formaciones vegetales: bosque pluvial, bosque muy húmedo y bosque húmedo.

Estos sistemas de clasificación de la vegetación prácticamente no han sido utilizados en México. Una excepción es el trabajo de Breedlove (1973), quien describió los diferentes tipos de vegetación del estado de Chiapas de acuerdo al esquema de clasificación de Beard (1955).

1.3 Las selvas tropicales húmedas en México

En México, los dos sistemas de clasificación de la vegetación más utilizados son el de Miranda y Hernández-X. (1963) y el de Rzedowski (1978). Los primeros autores separan a las selvas húmedas en dos tipos: selva alta perennifolia y selva alta o mediana subperennifolia. Éstas presentan por lo general un dosel de menor altura que las primeras y un mayor porcentaje de especies que tiran el follaje al mismo tiempo, por lo que durante el período de menor precipitación del año, entre un 25-50% de los árboles que conforman el dosel de la selva no presentan hojas. Rzedowski agrupa a las selvas húmedas dentro de un solo tipo de vegetación, al que denomina bosque tropical perennifolio.

En nuestro país, las selvas húmedas se distribuían a todo lo largo de la vertiente del Golfo de México desde la porción sureste del estado de San Luis Potosí y el norte de Veracruz hasta los estados de Tabasco, Campeche y Quintana Roo, extendiéndose a las porciones norte de Oaxaca y Chiapas; y en la vertiente del Océano Pacífico en la región del Soconusco en la costa de Chiapas (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998). Lamentablemente, la deforestación de las selvas húmedas mexicanas ha reducido su extensión original a menos del 5% y prácticamente han desaparecido en San Luis Potosí y el norte de Veracruz, así como de la región del Soconusco (Challenger, 1998; Pennington y Sarukhán, 1998; Toledo y Ordóñez, 1998).

1.4 La Lacandona

La Selva Lacandona constituye uno de los reductos más importantes de vegetación tropical húmeda en nuestro país y junto con las selvas de Guatemala,

Belice, Campeche y Quintana Roo, ha recibido recientemente la denominación de Selva Maya (Primack *et al.*, 1999). La Selva Maya representa una de las extensiones de selvas húmedas tropicales más importantes del continente, sólo superada en extensión por las selvas de la región amazónica (Lazcano-Barrero *et al.*, 1992; SEMARNAP-INE-CONABIO, 1995; Nations *et al.*, 1999). Otra característica relevante de la Selva Lacandona es su alta diversidad florística, pues aunque abarca menos del 1% de la superficie de México (Medellín, 1996), en ella se encuentra el 18.9% de la flora total de nuestro país (Martínez *et al.*, 1994). Al respecto, Dirzo (1995) menciona que existe un gradiente latitudinal en la diversidad florística de las selvas húmedas comprendidas en nuestro país. De acuerdo con este autor, la diversidad α de un punto particular de la Selva Lacandona es cerca del doble a la de un sitio comparable en la Huasteca Potosina-Veracruzana.

A pesar de todas las características arriba señaladas, la Selva Lacandona sigue siendo una de las regiones menos conocidas de nuestro país. El estudio formal de la misma inició en la década de los años 50, con los trabajos pioneros de Faustino Miranda (1961, 1998 [1952]), quien recorrió la zona realizando colectas de plantas, describió por primera vez varias especies nuevas e hizo observaciones sobre los tipos de vegetación, su distribución y su relación con características del medio físico. Otro esfuerzo en el conocimiento de la región es el de Breedlove (1981), quien elaboró el primer listado florístico importante de la Lacandona como parte de su proyecto sobre la Flora de Chiapas. Teniendo como antecedente este trabajo, Martínez *et al.* (1994) publicaron recientemente un listado florístico que cubre toda la región. Sin embargo, ellos mismos estiman que las 3400 especies consignadas no representan ni el 80% de las especies presentes en la Lacandona.

Otros trabajos se han enfocado en la descripción de la vegetación de la Lacandonia y su relación con el ambiente de la región. Por ejemplo, Orellana (1978) estudió las relaciones entre el clima y la vegetación de la región; Calzada y Valdivia (1979) describieron someramente algunos tipos de vegetación y presentan un listado con algunas de las especies vegetales que observaron. El trabajo de Meave (1990) en los alrededores de la zona arqueológica de Bonampak fue el primero en estudiar de forma detallada y cuantitativa la estructura y la composición de la selva, además

de proporcionar un listado florístico de la zona. Vásquez-Sánchez y Ramos (1992) compilaron varios trabajos que abordan diferentes aspectos sobre la Reserva de la Biosfera de Montes Azules en la Selva Lacandona. Entre éstos se encuentra el de García-Gil y Lugo-Hupb (1992) sobre vegetación y formas de relieve y el de Castillo-Campos y Narave (1992), quienes describieron algunos tipos de vegetación de la zona y elaboraron un listado de especies. En la región de Chajul, en la parte sur de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules, algunos grupos de trabajo pertenecientes a diferentes instituciones, en particular el grupo del Dr. Miguel Martínez-Ramos del Instituto de Ecología de la UNAM, están realizando proyectos sobre la estructura y la dinámica de la selva a diferentes escalas (Siebe *et al.*, 1996; Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, *en prensa*). Finalmente, entre 1997 y 1999, Meave y Luis (1999) coordinaron la realización de un inventario biológico en el Monumento Natural Yaxchilán.

La Selva Lacandona no ha escapado a la deforestación masiva de que han sido objeto las selvas húmedas en nuestro país y en el mundo. Se estima que hacia 1940 la Lacandona abarcaba 1.5 millones de ha, de las cuales 550 mil ya habían sido deforestadas para 1982 (Challenger, 1998). La tasa de deforestación en la región durante los últimos 30 años se estima en más de 15 mil ha por año (Medellín, 1996). Hoy día la Selva Lacandona comprende alrededor de una tercera parte de su distribución original. Ante esta situación, las áreas naturales con algún tipo de protección legal representan sitios privilegiados para la realización de trabajos de investigación biológica que generen un mayor conocimiento sobre estos complejos ecosistemas y eventualmente permitan contar con más elementos que apoyen su conservación.

1.5 Heterogeneidad espacial a pequeña escala de las selvas húmedas

La coexistencia de muchas especies diferentes de plantas en áreas relativamente pequeñas es una de las características de las selvas húmedas que más ha llamado la atención de los biólogos (Connell, 1978; Jacobs, 1988; Whitmore, 1993; Martínez-Ramos, 1994; Richards, 1996). Para tratar de explicar esta enorme riqueza específica se han elaborado diferentes hipótesis que de manera general se

pueden agrupar en dos grandes grupos: las que consideran a las comunidades vegetales en estado de equilibrio, y las estocásticas, en las que se considera a las comunidades fuera de equilibrio (Chesson y Case, 1986). En las primeras se visualiza a las comunidades como conjuntos estables de especies que han coevolucionado bajo competencia, lo cual se ha traducido en una presión de selección hacia la diversificación de nichos. Las especies están diferencialmente adaptadas al complejo mosaico de microhábitats presentes en la selva, es decir que muestran claras preferencias de hábitat (Ashton, 1969). Este mosaico está determinado por la variación topográfica y edáfica (humedad y nutrientes), así como por las diferentes fases de regeneración presentes (Lieberman *et al.*, 1985; Hubbell y Foster, 1986a; Gentry, 1988a; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

Otros autores, como Hubbell y Foster (1986b), señalan que la coevolución de las especies es difícil de explicar si se considera la dificultad de que una especie dada tenga a su alrededor siempre a las mismas especies durante periodos de tiempo lo suficientemente largos como para permitir procesos de coevolución que conduzcan hacia una especialización de hábitat. Para estos autores la importancia de la dinámica de claros en la regeneración de la mayoría de las especies, así como lo impredecible de este proceso, hacen del azar un elemento importante en la composición y abundancia relativa de las especies en un lugar dado. Hubbell y Foster (1986a, 1986b, 1990) encontraron en su parcela de 50 ha en Barro Colorado, Panamá, que la mayoría de las especies, particularmente las más comunes, eran generalistas tanto para el mosaico de regeneración como para el de condiciones topográficas y edáficas, y que las especies especialistas de hábitat eran por lo general raras. La diversificación de nichos entre las especies en Barro Colorado consistiría en no más de una docena de grandes gremios de especies con características similares en su tolerancia a diferentes condiciones de luz y preferencia por ciertas condiciones edáficas o topográficas. La ausencia de una diferenciación de nichos permitiría la coexistencia de muchas especies (Hubbell y Foster, 1986b).

2. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

2.1 Localización geográfica

El presente estudio se realizó en el área natural protegida denominada "Monumento Natural Yaxchilán", localizada en la Selva Lacandona, municipio de Ocosingo, estado de Chiapas (México). Yaxchilán se encuentra en la orilla izquierda de un meandro formado por el río Usumacinta en la frontera con el departamento guatemalteco de El Petén (Figs. 1 y 2).

El área natural protegida fue decretada el 24 de agosto de 1994 como Monumento Natural del Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas, el cual está bajo la responsabilidad de la Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. La zona protegida se localiza entre los paralelos 16°50'29" y 16°54'05" de latitud norte, y los meridianos 90°56'48" y 91°00'38" de longitud oeste. Tiene una superficie de 2621 hectáreas que abarcan a toda la omega delimitada por el meandro y se extienden hacia el sur hasta la sierra conocida como El Tornillo (SEMARNAP-INE-CONABIO, 1995).

2.2 Clima

La Selva Lacandona se caracteriza por ser una región muy húmeda con una alta precipitación pluvial. Los principales responsables de las abundantes lluvias son los vientos alisios del noreste que se cargan de humedad al pasar por el Golfo de México. Hacia finales del verano y principios del otoño hay un aumento considerable en la precipitación por la influencia de las tormentas y los ciclones tropicales originados en el Golfo de México y en el Océano Pacífico. Durante el invierno se presentan los "nortes", lo que se refleja en porcentajes de lluvia invernal superiores al 10% (Cardoso, 1979). En particular, Yaxchilán tiene un clima Amw^wig, es decir, el menos húmedo de los cálidos húmedos, con una temperatura media anual que oscila entre 25 y 26°C, y se encuentra entre las isoyetas de 2500 y 3000 mm de precipitación media anual (Cardoso, 1979). Sin embargo, algunos trabajos que presentan datos de la estación meteorológica de Yaxchilán, actualmente fuera de servicio, reportan precipitaciones medias anuales de 1950.7 mm (SPP, 1981) y de

1.6 Objetivos

En nuestro país son escasos los estudios cuantitativos de mediana escala (entre una y pocas hectáreas) sobre la estructura de la vegetación tropical húmeda (Bongers *et al.*, 1988; Popma *et al.*, 1988; Vera, 1988; Meave, 1990; Vázquez, 1991; Godínez, 1999). De hecho, el trabajo realizado por Meave (1990) es el único trabajo publicado con estas características para la Selva Lacandona; sin embargo, tiene el inconveniente de que la hectárea de censo no es contigua, sino que está separada en cuatro parcelas de 0.25 ha cada una, lo cual le impone limitaciones en las comparaciones con otros sitios (Wendt, 1998).

En el presente estudio se reportan las características estructurales y de composición en una parcela cuadrada de una hectárea de superficie en la Selva Lacandona. Los resultados obtenidos se contrastan con los de otras selvas tropicales húmedas y se analiza la heterogeneidad espacial observada en la parcela. Para lograr lo anterior, se plantearon los siguientes objetivos:

- i) Caracterizar cuantitativamente la estructura de la vegetación de una hectárea de selva alta perennifolia en el Monumento Natural Yaxchilán, Chiapas, México.
- ii) Comparar los datos obtenidos con otras regiones de México y del mundo, particularmente con selvas húmedas del Neotrópico.
- iii) Evaluar la sensibilidad de las especies a las características topográficas del terreno debido a las aparentes diferencias que se observaron en el campo en la composición y la estructura entre las partes bajas planas y las laderas de las colinas.

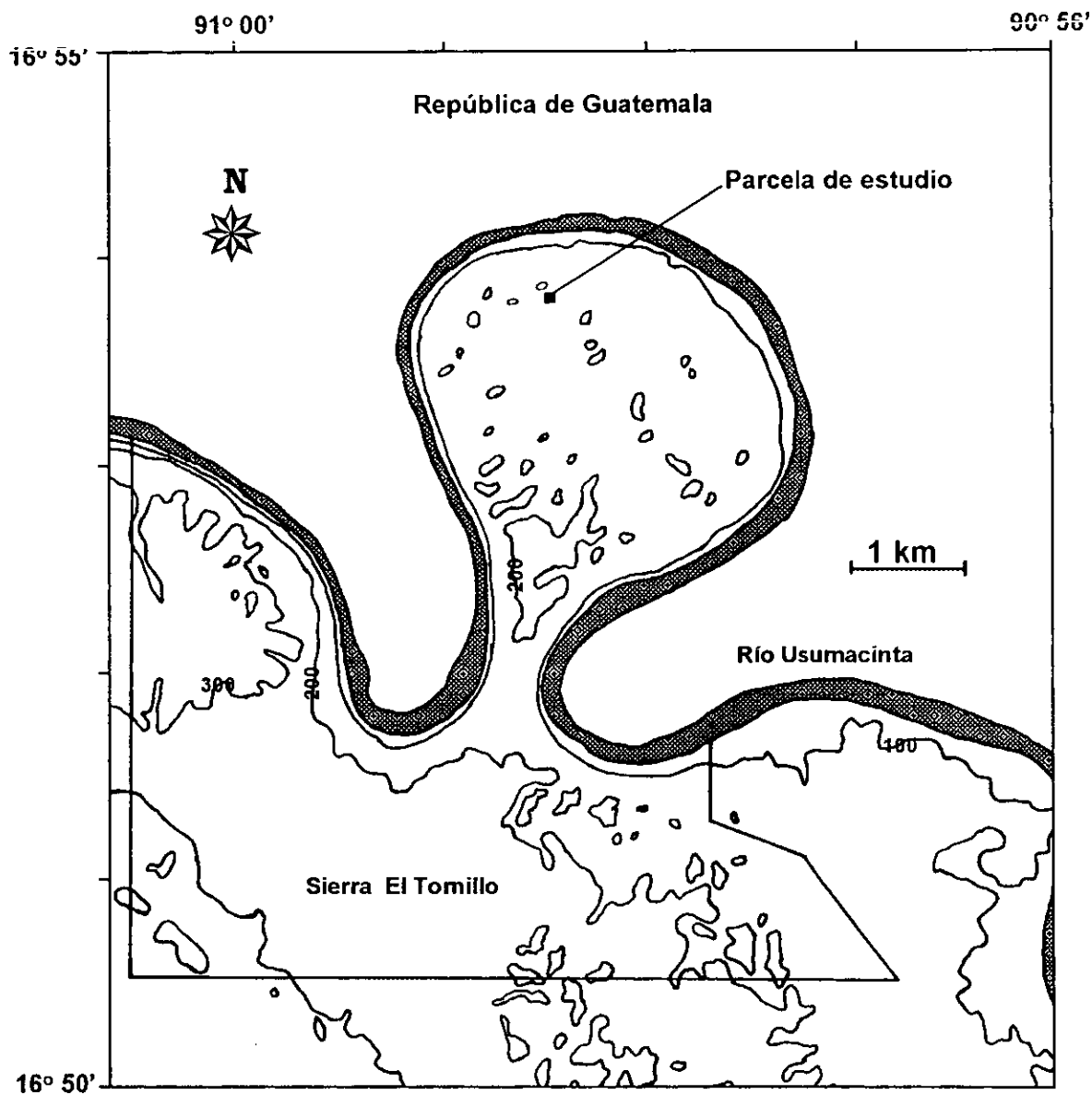


Figura 2. Monumento Natural Yaxchilán. El polígono del área protegida corresponde al especificado por las coordenadas publicadas en el Diario Oficial de la Federación (1992), ya que el polígono publicado por SEMARNAP-INE-CONABIO (1995) no coincide con dichas coordenadas. Las curvas de nivel se encuentra cada 100 m. Modificado de INEGI (1994).

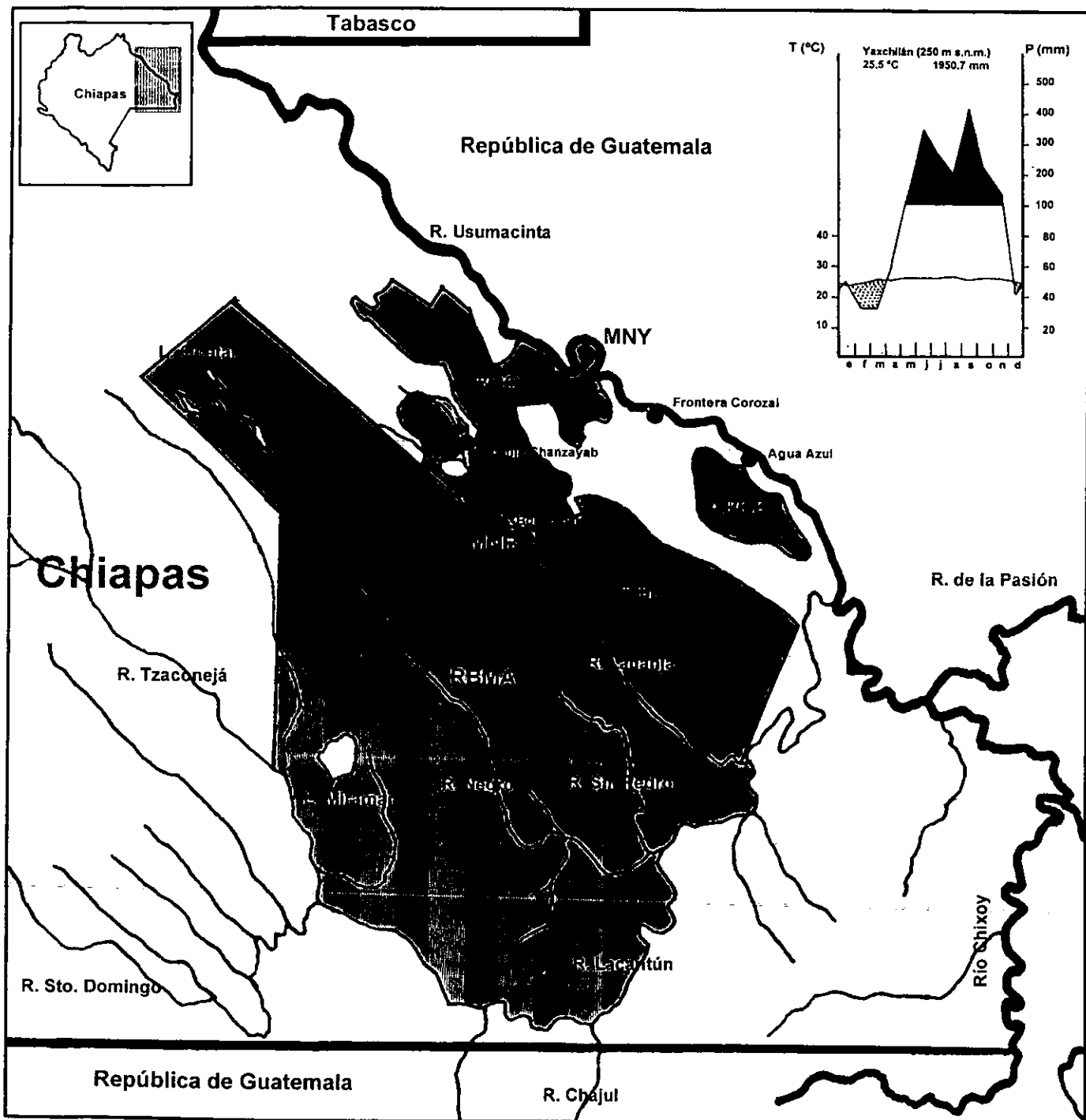


Figura 1. Localización del Monumento Natural Yaxchilán (MNY) y demás áreas naturales protegidas de la Región Lacandona en la porción este del estado de Chiapas. Se muestran los ríos más importantes de la cuenca del Usumacinta y algunas de las lagunas más grandes de la Selva Lacandona. (RBMA) Reserva de la Biósfera Montes Azules, (MNB) Monumento Natural Bonampak, (RCC) Reserva Comunal Cojolita, (RBL) Reserva de la Biósfera Lacantún y (APCK) Área de Protección de Flora y Fauna Chan-Kin. El diagrama ombrotérmico de Yaxchilán se muestra en la parte superior derecha.

1886.2 mm (Orellana, 1978). Basada en los registros de esta misma estación meteorológica, Herbert (1995) reporta una precipitación máxima anual de 2381.4 mm y una mínima de 1455.6 mm. Estas precipitaciones medias anuales inferiores a los 2000 mm contrastan con las de sitios relativamente cercanos como Bonampak (2609.1 mm), Lacanjá-Chanzayab (2333.3 mm) y Agua Azul (2839.8 mm). Orellana (1978) sugiere como posible explicación un efecto de sombra de lluvia producido por la Sierra del Lacandón localizada en Guatemala. Si esto fuera así, sin embargo, no quedaría claro porqué dicha sierra no produce la misma sombra orográfica en Bonampak, Lacanjá-Chanzayab y Agua Azul.

2.3 Topografía

Yaxchilán se encuentra en la parte baja de la región Lacandona, en donde las elevaciones del terreno no sobrepasan los 600 m s.n.m. (Orellana, 1978; Meave, 1990). Fisiográficamente la omega está conformada por un lomerío cárstico entre cuyas elevaciones existen cañadas y pequeños valles; la altitud varía entre 80 y 260 m s.n.m. En la parte sur se localiza la sierra El Tornillo que corre en una dirección NO-SE, con alturas máximas de 320 m s.n.m. Al suroeste de Yaxchilán, la Sierra de la Cojolita, que alcanza una elevación de 600 m, separa al alto Usumacinta del valle del Lacanjá, en donde se encuentra Bonampak (Meave, 1990; Aliphath, 1996).

2.4 Litología y suelos

En la zona existen rocas calizas del Cretácico Superior (SPP, 1981). Las condiciones climáticas como la abundante precipitación y las altas temperatura y humedad, provocan fuertes modificaciones en este tipo de rocas por erosión y disolución, formando una geoforma característica conocida como karst de Torrecillas (García-Gil y Lugo-Hupb, 1992; Aliphath, 1996). El karst conforma un paisaje abrupto dominado por colinas circulares, escarpes y cuencas de disolución (Aliphath, 1996).

De acuerdo con el Atlas Nacional del Medio Físico (SPP, 1981), los suelos predominantes en la zona son Rendzinas arcillosas, poco profundas, que poseen una capa superficial rica en materia orgánica. En menor proporción se presentan Litosoles, que son suelos sin desarrollo y profundidades menores a 10 cm, y

Nitrosoles, que son suelos característicos de zonas lluviosas. En las laderas y partes altas de los lomeríos, donde abundan los afloramientos de roca caliza, los suelos son más bien someros y secos. En las cañadas y pequeños valles los suelos son más profundos y pueden retener más agua. Algunas zonas de las partes bajas presentan suelos con un drenaje deficiente, por lo que se inundan en ocasiones, especialmente durante la época de mayor precipitación. Estas diferencias en la profundidad y capacidad de retención del agua entre los suelos de los lomeríos y los de las partes bajas coinciden con las observaciones hechas por Miranda (1961) en sus recorridos por diferentes zonas de la parte central de la Selva Lacandona, y por Siebe *et al.* (1996) en la región de Chajul.

2.5 Hidrografía

Con excepción de su porción sur, que está fuera de la omega, el Monumento Natural Yaxchilán se encuentra bordeado y delimitado por el río Usumacinta, cuya cuenca constituye el sistema fluvial más importante de México (de Vos, 1994, y muchos otros). El Usumacinta nace en el punto de unión de los ríos Chixoy o Salinas y el de la Pasión, ambos provenientes de Guatemala (Fig. 1). Más adelante recibe por su margen izquierda las aguas del río Lacantún, el cual previamente ha recogido las aguas de una serie de ríos chiapanecos que corren en dirección NO-SE como el Lacanjá, el Jataté, el Tzaconejá y el Santo Domingo. Por su orilla derecha el Lacantún es alimentado por los ríos guatemaltecos Ixcán y Chajul (de Vos, 1994). El río Usumacinta corre en una dirección SE-NO hasta llegar a la llanura del Golfo de México, en donde finalmente desemboca junto con las aguas provenientes del sistema Grijalva. Además del río Usumacinta, no existen en la zona de estudio otras corrientes superficiales permanentes. Sin embargo, numerosos arroyos corren de manera intermitente durante la época de lluvias y se ha observado la existencia de algunas corrientes subterráneas.

2.6 Vegetación

De acuerdo con diferentes autores, el tipo de vegetación predominante en la zona corresponde a la selva alta siempre verde (Miranda, 1998 [1952]) o selva alta

perennifolia (Miranda y Hernández-X., 1963; Calzada y Valdivia, 1979; Pennington y Sarukhán, 1998). Miranda (1961) notó que en zonas de pequeñas serranías cársticas, con altitudes que varían entre 70 y 300 m. s.n.m., es frecuente encontrar en las laderas y en las partes altas selvas medianas o altas subdeciduas asociadas a terrenos rocosos y de suelos someros, mientras que en las partes bajas se desarrollan selvas altas perennifolias. Igualmente, en regiones dominadas por selvas altas perennifolias, Calzada y Valdivia (1979) observaron la presencia de selvas altas subperennifolias asociada a factores edáficos. Castillo-Campos y Narave (1992), en su estudio sobre la vegetación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, señalan la presencia de selvas altas o medianas subperennifolias en terrenos cársticos y suelos muy someros. Así mismo, Siebe *et al.* (1996) encontraron en Chajul que la estructura de la vegetación variaba entre diferentes unidades geomorfológicas y que las selvas más altas se desarrollaban sobre suelos aluviales profundos, mientras que en las colinas y en las serranías cársticas la altura media del dosel era menor.

En Yaxchilán, las selvas más altas, con árboles emergentes de más de 50 m, se encuentran en las cañadas y pequeños valles, mientras que en las cimas de las colinas los árboles más altos no miden más de 25 m y sus copas forman un dosel más abierto que el de las partes bajas. Fisonómicamente, la vegetación de las partes altas es más parecida a una selva mediana subperennifolia que a una selva alta perennifolia. Algunos autores han clasificado a toda la vegetación comprendida en la omega de Yaxchilán como selva mediana (García-Gil y Lugo-Hupb, 1992; Aliphath, 1996), aunque una descripción más precisa sería la de un mosaico de selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias, determinadas por las características topográficas y edáficas del terreno. Martínez *et al.* (1994) reconocen 12 tipos de vegetación para toda La Lacandona y mencionan que son comunes las variantes y transiciones, lo cual es congruente con el mosaico vegetacional encontrado en Yaxchilán.

En las partes inundables localizadas en la orilla del río Usumacinta se desarrolla un tipo de vegetación ribereña. Entre las plantas que la caracterizan se encuentran la "jimba" (*Guadua aculeata*, Poaceae), el "sauce" (*Salix humboldtiana*,

Salicaceae), el "amate" (*Ficus insipida*, Moraceae) y la "ceiba" (*Ceiba pentandra*, Bombacaceae).

En términos fitogeográficos, Yaxchilán forma parte de la Provincia Florística del Golfo de México (Rzedowski, 1978), aunque Wendt (1998) considera a las zonas comprendidas en Tabasco, norte de Chiapas y parte occidental de Campeche como un área de traslape entre las provincias del Golfo de México y la de la Península de Yucatán.

2.7 Ocupación humana

Además de su importancia biológica, una de las características más notables de la Selva Lacandona es su enorme valor como patrimonio arqueológico del país. En ella florecieron y se desarrollaron varios de los centros urbanos más importantes del periodo Clásico maya (250-800 d.C.), como son Palenque, Bonampak y Yaxchilán. De acuerdo a los estudios arqueológicos, el poblamiento de este último sitio inició durante el periodo Preclásico Tardío (200 a.C.-200 d.C.); hacia el siglo IV era una pequeña aldea construida con materiales perecederos, cuyos habitantes se dedicaban a la agricultura, la pesca, la caza y la recolección, y ya mantenían relaciones comerciales con poblaciones lejanas, pues se han encontrado conchas marinas, jade y obsidiana (Herbert, 1995). Hacia finales del año 600 Yaxchilán se había convertido en una poderosa ciudad-estado (García-Moll, 1996), cuya ubicación a orillas del río Usumacinta era estratégica para el control de esta importante vía de comunicación y comercio (D. Juárez-Cossío, com. pers.). La arquitectura de Yaxchilán se caracteriza por el aprovechamiento de las formas del relieve en la planificación de la ciudad y por sus impresionantes estelas, altares y dinteles tallados en piedra (Garza y Tommasi, 1987). Al igual que las demás ciudades mayas de las tierras bajas, Yaxchilán fue abandonada entre los años 800 y 900. A este periodo se le conoce como el colapso del Clásico maya (García-Moll, 1996).

Un aspecto interesante en términos de la vegetación, es el impacto que pudo haber tenido el desarrollo de una urbe como Yaxchilán sobre su entorno natural. Si bien no hay información específica para el sitio, existen varios trabajos referentes a los sistemas de producción de los mayas del periodo Clásico y su impacto sobre los

ecosistemas naturales. Gómez-Pompa (1993) y Challenger (1998) revisan y discuten numerosos estudios al respecto. Algunos autores han sugerido que la decadencia y abandono de las ciudades mayas se debió a la deforestación y erosión de suelos en grandes extensiones de terreno, debido a una agricultura extensiva basada en el sistema de roza, tumba y quema. Sin embargo, Gómez-Pompa (1993) sugiere que la regeneración de las selvas en el área maya tras los sucesivos abandonos sólo pudo ser posible al existir bancos de semillas en áreas boscosas naturales o manejadas, y porque los sistemas productivos no causaban daños irreversibles a los suelos. Hay indicios de la existencia de sistemas productivos intensivos, basados en policultivos de maíz, frijol y calabaza, así como en cultivos de importancia comercial o religiosa tales como algodón, cacao y copal (Challenger, 1998). El manejo de la selva a través de la tala selectiva y el enriquecimiento con especies útiles como palmas y árboles frutales parece haber sido una práctica común entre los mayas. La abundancia de árboles útiles como el "ramón" y el "chicozapote" en las selvas alrededor de varias zonas arqueológicas sugiere una alteración en la composición natural de especies derivada del manejo silvícola maya (Gómez-Pompa, 1993; Challenger, 1998). Sin embargo, Ogata (1993) propone que la abundancia del "ramón" podría ser más bien una consecuencia de la caza intensiva de herbívoros vertebrados alrededor de los asentamientos humanos, lo que habría provocado una disminución en los mecanismos de regulación natural de las poblaciones de este árbol. En relación con esto, Meave (1990) encontró que la selva de los alrededores de la zona arqueológica de Bonampak era estructuralmente indistinguible de otras selvas húmedas primarias de América.

A la llegada de los españoles, el extenso territorio de la Selva Lacandona estaba habitado por unas cuantas comunidades de habla choltí, entre las que destacaba la de los indios de la isla de Lacam-Tún, llamados lacandones por los españoles, en el lago de Miramar (de Vos, 1992, 1996). Esta comunidad se resistió a la conquista hasta su virtual exterminio a finales del siglo XVII. Durante toda la colonia la Selva Lacandona estuvo prácticamente deshabitada excepto por pequeños grupos de refugiados de lengua maya-yucateca provenientes de El Petén y del sur de Campeche, los cuales ocuparon el territorio durante el siglo XVIII y que son los

antepasados de los actuales caribes o lacandones (de Vos, 1996). La subsistencia de este grupo, basada en una agricultura itinerante, en la caza y en la recolección, así como sus asentamientos de pequeño tamaño, tuvieron durante siglos un impacto mínimo en su entorno natural (Nations, 1988).

Las ruinas de Yaxchilán fueron descubiertas en las primeras décadas del siglo XIX (García-Moll y Juárez-Cossío, 1992), y es a partir de la segunda mitad de ese siglo que inicia la explotación forestal de maderas preciosas en la Selva Lacandona. La red fluvial de la cuenca del Usumacinta era aprovechada para el transporte de las grandes trozas de madera de caoba y cedro desde la selva hasta los puertos de embarque en el Golfo de México. De esta manera surgen en la orilla de los ríos Lacantún, Lacanjá y Usumacinta varias monterías (de Vos, 1994). En los mapas presentados por de Vos (1994) se aprecia que la zona de Yaxchilán formó parte de los territorios arrendados a las compañías madereras hasta los primeros años del siglo XX.

En la actualidad el poblado más cercano y que más influencia tiene sobre el sitio es la comunidad chol de Frontera Corozal, antes Frontera Echeverría, localizada a unos 20 km río arriba de Yaxchilán. Dicha población fue fundada en 1976 como parte de las políticas oficiales de colonización de la Selva Lacandona. En Frontera Corozal se reubicaron numerosas familias de habla chol procedentes de ocho poblados diferentes (Diechtl, 1987), mismos que habían ido surgiendo en la selva como producto de la migración campesina desde Los Altos de Chiapas a partir de la década de los años cincuenta (de Vos, 1996). Actualmente, la mayoría de los custodios que el INAH mantiene en la zona arqueológica son miembros de esta la comunidad y el acceso fluvial al sitio es controlado por una cooperativa de lancheros de Frontera Corozal. También la vigilancia del Área Natural Protegida es realizada por inspectores comunales.

3. MÉTODOS

3.1 Tamaño y ubicación de la parcela de estudio

La descripción de la vegetación se basó en la realización de un censo ecológico-forestal dentro de una parcela cuadrada con una superficie de una hectárea (100 x 100 m). La razón para elegir este tamaño fue el poder comparar directamente la estructura y la diversidad de la comunidad vegetal con datos de otras selvas tropicales de México (Bongers *et al.*, 1988; Popma *et al.*, 1988, Vera, 1988) y del mundo (p. ej. Lieberman *et al.*, 1985; Gentry, 1988b; Foster y Hubbell, 1990; Faber-Langedoen y Gentry, 1991; Valencia *et al.*, 1994; Lieberman y Lieberman, 1994; Wright *et al.*, 1997) basados en parcelas de la misma forma y tamaño.

La parcela de estudio se localiza en la porción norte de la omega, aproximadamente a 500 m en línea recta al sur del final de la pista de aterrizaje del campamento arqueológico. Para su establecimiento se seleccionó un sitio que cumpliera con las siguientes características: (a) que no presentara signos de perturbación humana reciente (por ejemplo, la existencia de tocones que evidenciaran la tala de árboles, o la presencia de palmas cortadas por los "xateros"); (b) que no estuviera en o cerca de la zona arqueológica ni de los sitios de trabajo de los arqueólogos; (c) que fuera de acceso relativamente rápido desde el campamento del INAH; (d) que incluyera diferentes unidades topográficas, como son pendientes fuertes y zonas planas, debido a la aparente variación en la profundidad y capacidad de retención de agua de los suelos y de las características de la vegetación asociadas a la heterogeneidad topográfica de Yaxchilán (Fig. 3).

En el trazado y marcado de la hectárea se contó con la ayuda de un topógrafo. La parcela se subdividió en 100 cuadros de 100 m² por medio de estacas colocadas cada 10 m. Esta subdivisión se realizó para facilitar el censo de los individuos, realizar su mapeo en forma precisa, poder regresar a verificar datos dudosos o revisar durante el tiempo de estudio si los árboles habían producido flores o frutos para facilitar su determinación.

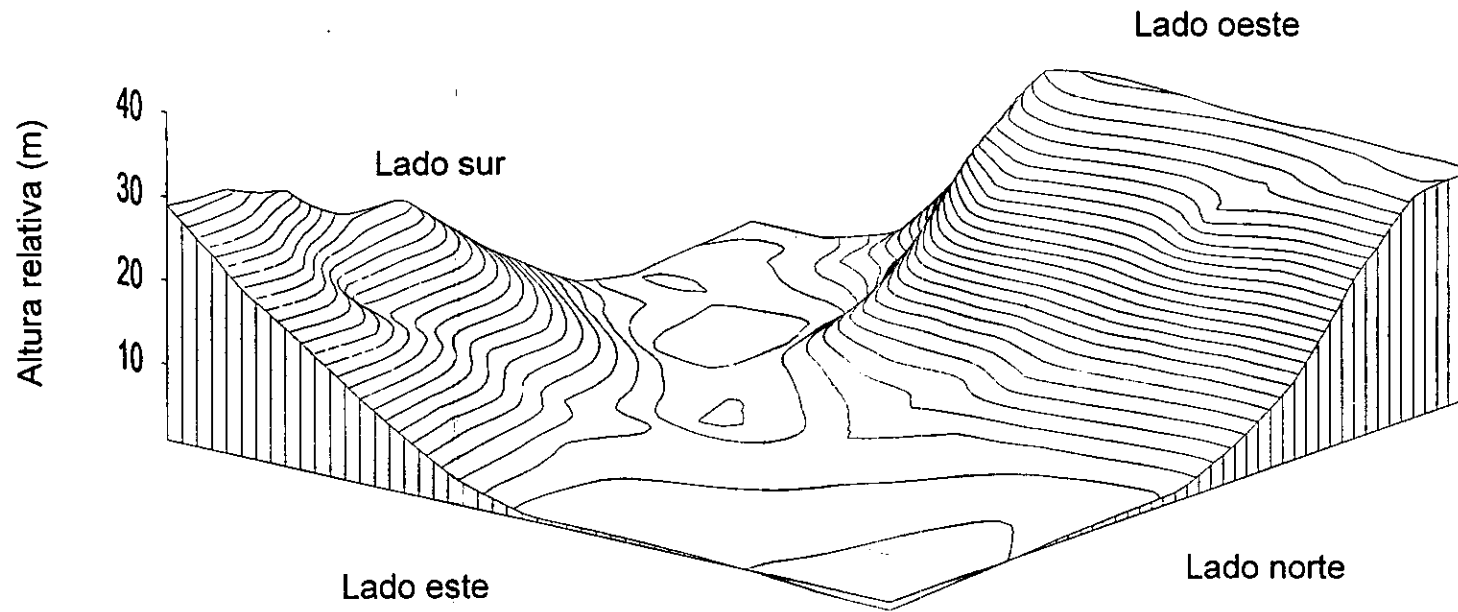


Figura 3. Características topográficas de la parcela. Las zonas de pendiente se encuentran en dos laderas localizadas en las porciones oeste y sureste de la hectárea. Ambas laderas alcanzan alturas máximas de 29 m sobre el nivel de las zonas planas y pendientes de hasta 36°, aunque en algunas partes la pendiente general real del terreno es menor debido a la presencia de escalones verticales de roca caliza de más de 3 m de alto.

3.2 Muestreo

Se siguieron los lineamientos planteados por Bongers *et al.* (1988) para un estudio similar realizado en la selva tropical de Los Tuxtlas, Veracruz. En cada cuadro de 10 x 10 m se registraron todas las plantas, excepto trepadoras leñosas y herbáceas, que tuvieran un diámetro a la altura del pecho (1.3 m desde el suelo) mayor o igual a 1 cm. Éstas últimas se excluyeron por las dificultades que representan su determinación taxonómica y la delimitación precisa de sus individuos. La palma *Desmoncus orthacanthos* y el “barbasco” (*Dioscorea composita*) fueron las únicas trepadoras que sí se incluyeron en el censo debido a su fácil identificación en el campo. Para cada una de las plantas se tomaron los siguientes datos:

a) Diámetro a la altura del pecho (DAP). En las plantas con diámetros pequeños se midió directamente con un vernier hasta milímetros. Para los árboles medianos y grandes, el DAP se calculó a partir del perímetro a la altura del pecho (PAP) medido con cinta métrica, usando las siguientes fórmulas:

$$PAP = \pi (DAP)$$

por lo tanto,

$$DAP = PAP / \pi$$

A los individuos con contrafuertes a la altura del pecho, el diámetro se les midió inmediatamente por encima de éstos.

b) Altura total. En el caso de las plantas chicas se midió directamente con un flexómetro. Para los árboles medianos y grandes la altura se estimó usando la garrocha de colecta, de longitud conocida, extendida y colocada junto al individuo a medir. Cuando las condiciones de visibilidad lo permitieron, la altura de los árboles grandes se midió utilizando un clisímetro o una pistola Haga para medir alturas.

c) Altura de la primera rama y de la base de la copa. Se midieron de la misma manera que la altura total.

d) Diámetros de cobertura de la copa. Se midieron el diámetro mayor de la copa (D1) y el diámetro más grande de los perpendiculares a éste (D2). Para los individuos pequeños los diámetros de cobertura se midieron con un flexómetro de 5 m de longitud. En el caso de los árboles grandes con diámetros de cobertura mayores, los diámetros se midieron con una cinta métrica de 50 m.

e) Posición en un sistema de coordenadas (x,y). Para ello se definió arbitrariamente al lado sur de la hectárea como el eje de las abcisas (x) y al lado oeste como el eje de las ordenadas (y), siendo la esquina suroeste de la parcela el punto de intersección de ambos ejes, es decir la coordenada (0,0).

f) Identidad taxonómica. Se recolectaron todas las plantas que aparecían por primera vez en el muestreo o cuya identidad taxonómica era desconocida. Los ejemplares recolectados fueron herborizados y trasladados al Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, en donde con la ayuda de especialistas fueron separados en familias, géneros y especies. Debido a que no todos los individuos presentaron flores o frutos durante el muestreo, la mayor parte de las colectas correspondió a ejemplares estériles. Por esta razón, varias de las colectas sólo pudieron ser separadas al nivel de morfoespecies.

3.3 Análisis de datos

3.3.1 Variables estructurales

Tanto para la parcela en su conjunto como para diferentes categorías diamétricas y de altura se calcularon variables estructurales estándar para la descripción de la estructura de la vegetación (Kershaw, 1973; Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Matteucci y Colma, 1982; Bongers *et al.*, 1988; Meave, 1990). Algunas de estas variables estructurales también se calcularon para cada una de las especies por separado, lo que permitió obtener los valores de importancia específicos. Las variables calculadas fueron las siguientes.

a) Área basal (AB): se obtuvo con la fórmula del área de una circunferencia a partir de los valores de DAP:

$$AB = \pi r^2$$

donde r = radio (DAP/2).

b) Cobertura (C): se obtuvo con la fórmula del área de una elipse a partir de los diámetros de cobertura de la copa D1 y D2.

$$C = (.25) (D1) (D2) \pi$$

c) Densidad: número de individuos por unidad de área.

e) Frecuencia: número de cuadros de 10 x 10 m en los que una cierta especie apareció.

3.3.2 *Especies estructuralmente dominantes*

La importancia estructural de las diferentes especies presentes en la comunidad se puede evaluar a partir de sus valores de importancia relativa (VIR). Dichos valores se obtienen de la combinación de diferentes variables estructurales en un único valor (Krebs, 1994). En este caso, los VIR se definieron a partir de la sumatoria de los valores relativos de densidad, área basal y frecuencia para cada una de las especies.

La combinación de variables en un único valor presenta la desventaja de no distinguir cómo contribuyen cada una de ellas al VIR, por lo que una especie importante en función de una variable y otra importante en relación a una variable diferente pueden tener VIR idénticos (Bongers *et al.*, 1988). Para evitar perder esta precisión, las especies estructuralmente dominantes se pueden evaluar graficando el rango o jerarquía que corresponde a cada una para diferentes variables estructurales, es decir, el lugar que ocupan para una cierta variable en relación con todas las demás especies, desde la más importante hasta la menos importante (Bongers *et al.*, 1988). De esta manera, en el eje de las abscisas se consideran los rangos para una variable estructural y en el eje de las ordenadas los rangos para la otra; las especies dominantes son las que se encuentran entre los valores más bajos en ambos ejes (rango 1, rango 2, etc.), ya que esto significa que son estructuralmente importantes para ambas variables. Para su elaboración se consideraron como variables estructurales de las especies a la cobertura, el área basal y el índice de distribución, el cual está definido como el producto de la densidad por la frecuencia (Bongers *et al.*, 1988). Se construyeron dos gráficas, ambas considerando el rango por índice de distribución de las especies en el eje de las ordenadas, pero en una se consideró el rango por cobertura en el eje de las abscisas y en la otra el rango por área basal. Así mismo, de acuerdo con lo propuesto por Bongers *et al.* (1988), el área de las gráficas se dividió en tres porciones diferentes. La primer porción se encuentra delimitada por el eje de las

abcisas y por la recta diagonal definida por la ecuación $y = \frac{1}{2} x$; en dicha región de la gráfica se encuentran aquellas especies cuya jerarquía en el eje de las abcisas (rango por cobertura o por área basal) es al menos el doble que su jerarquía en el eje de las ordenadas (rango por índice de distribución). La segunda porción se encuentra entre las rectas diagonales $y = \frac{1}{2} x$ y $y = 2x$; en esta región de la gráfica se distinguen aquellas especies con valores de jerarquía similares para ambos ejes (la diferencia entre los valores de rango por índice de distribución y los valores por cobertura o por área basal es menor a 50%). Entre el eje de las ordenadas y la recta diagonal definida por la ecuación $y = 2x$, se encuentra la última región, en la que se localizan aquellas especies cuyo rango por índice de distribución es al menos el doble que su rango por cobertura o por área basal.

3.3.3 Estructura vertical

La estructura vertical de una comunidad está definida por la distribución vertical diferencial de los individuos dentro de la comunidad vegetal (Kershaw, 1973; Popma *et al.*, 1988; Richards, 1996; Lüttge, 1997). La estructura vertical de las selvas tropicales húmedas ha sido relacionada con el concepto de estratificación de la vegetación, el cual considera que las plantas se ordenan verticalmente formando diferentes estratos más o menos discretos (Kershaw, 1973; Richards, 1996; Lüttge, 1997). Sin embargo, dicho concepto ha sido cuestionado por algunos autores que lo consideran arbitrario o subjetivo, y que encuentran que lo relevante de la estructura vertical de la vegetación es que determina una serie de gradientes verticales en las condiciones de diferentes factores ambientales dentro de la selva, como son la intensidad y la calidad de la luz, la temperatura, la humedad del aire, la concentración de bióxido de carbono y la disponibilidad de nutrientes minerales (Popma *et al.*, 1988; Richards, 1996; Lüttge, 1997).

Para describir la estructura vertical de la comunidad vegetal se pueden elaborar perfiles de vegetación. Éstos son dibujos más o menos realistas que permiten apreciar de manera esquemática y rápida ciertas características estructurales de la vegetación. No obstante, este método cualitativo presenta limitaciones debidas a su pequeña escala, ya que al ser esquemas de una tira

delgada de vegetación (generalmente con un ancho ≤ 10 m), las interpretaciones que se pueden obtener de ellos mantienen cierto grado de subjetividad (Popma *et al.*, 1988; Richards, 1996). Por ejemplo, un perfil de la vegetación puede sugerir la presencia de estratos donde en realidad no los hay, ya sea porque representa un sitio en una fase de regeneración con crecimiento sincronizado o porque los espacios vacíos que aparecen en el esquema en realidad están ocupados por las copas de árboles que están colocados fuera del transecto elaborado. Otra desventaja de los perfiles de vegetación es que son representaciones incompletas, debido a la dificultad de incluir en ellos las copas de las trepadoras leñosas, que son plantas estructuralmente importantes en las selvas húmedas (Gentry, 1982, 1988a, Popma *et al.*, 1988; Richards, 1996; Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, en prensa).

La elaboración de esquemas que muestran la proyección vertical de las copas de los árboles para diferentes categorías de altura en toda la parcela de estudio y no sólo en las tiras de vegetación dibujadas como perfil, permite complementar la información obtenida de los perfiles y disminuir el grado de subjetividad en la interpretación de los mismos (Popma *et al.*, 1988). Estos esquemas permiten detectar la presencia de falsos huecos en el follaje sugeridos por los perfiles de vegetación y la presencia de fases de desarrollo con crecimiento sincronizado. Un método cuantitativo para el estudio de la estructura vertical consiste en la elaboración de diagramas de distribución vertical para diferentes variables estructurales como la densidad, la cobertura y el área basal (Popma *et al.*, 1988); para lo cual es necesario definir arbitrariamente diferentes clases de altura.

En el presente estudio se elaboraron dos perfiles de vegetación de 10 x 100 m, uno con dirección N-S y el otro con dirección O-E. En dichos perfiles sólo se muestra a los individuos que tenían una altura ≥ 5 m. Las proyecciones de la cobertura de las copas de todos los individuos censados se dibujaron para cinco categorías de altura diferentes. Así mismo, se elaboraron los diagramas de distribución vertical para el área basal, la cobertura y la densidad. Con la finalidad de mostrar en detalle la distribución vertical de estas variables estructurales, se definieron 12 clases de altura de 5 m a partir de 0 hasta 60 m.

El número total de especies, así como los números de especies compartidas y exclusivas, fueron calculados para cuatro categorías de altura: I (entre 0 y 10 m), II (entre 10.1 y 20 m), III (entre 20.1 y 40 m) y IV (> 40 m). A diferencia de los diagramas de distribución vertical de las variables estructurales, se decidió utilizar sólo cuatro clases de altura para sintetizar la información y facilitar la interpretación de los datos. La categoría I corresponde a los árboles pequeños, las palmas y los arbustos; la categoría II a los árboles medianos; la categoría III a los árboles del dosel; y la categoría IV a los árboles emergentes. Las especies más importantes dentro de cada categoría se determinaron en función de sus VIR. Las familias dominantes en cada categoría de altura también se definieron a partir de valores de importancia relativa (Mori *et al.*, 1983). Para su cálculo se consideró la suma de los valores relativos del número de especies y de la densidad de cada familia.

3.3.4 Estructura horizontal

3.3.4.1 Distribución espacial de las especies

La heterogeneidad ambiental generada por las diferentes fases de regeneración presentes en el mosaico vegetacional, así como por las diferentes condiciones topográficas y edáficas del terreno, afectan la distribución de las poblaciones en la comunidad vegetal (Whitmore, 1984; Lieberman *et al.*, 1985; Lieberman y Lieberman, 1994; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Richards, 1996). Para determinar si la distribución de las especies en la parcela de estudio se comportaba de manera aleatoria o no, y si se podía relacionar con la heterogeneidad topográfica de la misma, se compararon los patrones de distribución de todas las especies que tuvieran 25 o más individuos en la hectárea con la distribución de Poisson, la cual describe a una distribución aleatoria y está definida por la siguiente fórmula (Ricklefs, 1996; Zar, 1999):

$$P(x) = M^x e^{-M} / x!$$

donde $P(x)$ = probabilidad de x ocurrencias en una unidad de espacio, y

M = número promedio de individuos por unidad de espacio.

El valor de M se obtuvo dividiendo la densidad total de la especie considerada entre 100, que es el número de cuadros de 10 x 10 m en que se subdividió la

hectárea. Para probar si las distribuciones de las especies se ajustaban o no a la distribución de Poisson se utilizó una prueba de χ^2 (Zar, 1999):

$$\chi^2 = \sum (O - E)^2 / E$$

donde O = valor observado;

E = valor esperado de acuerdo a la distribución de Poisson, y

n = número de categorías de x.

Para poder utilizar la prueba de χ^2 fue necesario agrupar dos o más categorías de x cuando los valores esperados en una categoría eran menores que 1, de tal forma que la suma de los valores esperados agrupados fuera ≥ 1 (Zar, 1999). Para las especies que no se ajustaron a la distribución de Poisson se calculó la razón varianza/media para determinar si su distribución era uniforme o agregada (Zar, 1999). Si la razón varianza/media < 1 , el patrón de distribución es uniforme y si la razón varianza/media > 1 , entonces la distribución es agregada (Zar, 1999). La media y la varianza están referidas al número de individuos por unidad de área (cuadros de 10 x 10 m).

A partir de los resultados de la comparación de distribuciones, se eligieron tanto especies con un patrón de distribución aleatorio, como especies con un patrón de distribución no aleatorio, para la elaboración de mapas de distribución espacial de todos sus individuos presentes en la hectárea. Estos mapas se dibujaron sobre esquemas topográficos de la parcela con la finalidad de facilitar la detección de patrones de distribución correlacionables con las características topográficas del terreno.

3.3.4.2 *Análisis de clasificación*

Los análisis multivariados permiten simplificar y facilitar la interpretación de conjuntos de datos complejos (Zavala, 1986). Los análisis multivariados de clasificación se han utilizado para investigar las relaciones entre la vegetación y el ambiente (Zavala, 1986; van Tongeren, 1995). La clasificación consiste en la agrupación de muestras de vegetación, en este caso, cada uno de los cuadros de 10 x 10 m, en conjuntos de alta similitud interna (Zavala, 1986). Para evaluar si la estructura y la composición de la vegetación eran sensibles de manera global a las

características topográficas de la parcela, se utilizó el método de clasificación de Ward, el cual está considerado como uno de los métodos más adecuados para análisis de clasificación en estudios de vegetación (Wishart 1978, citado en Zavala, 1986). El método de Ward es un método jerárquico-politético-aglomerativo, esto es, que muestra las relaciones jerárquicas entre los grupos formados y que parte de considerar a las muestras individualmente, las cuales van siendo fusionadas en grupos cada vez más grandes a través de una función de similitud (Zavala, 1986; van Tongeren, 1995). En el método de Ward la distancia entre los grupos se evalúa a través de un análisis de varianza, minimizando la suma de cuadrados entre los grupos formados en cada paso.

Se construyeron tres matrices de datos para correr los análisis de clasificación. La primera fue una matriz con los datos de presencia-ausencia por especie por cuadro; la segunda se construyó con los valores de densidad por especie por cuadro; y la tercera contenía los logaritmos naturales (ln) de los valores de área basal por cuadro por especie. Se decidió utilizar el ln con el fin de reducir el peso específico de las especies con áreas basales muy grandes. Para efectuar los análisis de clasificación se utilizó el programa STATISTICA 5.0 (STATSOFT INC, 1996).

3.3.5 Diversidad

La diversidad de la comunidad estudiada fue evaluada en función de la riqueza específica (S) y de los índices de Shannon (H') y de equitabilidad (E) para este índice (Magurran, 1988). La riqueza específica es el número total de especies encontradas en la parcela. El índice de Shannon está definido por la siguiente ecuación:

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i$$

donde p_i es la proporción de la muestra total de la iava especie, es decir $p_i = n_i/N$.

En esta última fórmula, n_i = número de individuos de la iava especie, y N = número total de individuos en la muestra. El índice de equitabilidad se expresa con la siguiente fórmula:

4. RESULTADOS

4.1 Síntesis estructural

En la hectárea se encontró un total de 4913 individuos con un DAP ≥ 1 cm. El área basal total fue de $30.4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ y la cobertura de 406%. Los valores respectivos para los individuos con un DAP ≥ 10 cm fueron 412 ind. ha^{-1} , $26.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ y 241%. En la Tabla 1 se muestra la variación de la densidad, el área basal, el número de familias y de especies para diferentes tamaños de diámetro. Menos del 10% de los individuos tienen un DAP ≥ 10 cm, pero éstos aportan un poco menos del 90% del área basal de la comunidad. A partir de 10 cm de DAP, casi el 50% de las familias y el 60% de las especies desaparecen de la muestra. Poco más de dos terceras partes del total de individuos mide no más de 3.3 cm de DAP.

En la Figura 4 se muestra la distribución de frecuencias del número de especies para diferentes categorías de densidad. Más del 75% de las especies está representado solamente por entre 1 y 10 individuos, mientras que sólo el 10% de las especies tiene más de 50 individuos en la hectárea.

4.2 Especies estructuralmente dominantes

4.2.1 Valor de importancia relativa

En la Tabla 2 se muestran la densidad, la frecuencia, el área basal y los valores relativos respectivos de las 20 especies más importantes en función de sus VIR. Entre las especies estructuralmente dominantes se encuentran tanto palmas (p. ej. *Chamaedorea tepejilote* y *C. oblongata*) arbustos (p. ej. *Piper yucatanense* y *P. aff. sub-eburneum*) y árboles pequeños (p. ej. *Rinorea hummeli*, *Trichilia montana* y *Chionanthus oblanceolatus*) como árboles medianos y grandes (p. ej. *Brosimum alicastrum*, *Pouteria unilocularis*, *Ampelocera hottlei*, *Alseis yucatanensis*, *Ceiba pentandra*, *Manilkara sp.*, *Protium copal*). En la Figura 5 se muestra la contribución relativa de las variables densidad, frecuencia y área basal al valor de importancia relativa de las principales especies. Ninguna de las tres variables

$$E = H'/H'_{max}$$

donde $H'_{max} = \log_2 S$.

Para conocer el comportamiento acumulativo de la riqueza específica en función del área muestreada se construyó una curva especies-área. Para ello se dividió a la hectárea en bloques de tamaños iguales y se contó el número de especies dentro de cada uno de estos bloques. Así se obtuvo el promedio y la desviación estándar del número de especies para cada conjunto de bloques del mismo tamaño. La hectárea se subdividió sucesivamente de la siguiente manera: 100 bloques de 0.01 ha; 25 bloques de 0.04 ha; 10 bloques de 0.10 ha; 5 bloques de 0.20 ha; 4 bloques de 0.25 ha; 2 bloques de 0.50 ha y un bloque de 1 ha.

Tabla 1. Valores de densidad, área basal, número de familias y de especies para diferentes tamaños de DAP. Entre paréntesis aparecen los valores porcentuales respectivos y entre corchetes el número total de especies si se considera a las 14 morfoespecies cuyas familias no pudieron ser determinadas.

DAP	Densidad	Área basal (m²)	Familias	Especies
≥ 1 cm	4913 (100)	30.40 (100)	50 (100)	194 (100) [208]
≥ 2.5 cm	1899 (38)	29.41 (97)	49 (98)	142 (73) [153]
≥ 3.3 cm	1314 (27)	28.95 (95)	39 (78)	129 (66) [139]
≥ 10 cm	412 (8)	26.69 (88)	27 (54)	78 (40) [83]
≥ 30 cm	68 (1)	16.42 (54)	15 (30)	24 (12) [25]

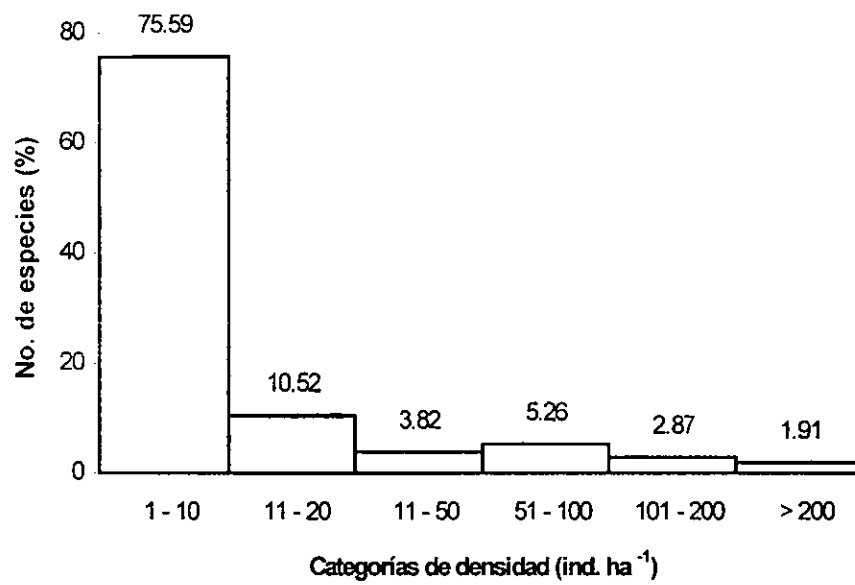


Figura 4. Número de especies expresado como porcentaje del total para diferentes categorías de densidad. El valor del porcentaje se muestra en la parte superior de las barras.

Tabla 2. Valores de importancia relativa (VIR) de las especies estructuralmente dominantes. D = densidad; F = frecuencia; AB = área basal. Dr, Fr y ABr = valores relativos respectivos.

Especie	Familia	D	F	AB (m ²)	Dr	Fr	ABr	VIR
<i>Rinorea hummeli</i>	Violaceae	818	64	0.68	16.67	3.50	2.23	22.41
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	94	52	4.74	1.91	2.84	15.58	20.35
<i>Piper yucatanense</i>	Piperaceae	596	89	0.22	12.14	4.87	0.72	17.75
<i>Pouteria unilocularis</i>	Sapotaceae	335	61	0.86	7.00	3.34	2.84	13.22
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	Arecaceae	428	65	0.25	8.72	3.56	0.83	13.12
"anonillo"	Annonaceae	162	61	1.50	3.30	3.34	4.90	11.55
<i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmaceae	113	53	1.71	2.30	2.90	5.63	10.84
<i>Alseis yucatanensis</i>	Rubiaceae	80	50	1.60	1.63	2.73	5.24	9.61
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	Bombacaceae	5	5	2.60	0.10	0.27	8.52	8.90
<i>Sebastiania longicuspis</i>	Euphorbiaceae	72	47	1.50	1.46	2.57	4.83	8.87
<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	1	1	2.63	0.02	0.05	8.65	8.73
<i>Trichilia montana</i>	Meliaceae	177	73	0.10	3.60	4.00	0.31	7.93
<i>Manilkara</i> sp.	Sapotaceae	79	47	0.95	1.60	2.57	3.12	7.31
<i>Protium copal</i>	Burseraceae	94	56	0.66	1.91	3.06	2.17	7.16
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	Moraceae	124	50	0.37	2.52	2.74	1.23	6.50
<i>Trichilia erythrocarpa</i>	Meliaceae	89	37	0.79	1.81	2.03	2.62	6.46
<i>Chionanthus oblancheolatus</i>	Oleaceae	133	55	0.11	2.71	3.01	0.37	6.09
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	88	54	0.26	1.79	2.96	0.87	5.63
<i>Piper</i> aff. <i>sub-eburneum</i>	Piperaceae	121	48	0.06	2.46	2.63	0.19	5.29
<i>Chamaedorea oblongata</i>	Arecaceae	119	49	0.01	2.42	2.68	0.04	5.15

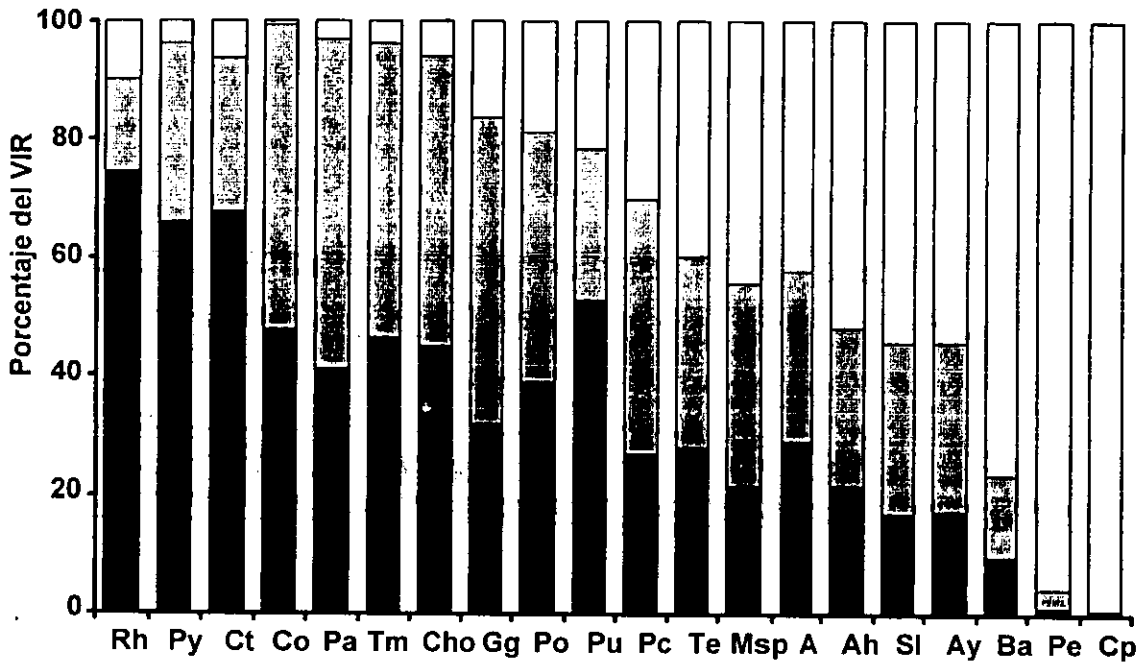


Figura 5. Contribución relativa de la densidad (barras negras), la frecuencia (barras grises) y el área basal (barras blancas) al VIR de las principales especies. (Rh) *Rinorea hummeli*, (Py) *Piper yucatanense*, (Ct) *Chamaedorea tepejilote*, (Co) *Chamaedorea oblongata*, (Pa) *Piper aff. sub-eburneum*, (Tm) *Trichilia montana*, (Cho) *Chionanthus oblanceolatus*, (Gg) *Guarea glabra*, (Po) *Pseudolmedia oxyphyllaria*, (Pu) *Pouteria unilocularis*, (Pc) *Protium copal*, (Te) *Trichilia erythrocarpa*, (Msp) *Manilkara sp.*, (A) "anonillo", (Ah) *Ampelocera hottlei*, (Sl) *Sebastiania longicuspis*, (Ay) *Alseis yucatanensis*, (Ba) *Brosimum alicastrum*, (Pe) *Pseudobombax ellipticum* y (Cp) *Ceiba pentandra*.

contribuye de manera constante a los valores de importancia calculados para estas especies. Por ejemplo, *Rinorea hummeli* tiene el VIR más alto (Tabla 2), pero dicho valor está definido mayormente por una densidad muy alta en la hectárea, mientras que su contribución al área basal de la comunidad es relativamente baja. En el caso de *Brosimum alicastrum*, cuyo VIR es ligeramente menor al de *Rinorea hummeli* (Tabla 2), éste está determinado por su contribución al área basal de la comunidad y no por su aportación en términos de densidad.

Entre las 20 especies con VIR más altos hay un subconjunto conformado por arbolitos, arbustos o palmas con densidades y/o frecuencias muy altas, pero cuya aportación al área basal de la comunidad es relativamente baja (*Rinorea hummeli*, *Piper yucatanense*, *Piper* aff. *sub-eburneum*, *Chamaedorea tepejilote*, *Chamaedorea oblongata* y *Chionanthus oblanceolatus*). En contraste, hay especies representadas por un solo individuo dentro de la hectárea que figuran entre las especies más importantes por su contribución al área basal de la comunidad. Tal es el caso de *Ceiba pentandra* y *Pseudobombax ellipticum*, que tuvieron diámetros a la altura del pecho de más de 1.5 m. Otro subconjunto está representado por especies de árboles grandes y medianos bien distribuidos dentro de la hectárea, cuyo VIR está definido equitativamente por su densidad y frecuencia y por su contribución al área basal. Entre estas especies se encuentran *Ampelocera hottlei*, *Alseis yucatanensis*, *Sebastiania longicuspis*, *Manilkara* sp. y *Trichilia erythrocarpa*.

4.2.2 Rango por índice de distribución vs. rango por cobertura y rango por área basal

En la Figura 6a se muestra la relación entre las jerarquías de acuerdo al índice de distribución y a la cobertura de las diferentes especies. Las especies más importantes de la comunidad son las que presentan los rangos más pequeños para ambas variables, es decir, aquellas que son importantes tanto en función de su distribución como en su aportación a la cobertura total de la comunidad. Al considerar a las especies comprendidas en el intervalo de valores de rango entre 1 y 20 para ambas variables, se obtiene que las 15 especies más importantes de la

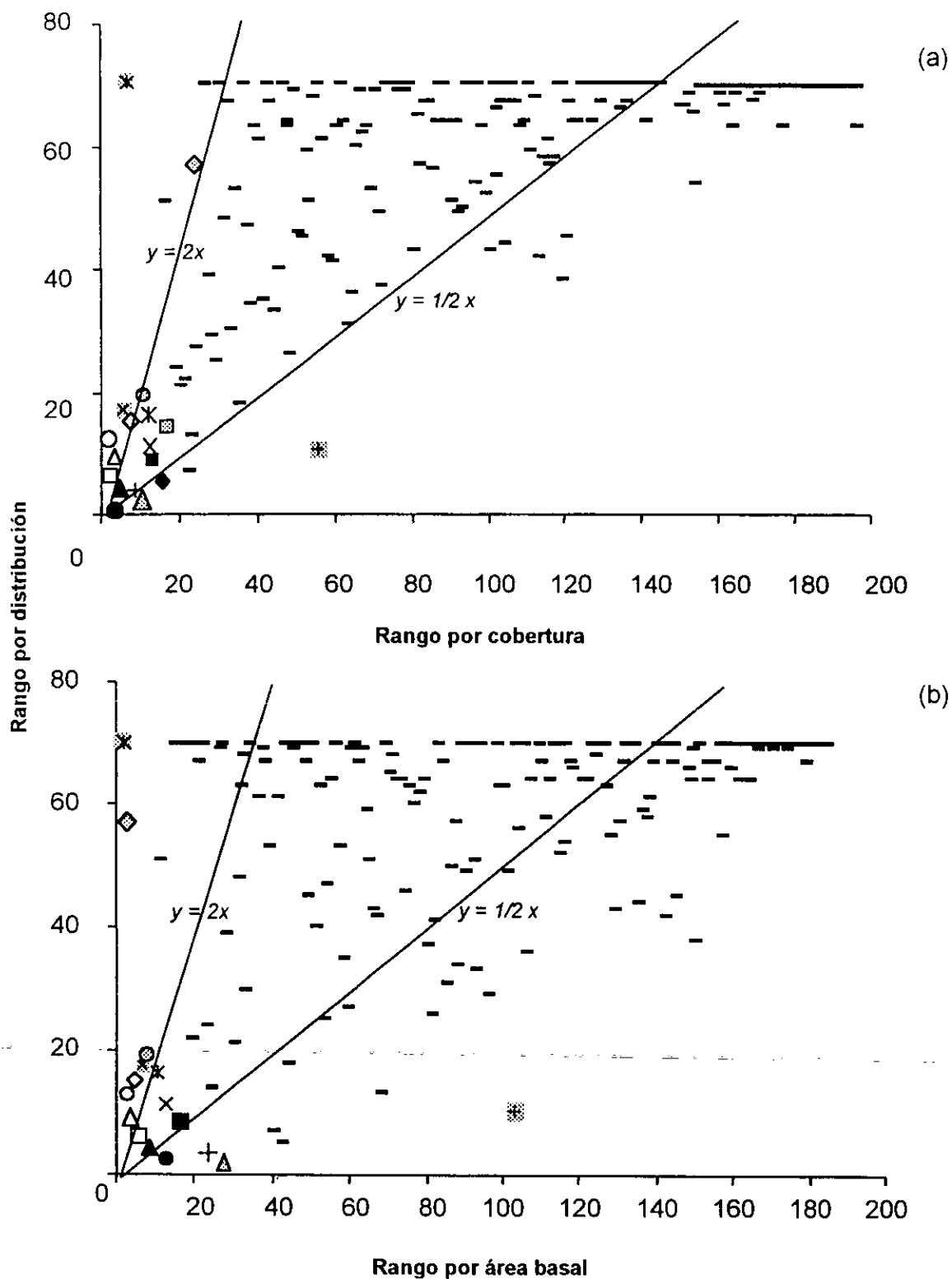


Figura 6. Ordenación de las especies en función de sus rangos por distribución vs. sus rangos por cobertura (a) y por área basal (b). *Rinorea hummeli* ●, *Pouteria unilocularis* ▲, "anonillo" □, *Ampelocera hottlei* △, *Brosimum alicastrum* ○, *Piper yucatanense* △, *Chamaedorea tepejilote* +, *Sebastiania longicuspis* ✱, *Alseis yucatanensis* ◇, *Protium copal* ×, *Pseudolmedia oxyphyllaria* ■, *Trichilia montana* ◆, *Manilkara* sp. ⊙, *Trichilia erythrocarpa* ×, *Guarea glabra* ⊠, *Chamaedorea oblongata* ✱, *Ceiba pentandra* ✱, *Pseudobombax ellipticum* ◇.

comunidad son: *Rinorea hummeli*, *Brosimum alicastrum*, "anonillo", *Ampelocera hottlei*, *Pouteria unilocularis*, *Sebastiania longicuspis*, *Alseis yucatanensis*, *Manilkara* sp., *Trichilia erythrocarpa*, *Protium copal*, *Piper yucatanense*, *Chamaedorea tepejilote*, *Trichilia montana*, *Pseudoimedia oxyphyllaria* y *Guarea glabra*.

En la Figura 6b se observa la relación entre los rangos de acuerdo al índice de distribución y los rangos de acuerdo al área basal de las diferentes especies. Si se considera el mismo intervalo de valores de rango que en el caso anterior, se obtiene que las especies más importantes son: *Rinorea hummeli*, *Pouteria unilocularis*, "anonillo", *Ampelocera hottlei*, *Brosimum alicastrum*, *Alseis yucatanensis*, *Sebastiania longicuspis*, *Pseudoimedia oxyphyllaria*, *Protium copal*, *Trichilia erythrocarpa* y *Manilkara* sp.

Las especies más importantes de la comunidad encontradas al comparar los rangos por distribución con los rangos por cobertura y por área basal son, en ambos casos, subconjuntos de las 20 especies más importantes en función de sus VIR.

La Figura 6b también permite apreciar cómo algunas especies que están entre las más importantes por sus VIR quedan fuera del listado de especies importantes al considerar de manera separada sus valores de área basal y de densidad. Por ejemplo, especies como *Piper yucatanense*, *Chamaedorea tepejilote* y *Chamaedorea oblongata* están entre las 20 especies más importantes en términos de su distribución, pero ocupan respectivamente los valores de rango 28, 24 y 104 en función de su área basal. Por el contrario, especies como *Ceiba pentandra* y *Pseudobombax ellipticum* ocupan respectivamente los rangos 2 y 3 por área basal, pero tienen los rangos 70 y 57 en función de su distribución. La misma apreciación puede hacerse para la Figura 6a, sólo que en términos de cobertura; especies como *Piper yucatanense* y *Chamaedorea tepejilote* sí están entre las 20 más importantes al tener ambas densidades grandes de copas que contribuyen de manera significativa a la cobertura total de la comunidad, cosa que no sucede con sus áreas basales, pues estas especies tienen diámetros muy pequeños.

4.3 Estructura vertical

4.3.1 *Análisis cualitativo*

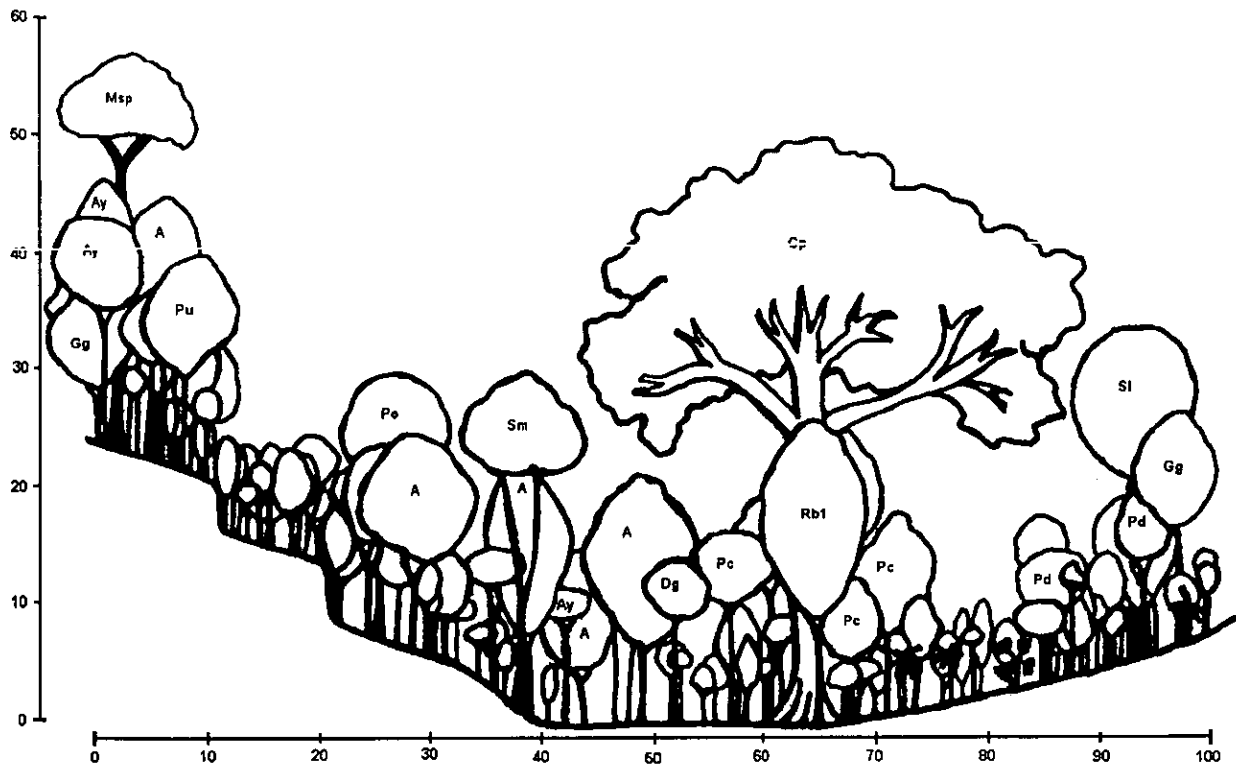
El dosel de la comunidad se ubica entre 25 y 30 m de altura, aunque existen árboles emergentes de entre 45 y 50 m. En la Figura 7 se observan los perfiles de vegetación que se dibujaron. En ambos perfiles se aprecia la ausencia de un dosel uniforme y la presencia de árboles emergentes con alturas superiores a los 30 m y que en algunos casos alcanzan los 50 m (trayecto 1). En los perfiles de vegetación y en las proyecciones de copas (Fig. 8) se observa que la mayor densidad de individuos se encuentra en las categorías de altura < 10 m, y que el único estrato claramente diferenciable y continuo en ambos trayectos corresponde a dicha categoría de altura (Fig. 7).

En la Figura 8 se observa la existencia de discontinuidades en la distribución de las copas de los individuos pertenecientes a diferentes categorías de altura en distintas áreas de la parcela. Algunas de estas discontinuidades se presentan en zonas donde existen densidades grandes de copas de árboles pertenecientes a categorías de altura mayor. Por ejemplo, entre 60 y 90 m de sur a norte, y entre 10 y 40 m de oeste a este (Fig. 8c) existe un hueco en diagonal SE-NO en la distribución de los individuos que miden entre 10 y 14.9 m de altura. En dicha zona existe una densidad grande de individuos con alturas entre 15 y 20 m (Fig. 8d) y también están presentes árboles de más de 30 m (Fig. 8e). Dentro de esta misma zona existen partes con huecos en la distribución de los individuos < 10 m (Figs. 8a y 8b). En la porción comprendida entre 20 y 60 m de oeste a este, y entre 50 y 90 m de sur a norte, se observan varias copas de árboles de más de 30 m de altura (Fig. 8e) pero pocos individuos de entre 10 y 29 m (Figs. 8c y 8d). En la esquina noroeste de la parcela existe una densidad grande de árboles de entre 10 y 14.9 m (Fig. 8c); en esta zona prácticamente no hay árboles > 15 m.

4.3.2 *Análisis cuantitativo*

En la Figura 9 se muestra la distribución vertical de la densidad, del área basal y de la cobertura en la parcela. Más del 70% de los individuos no sobrepasa una

Transecto 1

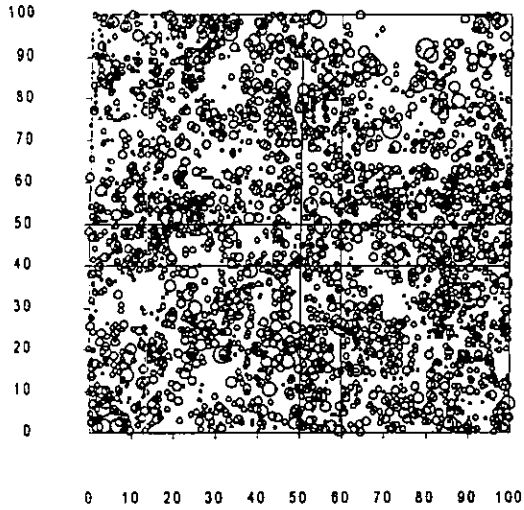


Transecto 2

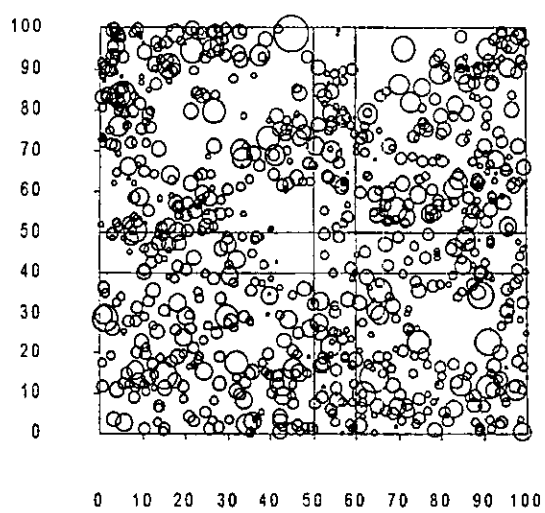


Figura 7. Perfiles de vegetación de dos transectos de 100 x 10 m. El transecto 1 corre en dirección oeste-este y el transecto 2 en dirección sur-norte. La notación de las especies es la misma que la usada en la Figura 5 excepto para aquellas especies que sólo están consideradas en esta figura y que a continuación se especifican: (*Ps*) *Pouteria sapota*, (*Ss*) *Simira salvadorensis*, (*Pt*) *Pterocarpus?*, (*Pd*) *Pouteria durlandii*, (*Cb*) *Calophyllum brasiliense*, (*Dg*) *Dialium guianense*, (*Sm*) *Spondias mombin*, (*Rb1*) Rubiaceae sp. 1 y (*D11*) Desconocida sp. 11.

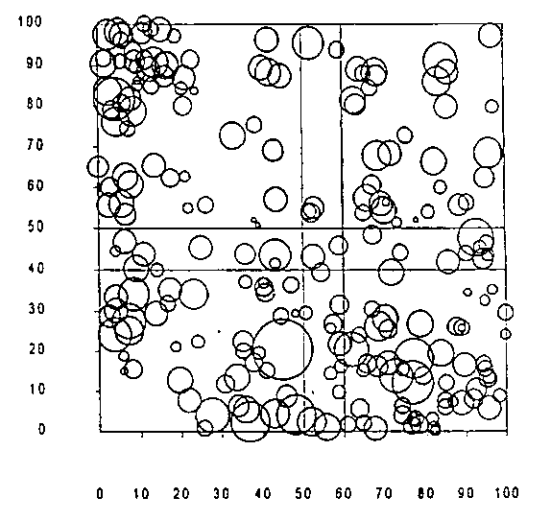
a)



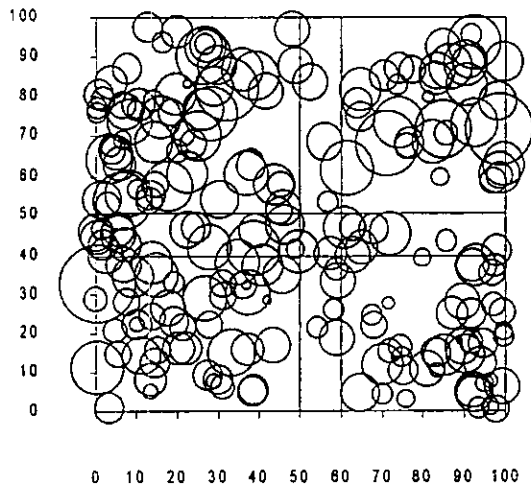
b)



c)



d)



e)

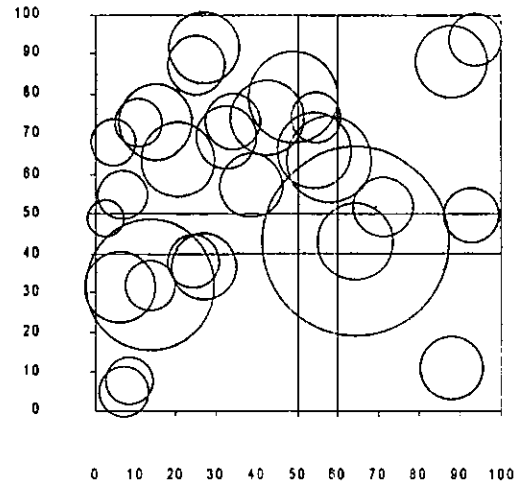


Figura 8. Proyecciones de la cobertura de las copas para diferentes categorías de altura. (a) $< 5.0\text{ m}$; (b) $5.0 - 9.9\text{ m}$; (c) $10.0 - 14.9\text{ m}$; (d) $15.0 - 29.9\text{ m}$; (e) $\geq 30.0\text{ m}$. Se muestra la ubicación en la parcela de los transectos 1 (oeste-este) y 2 (norte-sur) cuyos perfiles de vegetación aparecen en la Fig. 7.

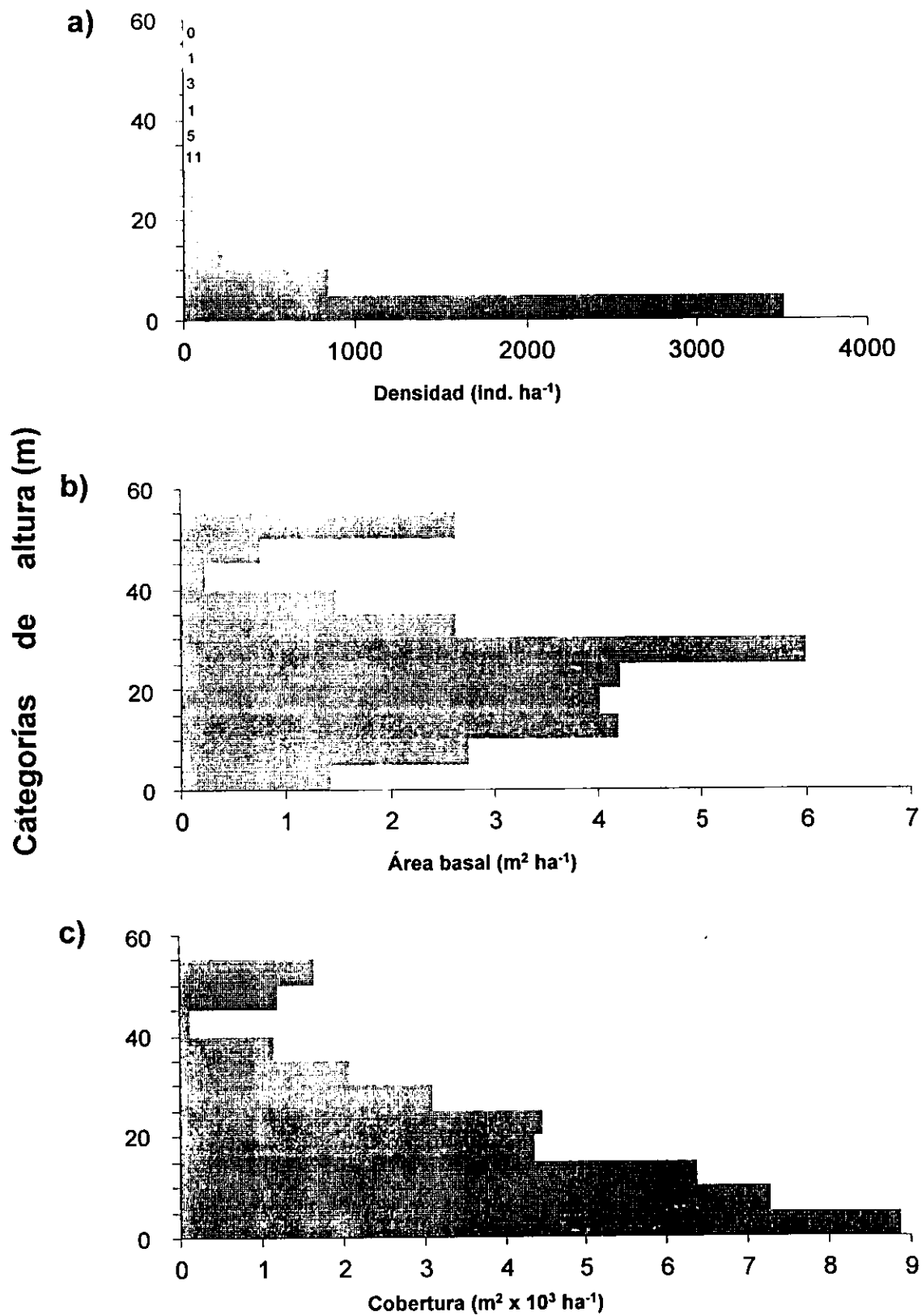


Figura 9. Distribución vertical de la densidad (a), el área basal (b) y la cobertura (c) en la hectárea. Los valores de la densidad entre los 30 y 60 m se indican junto al eje de las ordenadas.

altura de 5 m, mientras que únicamente el 2.2% (109 árboles) supera los 20 m (Fig. 9a). Sólo cinco árboles alcanzaron más de 40 m de altura: *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), *Manilkara* sp. (Sapotaceae), *Pouteria sapota* (Sapotaceae), *Ficus* sp. 3 (Moraceae) y *Ficus* sp. 4 (Moraceae). En contraste, el grueso del área basal (Fig. 9b) es aportado por los árboles de más de 20 m, y un solo árbol de más de 50 m de altura (*Ceiba pentandra*) aporta el doble de área basal que los 3500 individuos de menos de 5 m de altura. Sin embargo, los valores más altos de cobertura corresponden a estos últimos individuos debido a la alta densidad de copas en dicha categoría de altura (Figs. 8a y 9c).

4.3.3 Distribución vertical de la riqueza específica

En la Tabla 3 se sintetiza la variación en el número de especies para diferentes categorías de altura. Este número disminuye notablemente de las partes bajas hacia las partes altas del dosel. Por ejemplo, en la categoría de altura I está presente el 83.7% del total de especies encontradas en la parcela, mientras que sólo un 34.4% se encuentra en la categoría II. Debido a que en la categoría I se incluyen a todas las especies características del sotobosque, como son las palmas, los arbustos y los árboles pequeños < 10 m de altura, el número de especies exclusivas de dicha categoría es prácticamente el doble del número de especies compartidas. Esta relación se invierte en las categorías II y III, donde las especies compartidas son al menos el doble de las exclusivas. Muchas de las especies de la categoría III están presentes en la categoría II, además de que en la categoría I están presentes individuos jóvenes de especies características de las categorías II y III. En la categoría de altura IV, correspondiente a los árboles emergentes de la hectárea, dos de las cinco especies (*Manilkara* sp. y *Pouteria sapota*) presentaron individuos en las categorías inferiores.

Con relación a las cinco especies más importantes en la categoría I (Tabla 3), sólo una de ellas (*Pouteria unilocularis*) corresponde a una especie importante en otras categorías de altura. *Rinorea hummeli* rara vez sobrepasó los 10 m de altura y

Tabla 3. Número total de especies exclusivas y compartidas para diferentes categorías de altura. Las especies más importantes dentro de cada categoría están definidas en función de sus VIR.

Categoría de altura (m)	No. de especies	Especies exclusivas	Especies compartidas	Densidad (ind/ha)	Especies más importantes
I (hasta 10)	175	117	58	4351	<i>Rinorea hummeli</i> <i>Piper yucatanense</i> <i>Chamaedorea tepejilote</i> <i>Pouteria unilocularis</i> <i>Trichilia montana</i>
II (10.1-20)	72	20	52	321	"anonillo" <i>Sebastiania longicuspis</i> <i>Alseis yucatanensis</i> <i>Pouteria unilocularis</i> <i>Protium copal</i>
III (20.1-40)	30	10	20	104	<i>Brosimum alicastrum</i> <i>Ampelocera hottlei</i> "anonillo" <i>Alseis yucatanensis</i> <i>Sebastiania longicuspis</i>
IV (>40m)	5	3	2	5	<i>Ceiba pentandra</i> <i>Manilkara sp.</i> <i>Ficus sp. 2</i> <i>Pouteria sapota</i> <i>Ficus sp. 3</i>

no se encontraron individuos de *Trichilia montana* en las demás categorías. Las categorías II y III comparten tres de sus cinco especies más importantes (Tabla 3). Entre los árboles grandes (> 20 m), *Brosimum alicastrum* y *Ampelocera hottlei* fueron los dominantes estructurales. Sólo cinco especies alcanzaron más de 40 m de altura (Tabla 3).

4.3.4 Distribución vertical de las familias

La Tabla 4 muestra las cinco familias más importantes, en función de sus VIR, dentro de cada una de las categorías de altura. En la categoría I destacan las palmas y los arbustos de la familia Piperaceae. La familia Violaceae, aunque representada por una sola especie, es importante por su gran abundancia en dicha categoría. La familia Sapotaceae está entre las familias más importantes en todas las categorías, excepto en la III (en donde ocupó el sitio 6 en función de su VIR) y destaca por el número de especies con que contribuye dentro de cada categoría de altura. De los cinco árboles emergentes presentes en la hectárea, dos pertenecen a dicha familia (Tabla 3). Entre las familias de la categoría III resaltan las Leguminosae por su riqueza específica y las Moraceae por su abundancia.

4.4 Estructura horizontal

4.4.1 Patrones de distribución espacial de las especies

En la Tabla 5 se muestran los resultados del análisis de distribución de las especies con una densidad ≥ 25 ind. ha⁻¹. Sólo seis de las 29 especies analizadas se ajustaron a una distribución de Poisson, es decir, tienen un patrón de distribución aleatoria. El resto de las especies presentó una distribución agregada.

4.4.2 Mapas de distribución de las especies

En la parcela de estudio se distinguieron dos condiciones topográficas claramente diferentes: zonas de pendiente y zonas planas. A pesar de que no se realizaron análisis de suelos, se observó que en las pendientes su profundidad es

Tabla 4. Familias más importantes por categoría de altura. El valor de importancia de las familias se calculó en función de su contribución relativa a la densidad y la riqueza específica en cada categoría. Entre paréntesis aparecen los valores absolutos respectivos.

Categoría de altura	Familia	Densidad relativa	Riqueza específica relativa	VIR
I (hasta 10 m)	Arecaceae	15.52 (676)	4.57 (8)	20.09
	Piperaceae	17.13 (746)	2.85 (5)	19.99
	Violaceae	18.71 (815)	0.57 (1)	19.28
	Sapotaceae	10.01 (436)	7.42 (13)	17.44
	Meliaceae	9.11 (397)	2.85 (5)	11.97
II (10.1-20 m)	Sapotaceae	18.69 (60)	9.72 (7)	28.41
	Annonaceae	15.84 (51)	8.33 (6)	24.22
	Euphorbiaceae	11.21 (36)	6.94 (5)	18.15
	Moraceae	8.10 (26)	6.94 (5)	15.04
	Meliaceae	7.47 (24)	5.55 (4)	13.03
III (20.1-40 m)	Moraceae	23.08 (24)	10.00 (3)	33.08
	Leguminosae	7.69 (8)	20.00 (6)	27.69
	Euphorbiaceae	10.58 (11)	10.00 (3)	20.58
	Rubiaceae	9.61 (10)	10.00 (3)	19.62
	Annonaceae	12.50 (13)	3.33 (1)	15.83
IV (> 40 m)	Moraceae	40.00 (2)	40.00 (2)	80.00
	Sapotaceae	40.00 (2)	40.00 (2)	80.00
	Bombacaceae	20.00 (1)	20.00 (1)	40.00

Tabla 5. Resultados del análisis de patrones de distribución espacial de las especies con una densidad ≥ 25 ind. ha⁻¹.

Espece	Familia	χ^2	g.l.	p	Distribución
<i>Rinorea hummeli</i>	Violaceae	1900.947	12	< 0.001	Agregada
<i>Piper yucatanense</i>	Piperaceae	207.265	10	< 0.001	Agregada
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	Arecaceae	1124.563	9	< 0.001	Agregada
<i>Trichilia montana</i>	Meliaceae	8.656	4	n.s.	Aleatoria
<i>Pouteria unilocularis</i>	Sapotaceae	500.569	7	< 0.001	Agregada
"anonillo"	Annonaceae	58.912	4	< 0.001	Agregada
<i>Chionanthus oblanceolatus</i>	Oleaceae	49.760	4	< 0.001	Agregada
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	Moraceae	37.041	3	< 0.001	Agregada
<i>Chamaedorea oblongata</i>	Arecaceae	33.444	3	< 0.001	Agregada
<i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmaceae	34.023	3	< 0.001	Agregada
<i>Protium copal</i>	Burseraceae	2.914	3	n.s.	Aleatoria
<i>Piper aff. sub-eburneum</i>	Piperaceae	82.473	4	< 0.001	Agregada
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	16.027	3	< 0.005	Agregada
<i>Trichilia erythrocarpa</i>	Meliaceae	61.295	3	< 0.001	Agregada
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	3.086	3	n.s.	Aleatoria
<i>Alseis yucatanensis</i>	Rubiaceae	57.569	3	< 0.001	Agregada
<i>Acalypha diversifolia</i>	Euphorbiaceae	47.998	2	< 0.001	Agregada
<i>Quararibea funebris</i>	Bombacaceae	9.193	2	< 0.025	Agregada
<i>Sebastiania longicuspis</i>	Euphorbiaceae	55.917	3	< 0.001	Agregada
<i>Manilkara sp.</i>	Sapotaceae	4.547	2	n.s.	Aleatoria
<i>Trichilia minutiflora</i>	Meliaceae	32.984	2	< 0.001	Agregada
<i>Desmoncus orthacanthos</i>	Arecaceae	28.140	2	< 0.001	Agregada
<i>Pouteria durlandii</i>	Sapotaceae	4.843	1	< 0.05	Agregada
<i>Bactris mexicana</i>	Arecaceae	24.969	1	< 0.001	Agregada
<i>Cymbopetalum mayarum</i>	Annonaceae	3.880	1	< 0.05	Agregada
<i>Ardisia paschalis</i>	Myrsinaceae	1.822	1	n.s.	Aleatoria
<i>Psychotria chiapensis</i>	Rubiaceae	7.261	1	< 0.01	Agregada
<i>Attalea butyracea</i>	Arecaceae	27.629	1	< 0.001	Agregada
<i>Cryosophila stauracantha</i>	Arecaceae	0.145	1	n.s.	Aleatoria

menor y que allí son frecuentes los afloramientos de roca caliza, mientras que en las zonas bajas el suelo es más profundo y parece presentar una mayor capacidad de retención de agua que en las laderas.

Durante el muestreo se pudo observar que algunas especies eran claramente sensibles a la variación de las condiciones topográficas. Por ejemplo, *Rinorea hummeli* únicamente se encontró en las partes bajas de la hectárea y su mapa de distribución (Fig. 10a) es un dibujo fiel de la distribución de las partes planas de la parcela. Su ausencia en la porción noreste de la hectárea se debe a la presencia de una zona inundable en dicha zona y a la formación de un claro en la orilla norte por la caída de varias ramas y trepadoras leñosas que aplastaron las plantas que allí había, entre las marcas de 70 y 90 m. *Chamaedorea tepejilote* también mostró preferencia por las partes planas, aunque algunos individuos estuvieron localizados en zonas de pendiente, sobre todo en la ladera sur de la hectárea (Fig. 10b). En la porción de dicha ladera donde se encontraron individuos de *Chamaedorea tepejilote* la pendiente es menor que en la ladera oeste y otras porciones de la misma ladera sur. Además, durante los recorridos de colecta dentro y fuera de la hectárea se observó la ausencia de *Chamaedorea tepejilote* en las pendientes y partes altas de las colinas.

En la Figura 10c se muestra la distribución de *Ampelocera hottlei* dentro de la hectárea. Esta especie también mostró preferencia por las partes bajas de la parcela; los individuos que se encontraron en las pendientes corresponden a arbolitos de menos de 10 m de altura, mientras que todos los árboles adultos con más de 25 m de altura se localizaron en las partes bajas. Durante los recorridos de colecta se observó que *A. hottlei* abunda en las partes planas y nunca se encontraron individuos adultos en las pendientes fuertes ni en la cima de las colinas. Algunas especies mostraron preferencia por condiciones aún más particulares dentro de las partes bajas de la parcela. Por ejemplo, las palmas *Attalea butyracea* y *Bactris mexicana* estuvieron restringidas a la parte baja inundable que se encuentra en la esquina noreste de la hectárea (Figs. 11a y 11b).

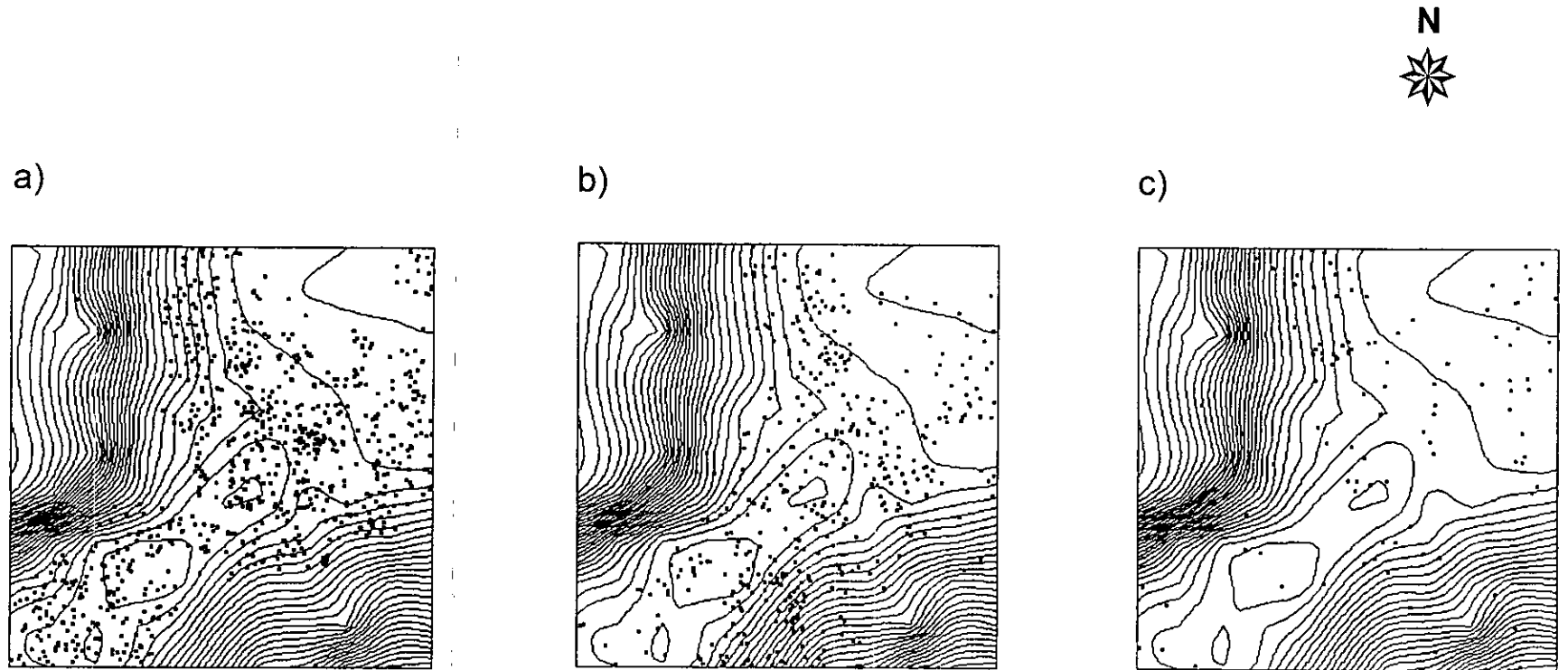
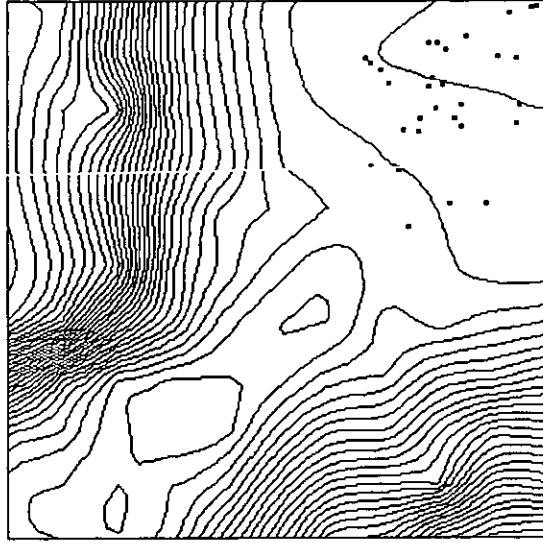


Figura 10. Distribución espacial de tres especies con preferencia por las partes bajas de la hectárea. (a) *Rinorea hummeli*, (b) *Chamaedorea tepejilote* y (c) *Ampelocera hottlei*.

a)



b)

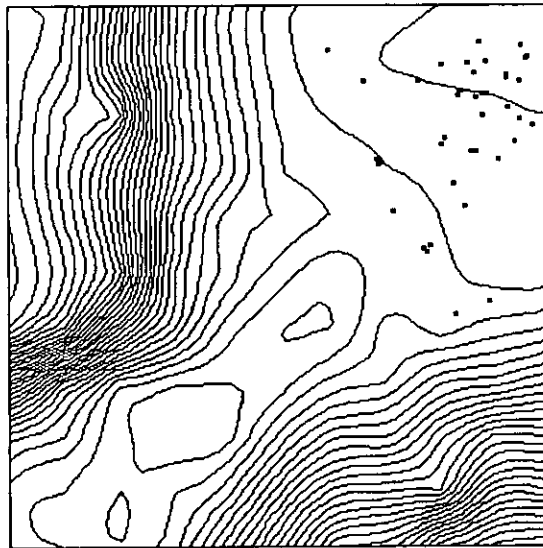


Figura 11. Distribución espacial de dos especies restringidas a las zonas inundables de la parcela. (a) *Attalea butyracea* y (b) *Bactris mexicana*.

Otras especies se distribuyeron en las zonas de pendiente. Tal fue el caso de *Trichilia minutiflora* (Fig. 12a), *Pouteria unilocularis* (Fig. 12b) y “anonillo” (Fig.12c). Para estas tres especies se encontraron algunos individuos en las zonas planas, pero se trata en general de plantas pequeñas en comparación con las encontradas en las pendientes; además, durante los recorridos de colecta dichas especies fueron observadas preferentemente en las laderas. Todas las especies hasta aquí descritas presentaron patrones de distribución no aleatorios (Tabla 5).

Por último, algunas especies no mostraron sensibilidad aparente a las condiciones topográficas. Tal fue el caso de *Trichilia montana*, *Guarea glabra* y *Protium copal* (Fig. 13), que se distribuyeron de manera amplia tanto en las zonas de pendiente como en las bajas, incluyendo la parte inundable de la parcela. Estas especies presentaron distribuciones espaciales aleatorias (Tabla 5).

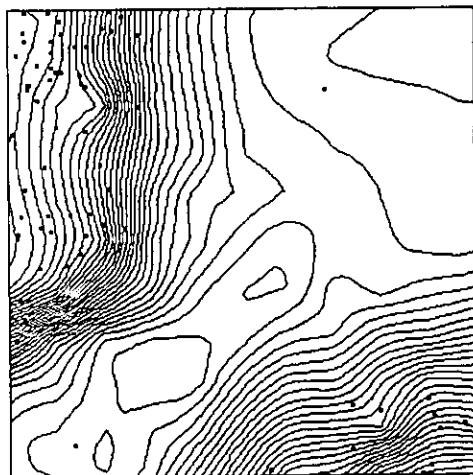
4.4.3 Análisis de clasificación de los cuadros de la hectárea

En la Figura 14 se muestran los resultados de la clasificación al considerar como variable la presencia o ausencia de las especies en cada uno de los 100 cuadros en que se dividió la parcela. Se aprecia la formación de dos grandes grupos que se fusionan al tomar como umbral una distancia euclidiana de 24, y al considerar una distancia euclidiana de 15 se distinguen tres grupos cuya distribución en la parcela se muestra en la Figura 17a. El primer grupo se distribuye en ambas laderas, pero está mejor representado en la pendiente oeste que es la de mayor tamaño. El segundo grupo se localiza en la base de las laderas y en las zonas planas de la hectárea, excepto en la esquina noreste correspondiente a la zona inundable y que es donde se distribuye el tercer grupo.

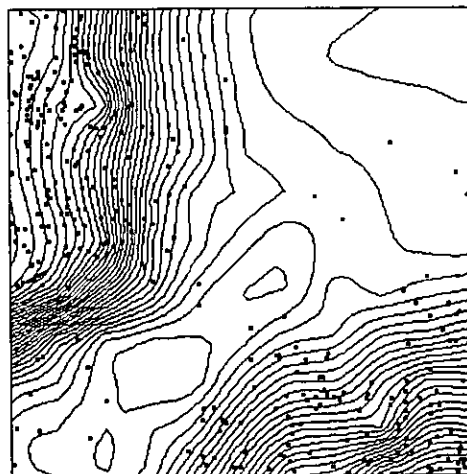
En la Figura 15 se observa el resultado de la clasificación al considerar como variable a la densidad. Al igual que en el caso anterior, se forman dos grandes grupos de cuadros que en general corresponden a las zonas de ladera y a las zonas planas (Fig. 17b). Los otros grupos diferenciados a distancias de fusión menores no se pudieron relacionar claramente con las características topográficas de la parcela. La zona inundable no se diferenció como un subgrupo dentro del gran grupo de



a)



b)



c)

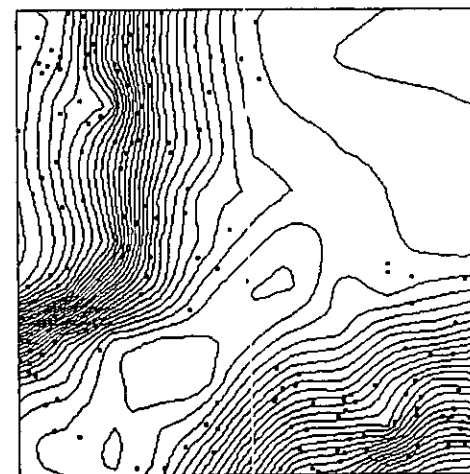


Figura 12. Distribución espacial de tres especies con preferencia por las zonas de pendiente de la hectárea. (a) *Trichilia minutiflora*, (b) *Pouteria unilocularis* y (c) "anonillo".

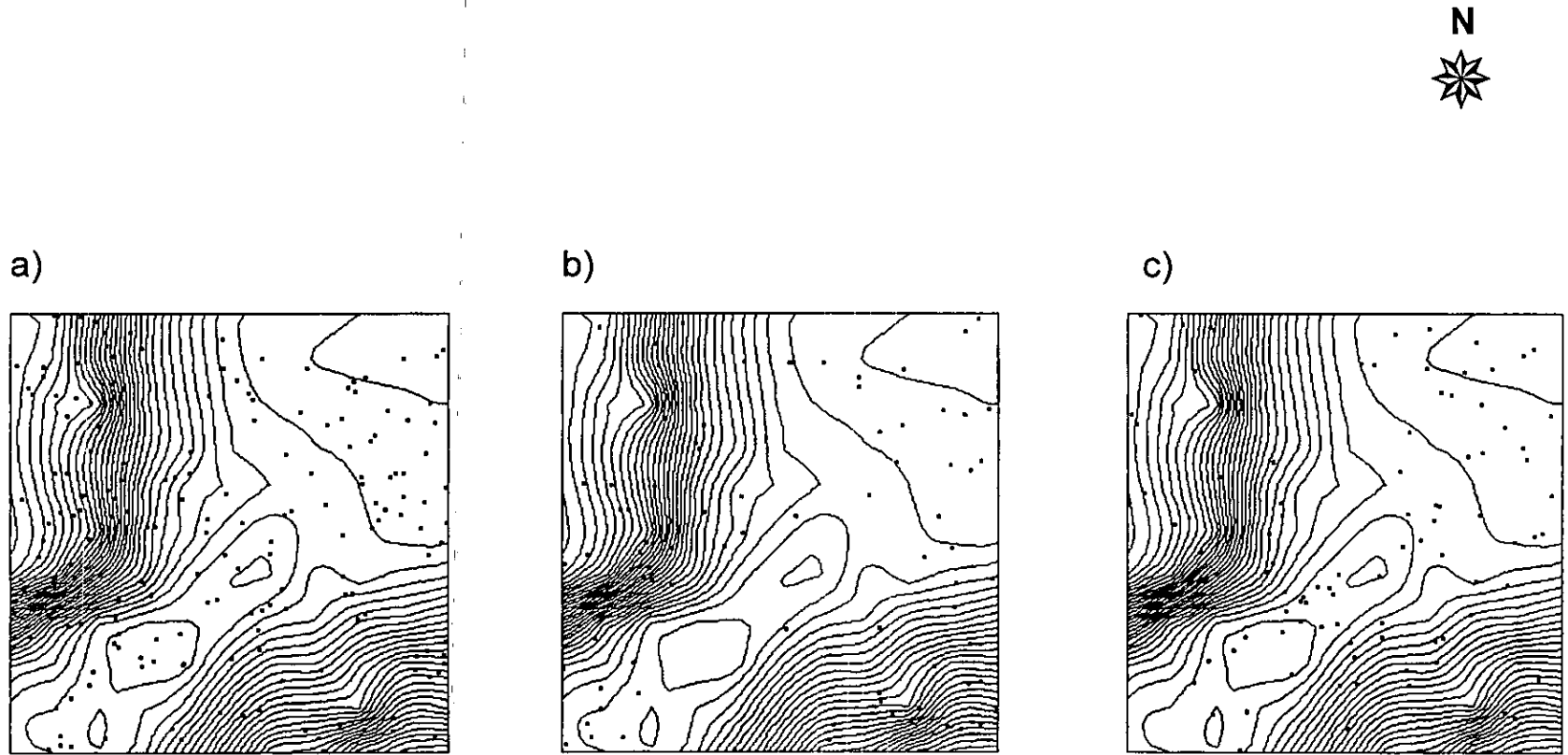


Figura 13. Distribución espacial de tres especies presentes tanto en las partes bajas como en las zonas de pendiente de la parcela. (a) *Trichilia montana*, (b) *Guarea glabra* y (c) *Protium copal*.

cuadros de las zonas bajas. Con el uso de esta variable, el grupo de cuadros localizados en las pendientes abarca un área mayor de ambas laderas que en el caso anterior.

Al considerar al área basal como variable, se distinguieron dos grandes grupos que se fusionan a una distancia euclidiana de 100 (Fig. 16) y que en general corresponden con las principales características topográficas de la parcela: pendientes y partes bajas. El grupo de las partes bajas está conformado por dos subgrupos que se fusionan a una distancia euclidiana de 44; el subgrupo más pequeño corresponde a la zona baja inundable. En la Figura 17c se muestra la distribución en la parcela de estos grupos. Se aprecia la presencia de un cuadro del grupo de las zonas bajas entre los cuadros de la ladera sur, lo que indica que la estructura en función del área basal de dicho cuadro es más parecida a la de los cuadros de las partes bajas y la base de las laderas que a la de los cuadros ubicados en las pendientes.

4.5 Diversidad y Florística

En la hectárea se encontraron 194 especies pertenecientes a 151 géneros y 50 familias. No se incluye en estas cifras a las 14 morfoespecies cuyas familias no pudieron ser determinadas. La función acumulativa del número total de especies encontradas (incluidas las 14 morfoespecies cuyas familias no se pudieron determinar) en el área muestreada no presentó una aproximación a la asíntota (Fig. 18).

La distribución numérica de las especies entre las familias se muestra en la Figura 19. Sólo 15 de las 50 familias estuvieron representadas por cinco o más especies; de éstas, solamente cinco tuvieron más de 10 especies, mientras que 29 familias presentaron entre una y dos especies. Las familias con mayor número de especies, en orden decreciente de importancia, fueron Leguminosae, Rubiaceae, Sapotaceae, Lauraceae y Moraceae. En función de su densidad, las familias más importantes fueron Violaceae, Piperaceae, Arecaceae, Sapotaceae y Meliaceae, mientras que por su mayor aportación al área basal de la comunidad destacaron

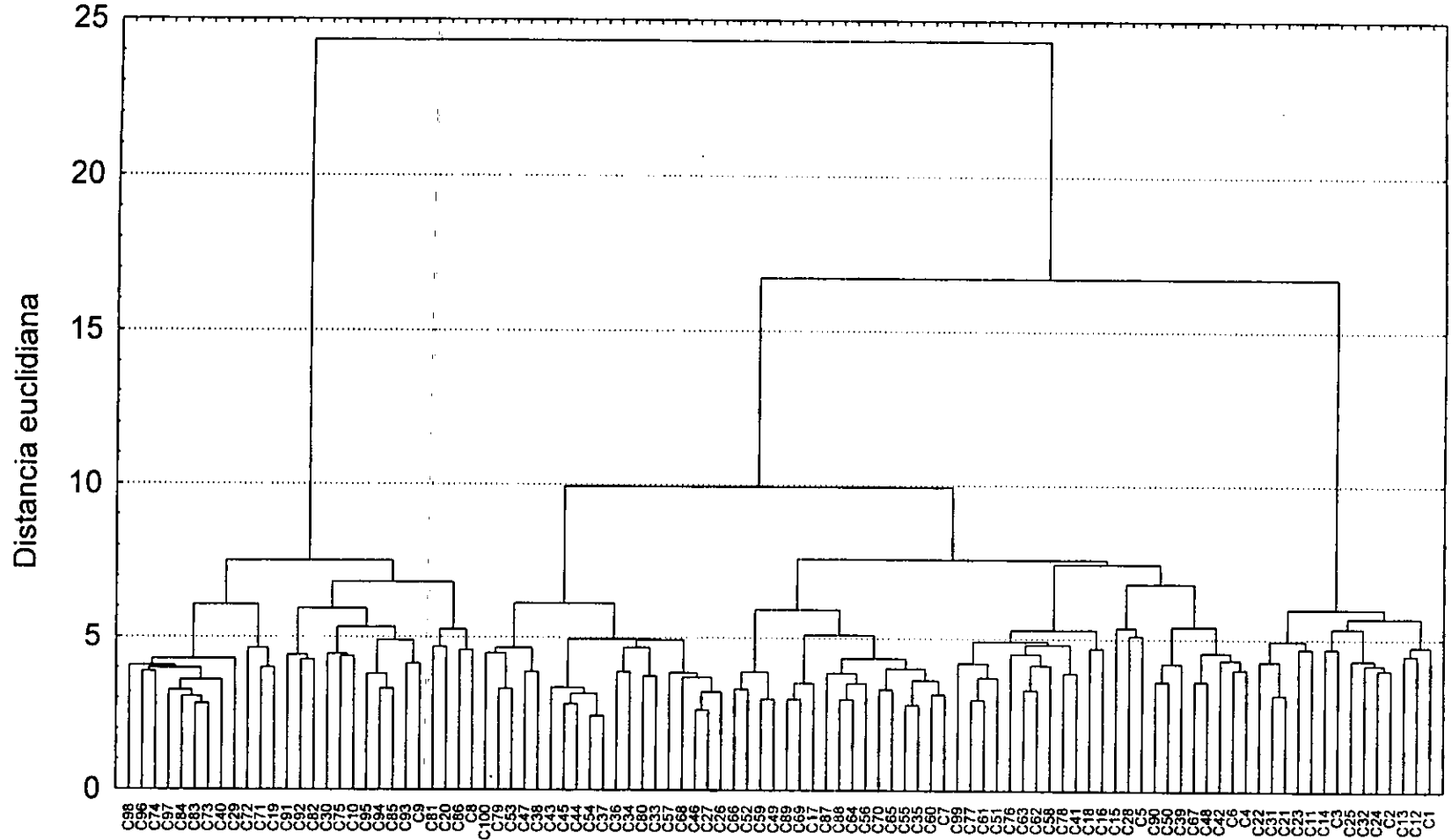


Figura 14. Dendrograma obtenido del análisis de clasificación al considerar como variable de comparación la presencia o ausencia de las especies. Cada uno de los 100 cuadros en que se subdividió la hectárea aparece en la parte inferior de la gráfica. Los cuadros se van fusionando a través de una función de similitud en grupos cada vez más grandes.

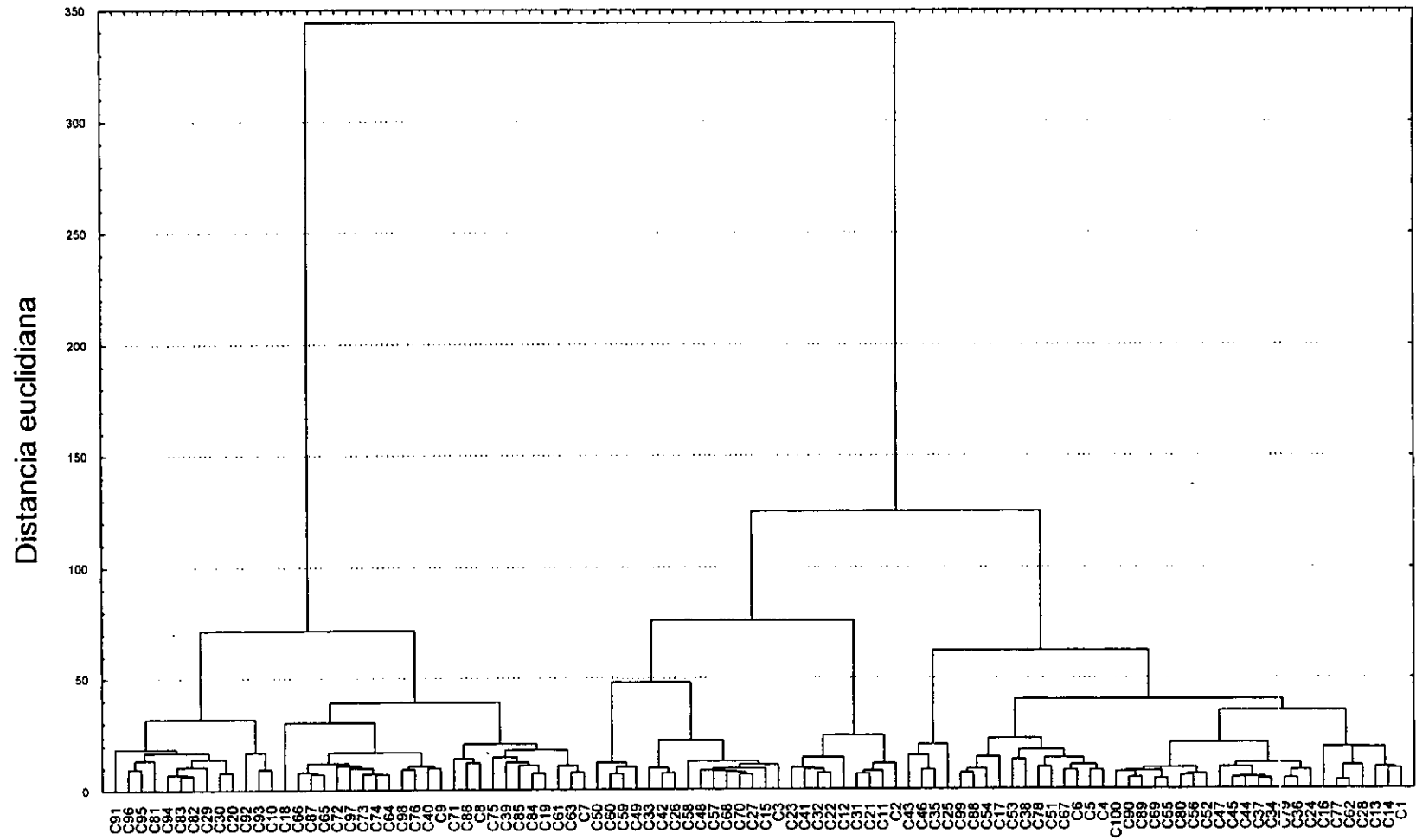
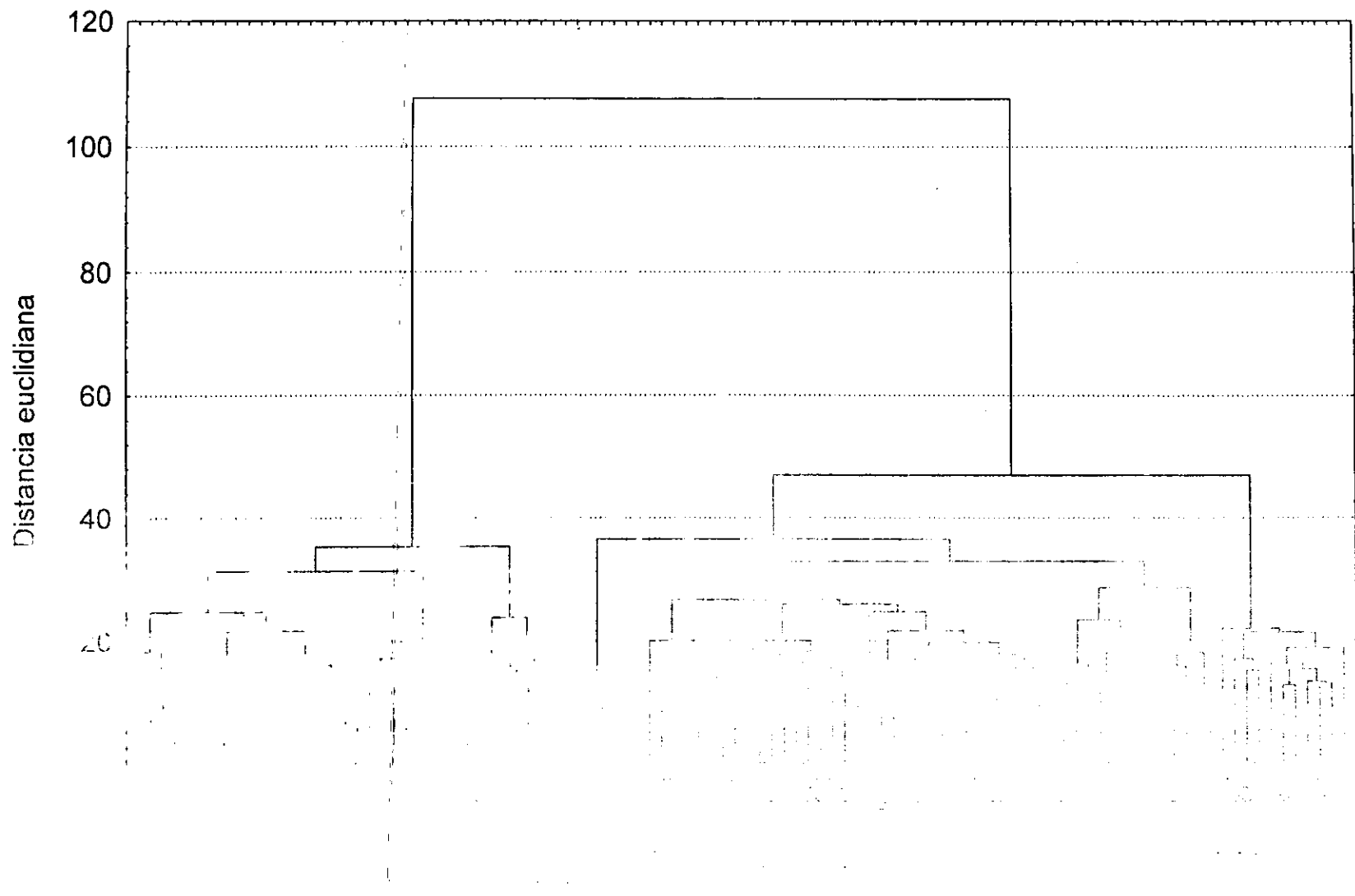
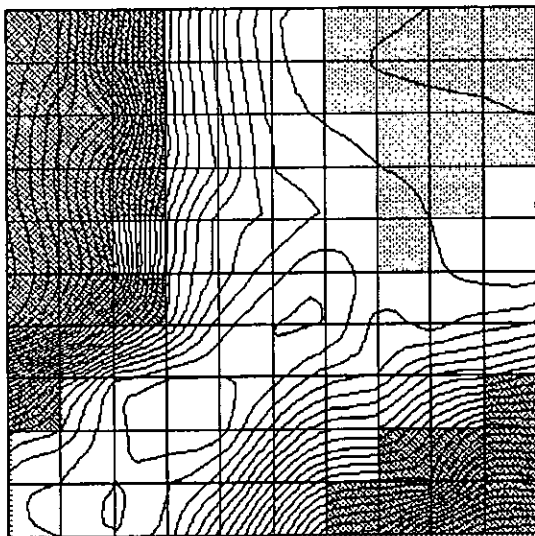


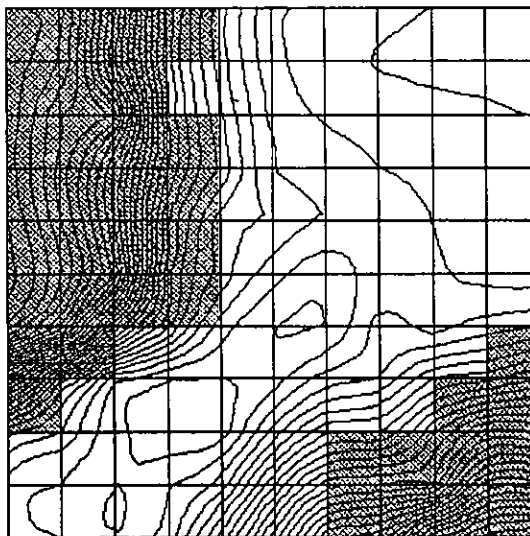
Figura 15. Dendrograma obtenido del análisis de clasificación al considerar como variable de comparación la densidad de las especies.



a)



b)



c)

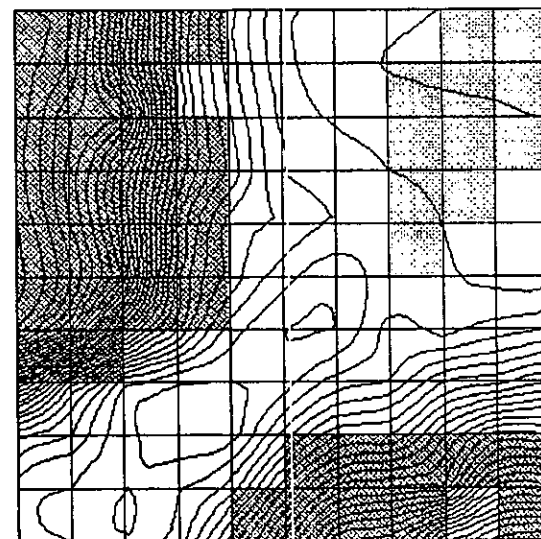


Figura 17. Distribución espacial de los grupos formados en los análisis de clasificación al considerar la presencia-ausencia de las especies (a), la densidad (b) y el área basal (c).

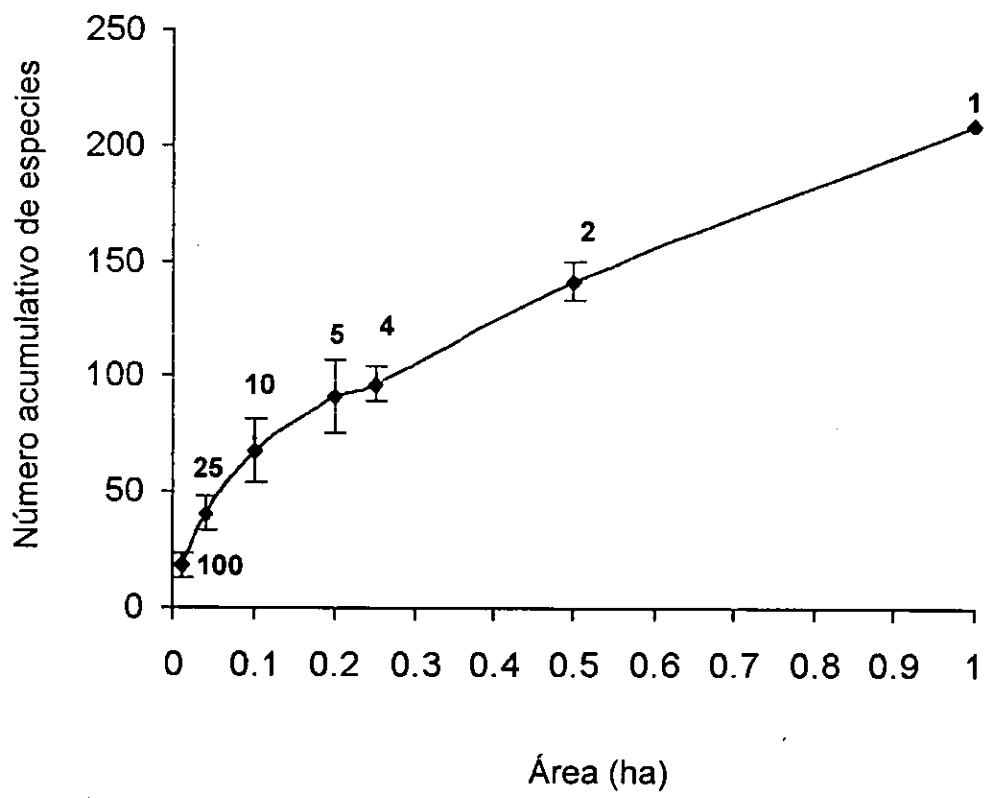


Figura 18. Curva acumulativa del número promedio de especies con relación al área muestreada. Las barras de error representan ± 1 D.E. Los números arriba de las barras de error indican el número de bloques considerados.

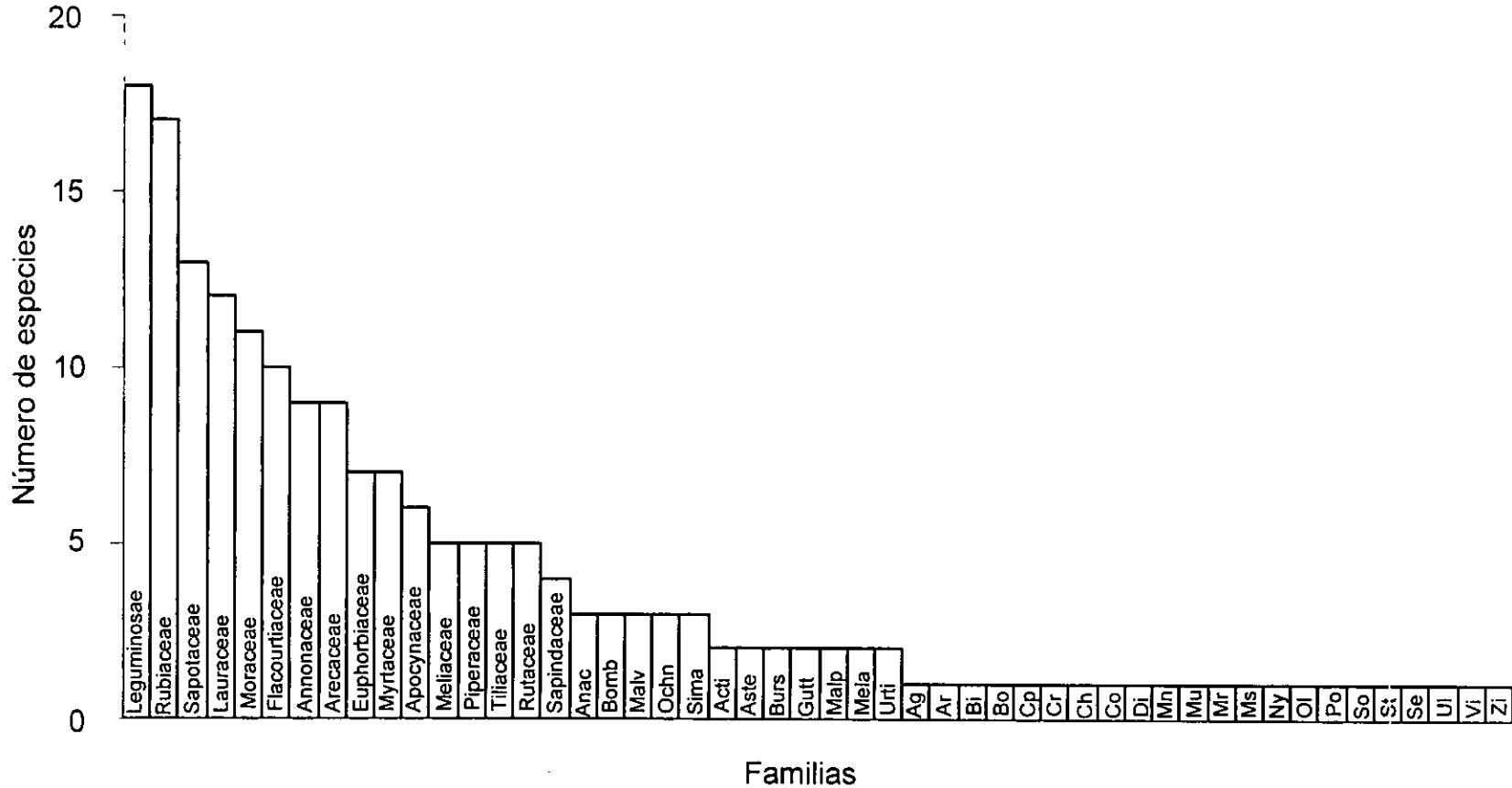


Figura 19. Número de especies por familia. No se incluye en la figura a las 14 morfoespecies cuyas familias no pudieron ser determinadas. Anacardiaceae (Anac), Bombacaceae (Bomb), Malvaceae (Malv), Ochnaceae (Ochn), Simaroubaceae (Sima), Actinidaceae (Acti), Asteraceae (Aste), Burseraceae (Burs), Guttiferaceae (Gutt), Malpighiaceae (Malp), Melastomataceae (Mela), Urticaceae (Urti), Agavaceae (Ag), Araliaceae (Ar), Bignoniaceae (Bi), Boraginaceae (Bo), Capparidaceae (Cp), Caricaceae (Cr), Chrysobalanaceae (Ch), Combretaceae (Co), Dioscoreaceae (Di), Menispermaceae (Mn), Musaceae (Mu), Myristicaceae (Mr), Myrsinaceae (Ms), Nyctaginaceae (Ny), Oleaceae (Ol), Polygonaceae (Po), Solanaceae (So), Staphylleaceae (St), Sterculiaceae (Se), Ulmaceae (Ul), Violaceae (Vi) y Zingiberaceae (Zi).

Moraceae, Bombacaceae, Sapotaceae, Annonaceae y Euphorbiaceae (Tabla 6). Annonaceae, Euphorbiaceae, Moraceae, Rubiaceae y Sapotaceae se encontraron entre las 10 familias más importantes para las tres variables.

Los valores de los índices de Shannon (H') y equitabilidad (E) para dos tamaños de DAP se muestran en la Tabla 7. Aunque la riqueza específica es mucho mayor para los tamaños de DAP ≥ 1 cm (ver Tabla 1), la diversidad medida en función del índice de Shannon es ligeramente mayor para los individuos con un DAP ≥ 10 cm. Esta diferencia se puede explicar por la distribución más equitativa de los individuos entre las diferentes especies en este último tamaño de DAP, ya que la mayoría, si no es que la totalidad de los individuos de las especies con muy altas densidades, quedan excluidos de dicho tamaño (p. ej. *Rinorea hummeli*, *Piper yucatanense*, *Chamaedorea tepejilote*), lo cual se ve reflejado en un valor de E considerablemente mayor.

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1 La selva de Yaxchilán en relación con otras selvas tropicales húmedas.

5.1.1 Dificultades metodológicas de la comparación entre sitios

Un objetivo de muchos análisis estructurales es comparar los resultados con los obtenidos en otros sitios para identificar las particularidades de la comunidad estudiada, o para buscar posibles generalizaciones aplicables a un tipo de vegetación. Sin embargo, al menos en el caso de las selvas tropicales húmedas, estas comparaciones entre sitios enfrentan varias dificultades debido a la falta de estandarización en los métodos de análisis de la estructura y la composición de la vegetación. Por ejemplo, algunos estudios presentan datos estructurales sólo para diferentes categorías de altura, y éstos no se pueden comparar directamente con los resultados de trabajos basados en clases diamétricas. Lo mismo sucede cuando se intenta comparar trabajos que usan diferentes tamaños de DAP como criterio de inclusión de árboles en la muestra. Condit *et al.* (1996) señalan que la diversidad de especies en estudios basados en diferentes tamaños de DAP se puede comparar directamente si se utiliza para la comparación el mismo número de individuos, independientemente de su DAP. Sin embargo, la desventaja de este procedimiento es que sólo hacen posible comparar datos de diversidad pero no de variables estructurales, además de que se requeriría tener acceso a las bases de datos de los diferentes estudios para poder elegir al azar el número de individuos necesarios para llevar a cabo la comparación entre los sitios.

Muchos de los estudios sobre la estructura y diversidad de las comunidades de árboles en las selvas tropicales húmedas del mundo están basados en datos para individuos con $DAP \geq 10$ cm (Foster y Hubbell, 1990; Gentry, 1988b; Faber-Lagendoen y Gentry, 1991; Lieberman y Lieberman, 1994; Valencia *et al.*, 1994; Wright, *et al.*, 1997; Milliken, 1998; entre otros), por lo que éste es un umbral de DAP adecuado para los estudios que pretendan comparar sus resultados con otros sitios. Los DAP pequeños mínimos más frecuentemente usados son 1 y 2.5 cm, por lo que también es recomendable utilizarlos para facilitar las comparaciones directas entre

Tabla 6. Familias más importantes de acuerdo al número de especies, densidad y área basal. En negritas se muestran las cinco familias que se encuentran entre las diez más importantes para las tres variables.

<i>Familia</i>	No. de especies	<i>Familia</i>	Densidad (n/ha)	<i>Familia</i>	Área basal (m ² /ha)
Leguminosae	18	Violaceae	818	Moraceae	5.72
Rubiaceae	17	Piperaceae	746	Bombacaceae	5.30
Sapotaceae	13	Arecaceae	721	Sapotaceae	2.99
Lauraceae	12	Sapotaceae	506	Annonaceae	2.26
Moraceae	11	Meliaceae	426	Euphorbiaceae	2.01
Flacourtiaceae	10	Moraceae	239	Rubiaceae	1.76
Annonaceae	9	Annonaceae	227	Ulmaceae	1.71
Arecaceae	9	Euphorbiaceae	176	Leguminosae	1.67
Euphorbiaceae	7	Rubiaceae	157	Meliaceae	1.38
Myrtaceae	7	Oleaceae	133	Anacardiaceae	0.88

Tabla 7. Índices de Shannon (H') y de equitabilidad para el índice de Shannon (E) calculados para dos tamaños de DAP.

DAP	H'	E
≥ 1 cm	5.07	0.65
≥ 10 cm	5.17	0.80

los sitios. En el caso de los índices de diversidad, es indispensable que los estudios especifiquen la base del logaritmo empleado, ya que en varios trabajos ésta no se especifica, lo que hace imposible la comparación entre los índices reportados en los diferentes sitios.

En los siguientes apartados se comparan y discuten las características estructurales y de composición de la vegetación de la hectárea de Yaxchilán con las de otros trabajos, todos ellos basados en parcelas localizadas en diferentes selvas tropicales húmedas del país y del mundo (Tabla 8). Vale la pena aclarar que las comparaciones se realizaron en función de los datos presentados por estos trabajos, por lo que cuando se hace referencia a algún sitio, se hace alusión a las características de las parcelas referidas y no a las de las regiones enteras donde se localizan dichas parcelas. De hecho, en algunas ocasiones los mismos autores de los trabajos han encontrado variaciones de estructura y dinámica a nivel regional que no están representadas en sus parcelas (p. ej. Bongers *et al.*, 1988).

Todas las comparaciones entre sitios están basadas en tamaños de DAP iguales. Por ejemplo, si un trabajo incluía sólo $DAP \geq 10$ cm y se deseaba comparar con los datos de la parcela de Yaxchilán, únicamente se consideraba para la comparación a los individuos en la hectárea de Yaxchilán con dicho tamaño de DAP.

5.1.2 Comparación de variables estructurales

En términos generales, los valores de densidad, área basal y cobertura encontrados en Yaxchilán se encuentran dentro de los intervalos reportados para otras selvas tropicales húmedas de México y del mundo (Tabla 8). No obstante, la comparación entre sitios permite apreciar algunas diferencias notables que vale la pena destacar. En relación con Bonampak, que es un sitio cercano ubicado también en la Selva Lacandona, la densidad y el área basal de Yaxchilán son relativamente bajas (Tabla 8). Respecto al área basal, es de notar que en Bonampak hay un número mayor de árboles grandes que en Yaxchilán. Por ejemplo, mientras que en el primer sitio se encontraron 20 árboles de más de 40 m de altura (Meave, 1990), en el

Tabla 8. Comparación entre diferentes selvas tropicales húmedas de México y del mundo. Algunos trabajos están basados en parcelas con una superficie mayor a una hectárea, por lo que se presentan los intervalos y/o valor promedio de las diferentes variables al considerar una sola ha. Los datos de Bonampak están basados en 4 parcelas de 0.25 ha cada una. DAP = diámetro a la altura del pecho; AB = área basal. (*) incluye trepadoras leñosas

Sitio y precipitación	DAP (cm)	Densidad (ind. ha ⁻¹)	A.B. (m ² ha ⁻¹)	Cobertura (%)	No. especies ha ⁻¹	Fuente
Bonampak (México) 2609 mm	3.3	1899 ± 211	41.83 ± 8.4	371.7	160	Meave (1990)
Los Tuxtlas (México) 4725 mm	1 10	2976 346	38.1 34.9	365.0	142 88*	Bongers <i>et al.</i> (1988) Popma <i>et al.</i> (1988)
Sta. María Chimalapa (México)	27.5	131	25.7		25-34	Vera (1988)
Uxpanapa (México) 3364 mm	28.6	94-123	20.5-29.7		32-40 (\bar{x} =37)	Vázquez (1991)
Sta. Gertrudis (México) 1532-1844 mm	1 3.3 10 27.5 28.6	4625 2385 846 162 148	33.3		108	Godínez (1999)
Yaxchilán (México) 1951 mm	1 3.3 10 27.5 28.6 30	4913 1314 412 98 88 68	30.4 28.9 26.7 18.9 18.3 16.4	406.0 319.7 241.0	208 139 83	Este trabajo
La Selva (Costa Rica) 4000 mm	10	356-564 (\bar{x} =446)	\bar{x} =24.6 ± 0.8		79-107*	Lieberman <i>et al.</i> (1994) y Lieberman y Lieberman (1985)
Barro Colorado (Panamá) 2600 mm	1 10 30	4710			150-190 (\bar{x} =176) 76-116 (\bar{x} =90) 30-45 (\bar{x} =40)	Foster y Hubbell (1990)

Tabla 8. (Continuación)

Sitio	DAP (cm)	Densidad (ind. ha ⁻¹)	A.B. (m ² ha ⁻¹)	Cobertura (%)	No. especies ha ⁻¹	Fuente
Amazonas (Ecuador) 3555	10	693	25.7		307	Valencia <i>et al.</i> (1994)
Maré (Amazonas-Brasil) 2100 mm	10	645	31		201	Milliken (1998)
Manaus (Amazonas-Brasil) 2186 mm	10 15	647 ± 51 346	30.5 ± 3.5 24.68		165	Lovejoy y Bierregaard (1990) y Prance (1990)
Amazonas (Perú) 3500 mm	10	580			283	Gentry (1988b) y Gentry y Terborgh (1990)
Papua Nva. Guinea 6400 mm	10	693*	37.1		228	Wright <i>et al.</i> (1997)

segundo sólo cinco árboles alcanzaron esa altura. Como se vio en los resultados, son los árboles grandes los que aportan el grueso del área basal de la comunidad.

En relación con Los Tuxtlas (Tabla 8), Yaxchilán tiene una densidad mayor pero un área basal menor. Aparentemente estas diferencias están relacionadas con el mayor número de árboles grandes presentes en Los Tuxtlas, donde los árboles con un DAP ≥ 60 cm suman un área basal de 16.5 m^2 (Bongers *et al.*, 1988), mientras que en Yaxchilán su área basal acumulada es de 10.1 m^2 .

¿Por qué hay más árboles grandes en las parcelas de Bonampak y de Los Tuxtlas? Una posible explicación puede estar relacionada con las características topográficas de los diferentes sitios. Las cuatro parcelas en las que se dividió la hectárea de Bonampak se encuentran en sitios planos, mientras que cerca de la mitad de la parcela de Yaxchilán se encuentra en zonas de pendiente fuerte. Por lo general, en las pendientes el crecimiento de los árboles se ve limitado por la poca profundidad del suelo. En Yaxchilán los árboles más altos y con DAP más grandes se localizaron en la porción plana de la parcela. Estas diferencias topográficas podrían ser las responsables de la mayor área basal de Bonampak respecto a Yaxchilán. La hectárea de Los Tuxtlas no es plana, pero tiene pendientes poco abruptas en relación con la parcela de Yaxchilán (J. Meave, com. pers). Sin embargo, las diferencias en área basal entre Yaxchilán y Los Tuxtlas podrían estar más relacionadas con la disimilitud geológica y edáfica entre estos dos sitios que con las características topográficas de las parcelas. En Los Tuxtlas los suelos se han originado a partir de rocas ígneas mezcladas con cenizas volcánicas (Flores-Delgadillo *et al.*, 1999), mientras que en Yaxchilán son de origen calizo. Así mismo, se ha observado que en terrenos cársticos el área basal de las selvas tropicales suele ser menor que en superficies no cársticas (Crowther, 1982; Siebe *et al.*, 1996). Con relación a la densidad, contrasta el hecho de que Bonampak tenga valores más altos que Yaxchilán, ya que por lo general se ha observado que las zonas de pendiente presentan densidades más grandes que las zonas planas, siempre y cuando éstas últimas no tengan deficiencias de drenaje (Lieberman y Lieberman, 1994; Siebe *et al.*, 1996).

Una explicación complementaria podría estar relacionada con las diferentes fases de regeneración natural presentes en los sitios y con la frecuencia de apertura de huecos en el dosel por la caída de ramas grandes, trepadoras leñosas y/o árboles completos. Por ejemplo, Bongers *et al.* (1988) atribuyen la baja densidad relativa y el valor promedio del área basal de la hectárea de Los Tuxtlas a la relativa madurez de la selva, la cual relacionaron con una baja tasa de recambio del dosel. En la parcela de Yaxchilán había un claro grande producto de la caída de varios árboles en la orilla oeste de la colina sur. Así mismo, en diversos sitios de la hectárea se encontraron algunos troncos grandes tirados en estado avanzado de descomposición. En estos lugares no había huecos en el dosel, pero la altura y el diámetro promedios de los árboles presentes eran menores que en otras partes de la parcela. La presencia de grupos de árboles de la misma altura en ciertas porciones de la hectárea, por ejemplo en la esquina noroeste (ver Fig. 8c), podría estar relacionada con fases de regeneración con crecimiento sincronizado (Popma *et al.*, 1988). Mientras se realizaba el trabajo de campo de este estudio, se abrió un pequeño claro por la caída de varias ramas y trepadoras en la orilla norte de la parcela, y fuera de la misma, a tan sólo unos metros de su orilla suroeste, se abrió un claro por la caída de un árbol completo. En resumen, los valores grandes de densidad y los bajos de área basal en la parcela de Yaxchilán, respecto a Los Tuxtlas, podrían estar relacionados con una mayor tasa de disturbio natural en el primer sitio.

En general, Yaxchilán tiene valores de densidad y área basal menores que los otros sitios de México (Tabla 8); en contraste, los valores de área basal son similares a los registrados en algunas regiones de América del Sur, como El Chocó (Faber-Lagendoen y Gentry, 1991), el Amazonas ecuatoriano (Valencia *et al.*, 1994) y la región central amazónica en Brasil (Lovejoy y Bierregaard, 1990). La densidad y el área basal de Yaxchilán son similares a los reportados en La Selva y Barro Colorado en América Central (Tabla 8). Con la excepción del sitio de Papua Nueva Guinea, todos los demás sitios tienen valores de densidad pequeños en comparación con los sitios de América del Sur. Las parcelas con valores de densidad más grandes de árboles con DAP ≥ 10 cm corresponden a sitios de alta diversidad α (Tabla 8).

Los valores de cobertura encontrados en Yaxchilán son menores que en Bonampak y mayores que en Los Tuxtlas (Tabla 8). Esta variación en la cobertura coincide con las diferencias en la densidad entre los tres sitios.

Hasta ahora solamente se ha hecho referencia a los valores globales de estas variables estructurales en cada sitio. Otro aspecto en la evaluación de la semejanza entre la estructura de la selva de Yaxchilán y la de otras selvas tropicales húmedas, es el comportamiento de la densidad, el área basal y la cobertura entre los diferentes tamaños de DAP y categorías de altura. En este sentido, los patrones observados en Yaxchilán coinciden con los patrones generales observados en otras selvas húmedas (Bongers *et al.*, 1988; Popma *et al.*, 1988; Meave, 1990). El grueso del área basal está dado por los tamaños de DAP más grandes, mientras que la densidad se concentra en las clases de DAP más pequeños (ver Tabla 1). La distribución vertical de estas variables sigue un patrón similar, ya que la densidad disminuye de las categorías de altura más bajas hacia las grandes, y los valores de área basal más grandes se encuentran en las categorías de altura más altas. La cobertura suele presentar un pico en las clases de diámetros y alturas pequeños, lo cual está relacionado con los valores altos de densidad de palmas, arbustos y árboles pequeños en dichas categorías.

5.1.3 Riqueza específica y diversidad

Comparada con la de otros sitios de nuestro país, la riqueza específica de Yaxchilán es un poco menor que la de Bonampak, pero mayor que la registrada en Los Tuxtlas y Santa Gertrudis (Tabla 8). La diferencia entre Yaxchilán y Bonampak podría estar relacionada con la menor precipitación en el primer sitio, de acuerdo con las relaciones observadas entre la riqueza y la cantidad y distribución de las lluvias (Gentry, 1988a; Clineball *et al.*, 1995); sin embargo, es más probable que refleje un efecto de autocorrelación espacial porque la parcela de Bonampak está disgregada. La probabilidad de tener más especies representadas aumenta al estar separadas las muestras en comparación a una sola muestra contigua de la misma área (Hubbell y Foster, 1983; Condit *et al.*, 1996).

La menor riqueza en Los Tuxtlas puede estar relacionada con los patrones generales observados en la variación latitudinal del número de especies tanto en el país como en el continente; las selvas tropicales cercanas al ecuador son más diversas que las más alejadas de él (Gentry, 1988a; Clineball *et al.*, 1995; Dirzo, 1995). Sin embargo, hay que ser cautelosos en las interpretaciones, ya que de acuerdo con G. Ibarra-Manríquez (com. pers.), la parcela de Los Tuxtlas es atípica ya que presenta una dominancia de *Nectandra ambigens* (Lauraceae), situación que no se observa en otras zonas de Los Tuxtlas. De igual forma, la mayor riqueza específica de Yaxchilán podría relacionarse con su ubicación cercana al macizo selvático de El Petén o por presentar una mayor heterogeneidad topográfica y una frecuencia de disturbio natural aparentemente mayor que en Los Tuxtlas. La mayor heterogeneidad, tanto espacial como temporal (a pequeña escala), podría permitir la coexistencia de un mayor número de especies en la parcela de Yaxchilán en comparación con la de Los Tuxtlas. Por otro lado, y de acuerdo con lo encontrado por Dirzo y Miranda (1991), podría ser importante considerar la defaunación en la explicación de las diferencias de diversidad entre estos dos sitios. Estos autores compararon las comunidades de plántulas de Los Tuxtlas, considerada como una selva defaunada, y de Chajul, considerada una selva no defaunada. En el primer sitio encontraron un índice menor de herbivoría por vertebrados terrestres y un promedio de 2.3 especies de plántulas por metro cuadrado, y en el segundo una herbivoría mayor y un promedio de 6.7 especies. Además, en Los Tuxtlas había una mayor densidad de plántulas formando manchones monoespecíficos (Dirzo y Miranda, 1991). En relación con esto, Martínez-Ramos (1994) señala que factores que promueven una alta diversidad de especies en la comunidad de plántulas favorecen un mayor recambio heterospecífico del dosel, facilitando el mantenimiento de la diversidad de árboles. Aunque no se hizo una evaluación de la comunidad de plántulas ni de los índices de herbivoría por vertebrados terrestres, se puede suponer que el estado de la fauna en general es mejor en Yaxchilán que en Los Tuxtlas, ya que forma parte del continuo de vegetación de la llamada Selva Maya (Primack *et al.*, 1999), en la que también se encuentra Chajul, además de que durante el trabajo de

campo se observaron numerosos indicios de un buen contingente faunístico como venados, puercos de monte y varios roedores.

El sitio de Santa Gertrudis tiene una precipitación relativamente baja (Tabla 8) y es el que se ubica más al norte (19°50'25"). Estas características pueden ser las responsables de su baja riqueza específica en relación con Yaxchilán, donde se encontraron 100 especies más que en Santa Gertrudis.

La riqueza específica en la parcela de Yaxchilán está dentro de los intervalos encontrados en La Selva y en Barro Colorado. Los estudios realizados en estos dos sitios están basados en parcelas de varias hectáreas, por lo que presentan intervalos de variación en el número de especies por hectárea (Tabla 8). Los datos de La Selva incluyen a las trepadoras leñosas, lo que podría explicar que el número de especies en Yaxchilán (que no las incluye) se encuentre muy cerca del límite inferior del intervalo encontrado en La Selva. La riqueza específica de Yaxchilán es muy similar a la de Barro Colorado al considerar a los individuos con $DAP \geq 1$ cm y ≥ 10 cm, pero es menor respecto a los individuos ≥ 30 cm. Esto puede relacionarse con la baja densidad de árboles grandes en la parcela de Yaxchilán. Respecto a los sitios de América del Sur, la riqueza es mucho menor en Yaxchilán (Tabla 8), lo cual es congruente con las relaciones entre la riqueza y el comportamiento de la precipitación y con la historia biogeográfica analizadas por Gentry (1988a, 1988b) y Clineball *et al.* (1995).

Una característica general de las selvas tropicales húmedas es que tienen muchas especies representadas por pocos individuos, mientras que sólo unas pocas presentan densidades grandes (Jacobs, 1988, Whitmore, 1993; Richards, 1996). Los valores de densidad de las diferentes especies encontradas en Yaxchilán (ver Fig. 4) confirman este patrón. Este fenómeno es más marcado en sitios con alta diversidad α , donde alrededor de un 70% de las especies están representadas por uno o dos individuos por hectárea (Valencia *et al.*, 1994; Wright *et al.*, 1997). Los censos de sitios de alta diversidad están basados en tamaños de $DAP \geq 10$ cm, y esto conduce a pensar que las diferencias en la relación individuos/especies entre Yaxchilán y estos sitios está relacionada con la exclusión en estos últimos de las especies

características del sotobosque, por ejemplo muchas palmas y los arbustos, que suelen tener valores de densidad grandes. Sin embargo, en una submuestra de 0.1 ha, Wright *et al.* (1997) encontraron que el 73% de las especies con DAP entre 2.5 y 9.9 cm tenían sólo uno o dos individuos. Por otro lado, si se consideran solamente los individuos con DAP ≥ 10 cm y se calcula el cociente individuos/especies, el valor más grande corresponde a Yaxchilán (Ecuador, 2.25 [Valencia *et al.*, 1994]; Perú, 2.04 [Gentry, 1988b]; Papua Nueva Guinea, 3.03 [Wright *et al.*, 1997]; Yaxchilán, 4.96), lo cual confirma que el patrón es más marcado en los sitios de alta diversidad α .

Al igual que en otros estudios basados en parcelas de 1 ha (Gentry, 1988b; Faber-Langendoen y Gentry, 1991; Condit *et al.*, 1996; Wright *et al.*, 1997; Milliken, 1998), la curva acumulativa del número de especies en relación al área muestreada no se aproximó a la asíntota. Condit *et al.* (1996) compararon las relaciones especies-área en tres parcelas de 50 ha y determinaron que a ninguna escala se alcanzaba la asíntota. Sin embargo, Foster y Hubbell (1990) encontraron que una sola hectárea contenía un porcentaje significativamente alto (43%) de todas las especies de árboles y arbustos presentes en la isla de Barro Colorado, y que en su parcela completa, con un área de 50 ha, se encontraba un 75% de estas especies.

En Yaxchilán, algunas especies de árboles relativamente comunes en la zona no estuvieron incluidas en la muestra, por ejemplo, *Cedrela odorata* (Meliaceae), *Bursera simaruba* (Burseraceae) y *Pimenta dioica* (Myrtaceae). Estas ausencias, junto con la forma de la curva especies-área, sugieren claramente que la probabilidad de encontrar más especies aumentaría si se incrementara el tamaño de la parcela. En este sentido, hubo dos ambientes característicos de la zona que no estuvieron incluidos en la parcela: las cimas del lomerío cárstico y las orillas del río Usumacinta. Es evidente que varias especies no fueron incluidas en la muestra por tener una distribución restringida a estos ambientes, por ejemplo *Pimenta dioica*, que siempre fue observada en las cimas de las colinas.

Si bien estos resultados apoyan la tesis de que una parcela de una hectárea no representa un tamaño adecuado para evaluar la diversidad específica de sitios

muy diversos como las selvas tropicales húmedas (Faber-Langendoen y Gentry, 1991; Condit *et al.*, 1996; Lieberman *et al.*, 1996; Richards, 1996), también soportan la idea de que los estudios basados en parcelas de este tamaño proporcionan una idea general de la diversidad de especies y de la composición de familias (véase el siguiente apartado) de un sitio, así como información muy precisa de la estructura local de la vegetación (Gentry y Dodson, 1987; Faber-Lagendoen y Gentry, 1991; Foster y Hubbell, 1990).

5.1.4 Familias más importantes

Con relación a la composición de familias más importantes, la parcela de Yaxchilán es similar a otras selvas tropicales húmedas (Hammel, 1990; Foster y Hubbell, 1990, Faber-Lagendoen y Gentry, 1991; Gentry y Ortiz, 1993; Valencia *et al.*, 1994; Wright *et al.* 1997; Milliken, 1998). Aquí están ocho de las once familias mencionadas por Gentry (1988a) como las que más especies aportan en cualquier selva neotropical, situación que coincide con lo observado por este autor respecto a que al menos ocho de las once familias siempre están presentes. Las cuatro familias más diversas en la hectárea de Los Tuxtlas, Leguminosae, Moraceae, Rubiaceae y Lauraceae (Bongers *et al.*, 1988), están entre las cinco más ricas de Yaxchilán.

Un patrón estructural de las selvas húmedas de América que es confirmado por los datos de Yaxchilán es la importancia de las palmas por su abundancia y número de especies (Popma *et al.* 1988; Meave, 1990; Faber-Lagendoen y Gentry, 1991; Lieberman y Lieberman, 1994; Valencia *et al.*, 1994; Milliken, 1998). Tanto en Yaxchilán como en Bonampak (Meave, 1990) y Barro Colorado (Foster y Hubbell, 1990), especies de la familia Violaceae, presentes como arbolitos < 10 m de altura, tienen densidades y frecuencias muy altas. Estas especies son *Rinorea hummeli* en los dos primeros sitios, e *Hybanthus prunifolius* en Barro Colorado. En pocas palabras, Yaxchilán es similar a otras selvas húmedas tropicales no sólo por su composición de familias, sino también por la manera en que dichas familias se integran a la estructura de la comunidad.

5.2 Estructura horizontal: variación topográfica y distribución espacial de las especies

Es evidente que las condiciones topográficas de la parcela son un factor importante que afecta la distribución de varias especies en su interior, así como las características estructurales de la vegetación. Asociada a las diferentes unidades topográficas identificadas en la hectárea, hay una variación en la profundidad, capacidad de retención de agua y cobertura del suelo. Aunque estas variaciones no se cuantificaron, las observaciones de campo descritas en los Capítulos 2 y 3 coinciden con lo reportado por autores como Crowther (1982) y Siebe *et al.*, (1996). El primero de ellos encontró que la profundidad, la capacidad de retención de agua y el contenido de materia orgánica del suelo variaban en relación con la situación topográfica del terreno; la profundidad y capacidad de retención de agua del suelo disminuían desde la base de las colinas con pendientes suaves hacia las pendientes pronunciadas y cimas de las colinas, mientras que los afloramientos de roca caliza se incrementaban en esa dirección (Crowther, 1982). En la región de Chajul, Siebe *et al.* (1996) cuantificaron varios parámetros del suelo en sitios contrastantes y los relacionaron con las características estructurales de la vegetación en cada sitio. Ellos encontraron que los suelos de las pendientes pronunciadas de las montañas cársticas tienen profundidades que varían entre 12 y 18 cm, así como una baja capacidad de retención de agua y un pH neutro; en contraste, los suelos de las zonas temporalmente inundables, cuya profundidad es de 44 cm y su pH ácido (4.9), presentan deficiencias de drenaje relacionadas con su posición espacial y con su alto contenido de arcillas; respecto a los suelos aluviales de las cercanías del río Lacantún, éstos son los más profundos (67 y 100 cm), tienen un pH de 5.6, un equilibrio hídrico y son los más ricos en nutrientes (Siebe *et al.*, 1996).

Los mapas de distribución de las especies en la parcela elaborados en el presente estudio (ver Figs. 10, 11 y 12) sugieren que las variaciones topográficas a escalas tan pequeñas como 1 ha y con intervalos de variación altitudinal < 30 m, son responsables de la distribución diferencial de varias especies. Esta apreciación se ve

reforzada por los resultados del análisis de clasificación al considerar diferentes variables de comparación (ver Fig. 17). La coincidencia entre los grupos formados en los tres casos con la distribución espacial de las principales características topográficas en la hectárea (zonas de pendiente y zonas planas) proporciona fuertes elementos para afirmar que no sólo la composición específica (clasificación con datos de presencia-ausencia) varía entre las zonas planas y las de pendiente, sino que también los atributos estructurales de la vegetación (análisis de clasificación con densidad y con área basal).

¿Hasta qué punto las características topográficas y las condiciones edáficas diferenciales relacionadas afectan los patrones de distribución de las especies? Varios estudios confirman la importancia de la heterogeneidad espacial asociada a la topografía en términos de la composición específica diferencial en áreas relativamente pequeñas (pocas hectáreas). Por ejemplo, Lieberman y Lieberman (1994) sugieren que la mayor parte de los patrones de distribución agregados observados en las especies surgen como una respuesta a la heterogeneidad topográfica, y agregan que muy pocos de los patrones agregados que observaron en su parcela de 12.4 ha en La Selva no parecen estar relacionados con las principales características topográficas de su sitio. Lieberman *et al.* (1985) concluyen que los factores edáficos que varían con la altura, particularmente el drenaje, son importantes en la flora de los sitios, inclusive en intervalos de variación pequeños (39 m). Richards (1996) hace una apreciación similar y resalta el hecho de que en áreas pequeñas y climáticamente uniformes la composición varía en relación con la topografía, las características del suelo y la capacidad de drenaje del mismo, siendo a menudo diferente la composición específica de los valles con respecto a la de las pendientes y la de las cimas. No obstante, Richards (1996) sugiere ser cautelosos en las interpretaciones, pues afirma que no hay que perder de vista que al mismo tiempo están operando patrones de variación espacial relacionados con las fases de regeneración y con los patrones de dispersión de las especies. En Chajul, muchas especies de árboles muestran preferencias por alguna unidad geomorfológica con características topográficas y edáficas específicas (Siebe *et al.*, 1996; González,

2000). En esta misma región, Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos (en prensa) encontraron que las comunidades de lianas también diferían en estructura y composición entre las diferentes unidades geomorfológicas.

De todas maneras, no debe pasarse por alto el hecho de que existieron algunas diferencias entre los resultados de los tres análisis de clasificación. Por ejemplo, todas las zonas bajas de la parcela parecen ser estructuralmente semejantes en términos de densidad, independientemente de si están o no en la porción con drenaje deficiente (ver Fig. 17b). Algunas diferencias adicionales se describen en la sección 4.4.3 del Capítulo 4. La variación en la ubicación y la dimensión del área correspondiente a cada grupo formado en los análisis de clasificación (ver Fig. 17) indica que dependiendo de la variable de comparación, un mismo cuadro puede ser más similar a un grupo o a otro. Sin embargo, hay que resaltar que los cuadros con este comportamiento (es decir, que para un análisis de clasificación forman parte del grupo de los cuadros de pendiente, pero para otro del grupo de las zonas planas) se encuentran casi siempre en las partes bajas de las pendientes. Tal vez éstas representen zonas de transición entre las partes planas y las pendientes, pero debido a un problema de escala los análisis de clasificación no las diferencian (probablemente para estas zonas de transición los cuadros de 100 m² no constituyen unidades de comparación adecuadas).

A pesar de tener un área pequeña, la parcela de Yaxchilán contiene condiciones edáficas suficientemente contrastantes, asociadas principalmente a su variación topográfica, como para afectar la composición de especies en diferentes partes de la hectárea. Estos resultados son interesantes, ya que otros estudios donde se analiza la preferencia de algunas especies por condiciones topográficas y/o edáficas particulares están basados en parcelas más grandes. Por ejemplo, los mapas de la distribución espacial de las especies asociada a la topografía de Hubbell y Foster (1983, 1986a y 1986b) se realizaron en una parcela de 50 ha. Las observaciones de Lieberman *et al.* (1985) y Lieberman y Lieberman (1994) están basados en una parcela de 12.4 ha. Siebe *et al.* (1996) utilizaron ocho parcelas de 0.5 ha (20 x 250 m) cada una, mismas que fueron establecidas en sitios con suelo,

topografía y vegetación contrastantes. González (2000) e Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos (en prensa) utilizaron las mismas parcelas que Siebe *et al.* (1996).

Siebe *et al.* (1996) consideran que el hecho de que el papel de los factores edáficos sobre la composición específica de las selvas tropicales húmedas haya recibido poca atención está relacionado con los tamaños pequeños (de una a unas pocas hectáreas) de las áreas involucradas en dichos estudios, precisamente porque a estas escalas las diferencias en los suelos están poco pronunciadas. En este sentido, parece que las condiciones edáficas de la hectárea de Yaxchilán son suficientemente heterogéneas como para reflejarse en las características estructurales y de composición de la vegetación de la parcela, aunque habría que caracterizar con detalle los suelos en sus diferentes partes para poder sustentar con mayor fuerza esta idea. De todos modos, es obvio que una hectárea no es un tamaño útil para estudiar los patrones de distribución de varias especies de árboles que presentan densidades de 1 ind. ha⁻¹ o menores, y por supuesto tampoco para evaluar si dichos patrones responden a factores topográficos y edáficos (p. ej. *Ceiba pentandra*, *Vatairea lundelii*, *Terminalia amazonia*).

La heterogeneidad en la estructura de la vegetación observada en Yaxchilán, descrita en el Capítulo 2, coincide en términos generales con la encontrada en Chajul (Siebe *et al.*, 1996; González, 2000; Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, en prensa). Estos autores reportan que las selva altas perennifolias, con algunos árboles de más de 50 m, se desarrollan en los sitios con suelos aluviales, y que las selvas medianas subdeciduas cubren las colinas y las montañas cársticas. El área basal en las planicies aluviales es mayor que en las colinas y serranías cársticas (Siebe *et al.*, 1996; González, 2000).

A la escala de la parcela de Yaxchilán, las zonas bajas y planas no pueden equipararse con los sitios aluviales a orillas del Lacantún estudiados por ellos. Aun así, parecen compartir algunas características que probablemente operan en los dos lugares, aunque a escalas diferentes. Por ejemplo, al igual que los sitios aluviales de Chajul, las partes bajas y planas de la parcela, en este caso por su posición topográfica, son lugares de acumulación de sedimentos y materia orgánica

arrastrados desde las laderas por la lluvia y corrientes intermitentes que se forman en la época de mayor precipitación. Esta situación podría explicar, al menos en parte, la mayor profundidad y humedad de los suelos en esta porción de la parcela respecto a los de las pendientes. Además, hay que tomar en cuenta que existen diferencias edáficas incluso entre partes planas de la parcela, como lo evidencia la presencia de una zona con drenaje deficiente en su esquina noreste. De nuevo, sólo un análisis de las características edáficas de la parcela permitirá evaluar hasta qué punto la variación observada en la hectárea de Yaxchilán es similar o no a las variaciones edáficas entre los diferentes sitios analizados por Siebe *et al.* (1996).

La calidad del suelo de un sitio afecta el desempeño de las plantas, y a pesar de que algunas especies parecen no ser sensibles a las variaciones edáficas (ver Fig. 13), muchas otras sí lo son (ver Figs. 10, 11 y 12). Algunos de los patrones encontrados por Siebe *et al.* (1996) y por González (2000) son similares a lo que se ha observado en Yaxchilán. Por ejemplo, la dominancia de dos especies de palmas del género *Bactris* (*B. balanoides* y *B. mexicana*) en las áreas con drenaje deficiente y temporalmente inundadas de Chajul (Siebe *et al.*, 1996), coincide con la distribución restringida de *Bactris mexicana* en la porción inundable de la parcela. González (2000) encontró que *Ampelocera hottlei* tenía una abundancia mayor a la esperada por azar en las planicies aluviales y menor en las serranías cársticas, situación que coincide con la preferencia mostrada por esta especie por las partes bajas de la hectárea de Yaxchilán, y con su abundancia en las parcelas de Bonampak, donde el suelo está mejor desarrollado (Meave, 1990). Algunas de las características del suelo que más afectan el desarrollo de las plantas son el contenido de nutrientes, la aeración, la capacidad de retención de agua y su profundidad, que determina entre otras cosas el volumen disponible para el enraizamiento de las plantas (Siebe *et al.*, 1996). En Chajul, los suelos de las montañas cársticas imponen severas limitaciones a la fijación de las plantas por su poca profundidad y su baja capacidad de retención de agua.

Los datos de la parcela de Yaxchilán no permiten discernir en qué momento en el desarrollo de una planta, ésta se ve excluida de un determinado sitio con

características edáficas que le son desfavorables. Sin embargo, hay indicios de que en algunas de las especies con claras preferencias por ciertas condiciones topográficas de la parcela, la exclusión de un sitio desfavorable para su desarrollo ocurre cuando son plantas jóvenes. Por ejemplo, a pesar de que *Ampelocera hottlei* presentó algunos individuos sobre las pendientes (ver Fig. 10c), todos ellos son arbolitos cuyos diámetros apenas rebasaron la talla de 1 cm, mínima para la inclusión de plantas en el muestreo, mientras que los árboles adultos, muchos de ellos con DAP > 20 cm, sólo se encontraron en las partes planas. Aparentemente las plántulas de *A. hottlei* son capaces de establecerse e iniciar su crecimiento en las zonas de pendiente, hasta llegar a un punto en que su desarrollo se ve limitado, y luego mueren. González (2000) analizó la estructura de tamaños de esta especie y encontró que aparentemente tiene un mayor potencial regenerativo en las planicies, mientras que en las serranías cársticas éste es muy bajo. Haría falta realizar una serie de experimentos con diferentes especies con y sin preferencias topográficas, en los que se evaluara la germinación de sus semillas y el establecimiento y el desarrollo de sus plántulas bajo condiciones contrastantes de suelos y topografía. Esto permitiría tener más elementos para discernir en qué momento y cómo operan las condiciones edáficas desfavorables para una especie.

Los patrones de distribución de las especies también son afectados por elementos que no están relacionados con la topografía. En este sentido, la variación espacial y temporal generada por la dinámica de recambio del dosel de las selvas tropicales húmedas es particularmente importante (Whitmore, 1984; Martínez-Ramos, 1994; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Richards, 1996). En un momento dado, tanto la sensibilidad a ciertas características topográficas de una especie como las diferentes fases de regeneración presentes en un sitio podrían ser determinantes del patrón de distribución de la especie. Por ejemplo, una especie podría encontrarse en un sitio adecuado en términos topográficos pero no del ambiente lumínico. Aparentemente, la mayor parte de las especies de las selvas tropicales húmedas requieren en algún momento de su ciclo de vida de la apertura de un hueco en el dosel (Martínez-Ramos, 1994). La mayor o menor sensibilidad a la

heterogeneidad espacial topográfica y/o a la heterogeneidad espacial y temporal de la dinámica de recambio del dosel debe variar entre las diferentes especies. Por último, los mecanismos de dispersión y las interacciones bióticas son otros elementos importantes que determinan la composición y distribución de las especies de un sitio (Martínez-Ramos, 1994), y que pueden tener diferentes pesos en la estructuración de la comunidad vegetal.

5.3 Perturbaciones antropogénicas y la selva de Yaxchilán

Al igual que en otros sitios de la zona maya, no se conoce hasta qué punto el desarrollo urbano de Yaxchilán afectó la cobertura original de la vegetación. No se cuenta con información que permita afirmar si los alrededores del centro ceremonial estuvieron completamente deforestados o si se respetaron porciones considerables de selva. Existe la idea de que en la superficie comprendida en la omega sólo se encontraban el centro político religioso y los aposentos de la clase gobernante, mientras que el grueso de la población se concentraba del otro lado del Usumacinta (en lo que hoy es Guatemala), en donde estarían la zona de casas habitación y las tierras de cultivo (M. Pérez-Campa, com. pers.). De ser cierta esta idea, es posible que gran parte de la omega (con excepción de su porción norte) no haya perdido su cobertura vegetal mientras duró la ocupación maya de Yaxchilán.

Sin embargo, hay varios elementos que ponen en duda esta idea. Por un lado, los levantamientos arqueológicos de la zona muestran la existencia de varios edificios que no se encuentran tan cerca de la porción descubierta de las ruinas en la parte norte de la omega. Por ejemplo, a unos 300 m al oeste (en línea recta) de la parcela de estudio existe una estructura piramidal bajo el dosel de la selva (Proyecto Yaxchilán, 1997), lo cual sugiere que al menos los alrededores de la hectárea pudieron haber sido deforestados. Por otra parte, algunos lugares de la zona parecen haber funcionado como canteras de roca caliza para la construcción de los edificios (M. Pérez-Campa, com. pers.). Evidentemente, la vegetación en los alrededores de estas canteras debe haber sido eliminada, o por lo menos afectada, por dicha actividad. Además, se sabe que la elaboración de la cal que se utilizaba para la

construcción de los edificios requería de enormes cantidades de leña (Challenger, 1998). Un elemento más es el conocimiento de que tras el abandono del sitio por la clase gobernante, se establecieron en él casas habitación que más tarde también serían abandonadas (Herbert, 1995).

En opinión de Siebe *et al.* (1996), la estructura y composición de la vegetación de Chajul puede ser el resultado no sólo de una heterogeneidad edáfica natural relacionada con la topografía, sino también de perturbaciones humanas sobre el ambiente ocurridas en el pasado. La variación edáfica, junto con la posición topográfica de los diferentes sitios, habrían causado que las actividades humanas hubieran impactado con diferentes intensidades las características del suelo, lo que se reflejaría diferencialmente en las características de la vegetación; además, algunos sitios habrían tenido una mayor capacidad de recuperación que otros (Siebe *et al.*, 1996). Con estos argumentos estos autores intentan explicar la presencia de sitios con vegetación sabanoide, de otros completamente cubiertos por el helecho *Gleichenia* sp., (el cual en realidad se trata de *Pteridium caudatum*; G. Ibarra-Manríquez, com. pers.), y de otros, que aunque contienen fragmentos de cerámica maya, actualmente presentan una selva alta bien desarrollada.

A diferencia de Chajul, en el área comprendida en la omega de Yaxchilán no se observaron sitios con vegetación sabanoide que pudieran sugerir la existencia de perturbaciones intensas en el pasado. Solamente en la cima de una colina se encontró una cubierta monoespecífica de un helecho (posiblemente *Pteridium caudatum*), en la que los únicos elementos arbóreos eran dos árboles de *Cecropia* sp. Es muy poco probable que alguna práctica agrícola reciente sea la responsable de la esta cubierta monoespecífica del helecho en Yaxchilán, ya que su ubicación en la cima de una colina hace de ella un lugar poco propicio para la agricultura, debido a la poca profundidad del suelo, la baja capacidad de retención de agua y los abundantes afloramientos de roca caliza. De hecho, su existencia parece ser el resultado de un incendio reciente, de acuerdo con la información proporcionada por los custodios de la zona arqueológica.

Como se discutió más arriba, los resultados de la caracterización de la vegetación en la hectárea indican que en términos generales la estructura de la selva de Yaxchilán no es diferente de la de otras selvas tropicales húmedas del continente. Esto coincide con lo encontrado por Meave (1990) para la vegetación de los alrededores de la zona arqueológica de Bonampak. A pesar de ello, es obvio que no todas las áreas que hoy están ocupadas por vegetación natural lo estuvieron durante el período de ocupación maya, como son la presencia de edificios en diferentes porciones de la zona y de tepalcates (fragmentos de piezas de barro) entre las raíces de árboles caídos. Hubbell y Foster (1990) consideran posible que perturbaciones ocasionadas por los habitantes precolombinos tengan todavía alguna influencia en la estructura y composición actuales de la selva de la isla de Barro Colorado, Panamá. Para estos autores, la presencia de árboles emergentes gigantes de especies heliófilas, que requieren de claros grandes para regenerarse, puede ser un indicador de la apertura de la cobertura vegetal por actividades humanas del pasado. En Yaxchilán se observaron ceibas con diámetros de tronco por encima de los contrafuertes de cerca de 2 m, y con alturas entre 40 y 50 m. Estos árboles, considerados sagrados en la cosmogonía maya, se encontraron tanto en la selva como en la zona arqueológica y podrían constituir evidencias de la apertura de claros grandes durante el período de ocupación humana, no sólo del Clásico maya sino también en fechas posteriores al abandono de la urbe por la clase gobernante.

No se puede descartar la idea propuesta por Ogata (1993) para las selvas de la península de Yucatán, de que la defaunación tiene un efecto considerable sobre la abundancia relativa de ciertas especies de árboles en los alrededores de las zonas arqueológicas. Seguramente en los alrededores de la urbe de Yaxchilán la cacería fue intensa, sobre todo la de vertebrados, especialmente si se considera que en la región había otros centros urbanos importantes como Bonampak, así como numerosos asentamientos menores. De todos modos, no se puede saber con certeza si todas o algunas de las características estructurales y de composición de la selva de Yaxchilán que se observan hoy día están relacionadas con procesos de estructuración de la comunidad vegetal ocurridos en el pasado relacionados con la

cacería o el manejo silvícola selectivo. Al igual que en otras zonas arqueológicas (Gómez-Pompa, 1993; Ogata, 1993; Challenger, 1998), en Yaxchilán son relativamente abundantes los árboles de "chico zapote" (*Manilkara* spp.) y de "ramón" (*Brosimum alicastrum*).

Las perturbaciones humanas sobre la vegetación de Yaxchilán no se limitan únicamente al período de ocupación maya. Las ruinas de Yaxchilán fueron descubiertas antes de la segunda mitad del siglo XIX (García-Moll y Juárez-Cossío, 1992) y desde entonces numerosos exploradores establecieron sus campamentos en la zona arqueológica, seguramente provocando algunas alteraciones menores en la vegetación. Más adelante, la zona formó parte de los territorios arrendados para la explotación de maderas preciosas hasta los primeros años del siglo XX (de Vos, 1994). Teobert Maler, explorador y arqueólogo que visitó y estudió las ruinas de Yaxchilán, encontró hacia 1860 una montería (campamento maderero) en la zona arqueológica (García-Moll y Juárez-Cossío, 1992). Maler refiere cómo al cortar un enorme árbol de caoba, éste cayó sobre uno de los templos localizados en la parte alta de una colina, dañando al edificio.

Si bien la explotación forestal se centraba solamente en la caoba (*Swietenia macrophylla*) y el cedro (*Cedrela odorata*), el establecimiento de la montería y su funcionamiento deben de haber tenido un impacto mucho más amplio. De Vos (1994) describe detalladamente cómo eran y cómo trabajaban las monterías en la Selva Lacandona. La vegetación del lugar donde se construía el campamento base se aclaraba por completo; la casa principal se construía con madera que se obtenía del mismo sitio y los peones construían refugios modestos para dormir. También se sembraba una milpa para proveer de alimento tanto a la gente como a los bueyes encargados de sacar las pesadas trozas de madera desde los sitios de corta hasta los ríos. Al cortar árboles grandes se tiraban accidentalmente otros árboles (por efecto dominó), y para sacar las trozas se tenían que abrir brechas para que pasaran las yuntas de bueyes; para mover estas trozas se utilizaban muchos troncos a manera de rodillos. Además, hay que considerar el consumo de leña que debía de hacer una de estas monterías para su funcionamiento.

El fin de la explotación de maderas preciosas a principios del siglo XX no marcó el final de la perturbación humana en la selva de Yaxchilán. Antes de la fundación de Frontera Corozal existían algunos ranchos a orillas del Usumacinta, en la porción de la oméga de Yaxchilán (A. de la Cruz, com. pers.), de los que actualmente sólo quedan acahuales donde todavía están presentes especies introducidas como cocoteros (*Cocos nucifera*), árboles del pan (*Artocarpus altilis*) y mangos (*Mangifera indica*). Otras evidencias de disturbio humano reciente son la presencia de árboles de "chicozapote" con cicatrices en los troncos por la extracción de chicle, campamentos "xateros" escondidos cerca de la orilla del río, y zonas donde las palmas han sido cortadas a machete. Las perturbaciones recientes (del siglo XIX al presente) pueden ser parcialmente responsables de los valores de área basal relativamente bajos de Yaxchilán, discutidos en la sección 5.1.2. Además, aunque podría cuestionarse esta idea por las áreas basales más grandes registradas en Bonampak (Meave, 1990), también localizado en la Selva Lacandona y por lo tanto posiblemente con una historia de perturbación humana reciente similar a la de Yaxchilán, no hay que olvidar que las ruinas de Bonampak fueron dadas a conocer en 1946 (Garza y Tommasi, 1987), mientras que Yaxchilán, por su ubicación en la ribera del Usumacinta, fue hasta hace poco más accesible que Bonampak.

Por último, parece ser que las características topográficas del terreno pudieron haber determinado las zonas en las que la vegetación natural fue reemplazada por sistemas de producción agrícola. En los alrededores del Monumento Natural Yaxchilán se ha observado que las zonas de cultivo y los acahuales se concentran en las partes bajas y en los pequeños valles localizados entre las colinas. Las áreas agrícolas se van abriendo paso a través de la selva por estos sitios, donde seguramente la mayor profundidad del suelo y su mayor capacidad de retención de agua los hacen más aptos para las actividades agrícolas. En cambio, sobre las pendientes y cimas de las colinas todavía existen manchones de vegetación arbórea. Este patrón se ha venido rompiendo con el desarrollo de la ganadería extensiva, la cual sí ha avanzado sobre las colinas, eliminando la cobertura selvática.

5.4 Comentarios finales

Hoy día, cuando se piensa en la Selva Lacandona, muchas veces se visualiza una gran extensión homogénea de selvas tropicales húmedas. Sin embargo, estudios como el de Martínez *et al.* (1994) han mostrado la Lacandona es una región muy compleja y heterogénea. Nuestros resultados y los de otros estudios como los de Siebe *et al.* (1996), González (2000) e Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos (en prensa), ponen de manifiesto que inclusive a escalas locales los sistemas biológicos de la Selva Lacandona presentan variaciones importantes.

En un contexto regional, el Monumento Natural Yaxchilán forma parte de un gran sistema de áreas naturales protegidas que abarca una extensión importante de la Región Lacandona (ver Fig. 1). Estas áreas protegidas abren la posibilidad de realizar estudios a mediano y largo plazo en diferentes zonas de la Selva Lacandona, lo que permitirá tener una idea más clara de cómo son, y cómo y por qué varían los sistemas biológicos, tanto a escalas locales como regionales. Desafortunadamente, hasta el momento solamente en la región de Chajul, en la porción sur de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules, se están desarrollando proyectos a mediano y largo plazo, mientras que en otras partes de esa importante reserva y en el resto de las áreas naturales de la Lacandona prácticamente no se han llevado a cabo proyectos de investigación.

A una escala más amplia, el continuo de selvas incluidas bajo algún esquema de protección se extiende a la Reserva de la Biosfera Maya en la porción norte de El Petén, a la Reserva de la Biosfera de Calákmul en Campeche y a las áreas naturales protegidas de Belice en su frontera con Guatemala (Nations *et al.*, 1999). Dentro de este continuo de selvas, el Monumento Natural Yaxchilán (MNY) tiene una ubicación importante, ya que junto con la Reserva Comunal La Cojolita y el Monumento Natural Bonampak, permite la continuidad entre las selvas de Guatemala (mismas que están conectadas con las de Calakmul y las de Belice) con las selvas de la Reservas de la Biosfera Montes Azules y Lacantún en México. En este contexto, el MNY tiene un enorme potencial para el desarrollo de proyectos de investigación biológicos y arqueológicos que permitan conocer mejor la compleja Región Lacandona.

6. LITERATURA CITADA

- Aliphath F., M.M. 1996. Arqueología y paisajes del Alto Usumacinta. *Arqueología Mexicana*, 4: 24-29.
- Ashton, P. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1: 155-196.
- Beard, J.S. 1955. The classification of tropical American vegetation types. *Ecology*, 36: 89-100.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1988. Structure and composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 74: 55-80.
- Breedlove, D.E. 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (Mexico). En: Graham, A. (editor). *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*. pp. 149-165. Elsevier, Amsterdam.
- Breedlove, D.E. 1981. *Introduction to the flora of Chiapas*. En: Breedlove, D.E. (editor). *Flora of Chiapas I*. pp. 1-35. California Academy of Sciences. San Francisco.
- Calzada, I. y P.E. Valdivia. 1979. Introducción al estudio de la vegetación de dos zonas de la Selva Lacandona, Chis. México. *Biotica*, 4: 149-162.
- Cardoso D., M.D. 1979. *El Clima de Chiapas y Tabasco*. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Castillo-Campos, G. y H. Narave. 1992. Contribución al conocimiento de la vegetación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. En: Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (editores). *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. pp. 51-85. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. San Cristóbal de las Casas.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología (UNAM) y Agrupación Sierra Madre, S.C. México D.F.
- Chesson, P.L. y T.J. Case. 1986. *Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence*. En: Diamond, J. y T.J. Case (editores). *Community Ecology*. pp. 229-239. Harper y Row, Nueva York.

Clinebell, R.R., O. L. Phillips, A. H. Gentry, N. Stark y H. Zuuring. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation*, 4: 56-90.

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 three 50-ha plots. *Journal of Ecology*, 84: 549-562.

Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.

Crowther, J. 1982. Ecological observations in a tropical karst terrain, West Malaysia. I. Variations in topography, soils and vegetation. *Journal of Biogeography*, 9: 65-78.

De Vos, J. 1992. Una selva herida de muerte, historia reciente de la Selva Lacandona. En: Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (editores). *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. pp. 267-286. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. San Cristóbal de las Casas.

De Vos, J. 1994. *Oro Verde. La Conquista de la Selva Lacandona por los Madereros Tabasqueños, 1822-1949*. Fondo de Cultura Económica. México, D.F.

De Vos, J. 1996. Semblanza del río Usumacinta. *Arqueología Mexicana*, 4:54-63.

Diario Oficial de la Federación. 1992. *Decreto de creación del Monumento Natural Yaxchilán*. Agosto 24, 1992.

Diechtl, S. 1987. *Cae una Estrella. Desarrollo y Destrucción de la Selva Lacandona*. Secretaría de Educación Pública. México, D.F.

Dirzo, R. 1995. Las selvas tropicales de México: un recurso amenazado. En: Delfín González, H., V. Parra Tabla y C. Echazarreta González (editores). *Conocimiento y Manejo de las Selvas de la Península de Yucatán*. pp. 81-88. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida.

Dirzo, R. y A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case of the possible causes of contemporary defaunation. En: Price, P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernández y W.W. Benson (editores). *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Forests*. pp. 273-297. Wiley, Nueva York.

Faber-Langendoen, D. y A. Gentry. 1991. The structure and diversity of rain forests at Bajo Calima, Chocó region, western Colombia. *Biotropica*, 23:2-11.

- Flores-Delgadillo, L., I. Sommers-Cervantes, J.R. Alcalá-Martínez y F.J. Álvarez-Sánchez. 1999. Estudio morfogenético de algunos suelos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 16: 81-88.
- Foster, R.B. y S.P. Hubbell. 1990. The floristic composition of the Barro Colorado Island forest. En: Gentry, A.H. (editor). *Four Neotropical Rain Forests*. pp. 85-91. Yale University Press, New Haven.
- García-Gil, J.G. y J. Lugo-Hupb. 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación de la Selva Lacandona. En: Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (editores). *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. pp. 34-39. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. San Cristóbal de las Casas.
- García-Moll, R. y D. Juárez-Cossío. 1992. *Yaxchilán: Antología de su Descubrimiento y Estudios*. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México D.F.
- García-Moll, R. 1996. Yaxchilán, Chiapas. *Arqueología Mexicana*, 4: 36-45.
- Garza T., S. y W. Tommasi. 1987. *Atlas Cultural de México. Arqueología*. Instituto Nacional de Antropología e Historia y Grupo Editorial Planeta, México, D.F.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. En: Hecht, M.K., B. Wallace y G.T. Prance (editores). *Evolutionary Biology*, V. 15. pp. 1-84. Plenum Pr., Nueva York.
- Gentry, A.H. 1988a. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75: 1-34.
- Gentry, A. H. 1988b. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 85: 156-159.
- Gentry, A.H. y C. Dodson. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica*, 19: 149-156.
- Gentry, A. H. y R. Ortiz. 1993. Patrones de composición florística en la Amazonia peruana. En: Kalliola, R., M. Puhakka y W. Danjoy (editores). *Amazonia Peruana-Vegetación Húmeda Tropical en el Llano Subandino*. pp. 155-166. PAUT y ONERN, Jyväskylä.
- Gentry, A. H. y J. Terborgh. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu "mature" floodplain forest. En: Gentry, A.H. (editor). *Four Neotropical Rain Forests*. pp. 542-564. Yale University Press, New Haven.

Godínez Ibarra, O. 1999. *Regeneración Natural, Riqueza y Diversidad de Especies en una Selva Mediana Subperennifolia del Centro de Veracruz*. Tesis (Biólogo), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Gómez-Pompa, A. 1993. La silvicultura maya. En: Leff, E. y J. Carabias (coordinadores). *Cultura y Manejo Sustentable de los Recursos Naturales* (Volumen II). pp. 367-384. Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Humanidades (UNAM) y Grupo Editorial Miguel Ángel Porrúa, México D.F.

González Gutierrez, M. A. 2000. *Patrones de Distribución y Abundancia de especies Arbóreas en Chajul, Chiapas. Su Relación con la Geomorfología*. Tesis (Biólogo), Escuela Nacional de Estudios Profesionales de Iztacala, UNAM, Iztacala.

Grainger, A. 1993. *Controlling Tropical Deforestation*. Earthscan Publications. Londres.

Herbert Pesquera, L.L. 1995. *Preservación de una Zona: Yaxchilán, Chiapas*. Tesis (Licenciado en Conservación y Restauración de Bienes Muebles), Escuela Nacional de Conservación, Restauración y Museografía, INAH-SEP-CONACULTA. México, D.F.

Hammel, B. 1990. The distribution of diversity among families, genera, and habitat types in the La Selva flora. En: Gentry, A.H. (editor). *Four Neotropical Rain Forests*. pp. 75-84. Yale University Press, New Haven.

Holdridge, L.R. 1996 [1978]. *Ecología Basada en Zonas de Vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José.

Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for consevation. En: Sutton, S.L., T.C. Whitmore y A.C. Chadwick (editores). *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. pp. 25-41. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1986a. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree consevation. En: Soulé, M.E. (editor). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. pp. 205-231. Sinauer, Sunderland.

Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1986b. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. En: Diamond, J. y T.J. Case (editores). *Community Ecology*. pp. 314-329. Harper y Row, Nueva York.

Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1990. Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. En: Gentry, A.H. (editor). *Four Neotropical Rain Forests*. pp. 522-541. Yale University Press, New Haven.

Ibarra-Manríquez, G. y M. Martínez-Ramos. En prensa. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest.

- INEGI. 1994. *Carta Topográfica Frontera Corozal (E15D57). Escala 1: 50 000*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), México, D.F.
- Jacobs, M. 1988. *The Tropical Rain Forest: A First Encounter*. Springer-Verlag, Berlín.
- Kershaw, K.A. 1973. *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*. Edward Arnold, Londres.
- Krebs, C.J. 1994. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper Collins College Publishers, Nueva York.
- Lazcano-Barrero, M.A., I.J. March y M.A. Vásquez-Sánchez. 1992. Importancia y situación actual de la Selva Lacandona: perspectivas para su conservación. En: Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (editores). *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. pp. 393-437. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. San Cristóbal de las Casas.
- Lieberman, M. y D. Lieberman. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. En: McDade, L.A., K.S. Bawa, H.A. Hespdenheide y G.S. Hartshorn (editores). *La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. pp. 106-119. University of Chicago Press. Chicago.
- Lieberman, M., D. Lieberman, G.S. Hartshorn y R. Peralta. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, 73: 505-516.
- Longman, D.J. y J. Jeník. 1990. *Tropical Forest and its Environment*. Longman Scientific & Technical, Singapur.
- Lovejoy, T.E. y R. O. Bierregaard. 1990. Central Amazonian forests and the minimum critical size of ecosystems projects. En: Gentry, A.H. (editor). *Four Neotropical Rain Forests*. pp. 60-71. Yale University Press, New Haven.
- Lüttge, U. 1997. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer Verlag, Berlín.
- Mabberley, D.J. 1992. *Tropical Rain Forest Ecology*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Martínez, E., C. Ramos A. y F. Chiang. 1994. Lista Florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54: 99-177.

- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54: 179-224.
- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas de una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 56: 121-153.
- Matteucci, S.D. y A. Colma. 1982. *Metodología para el Estudio de la Vegetación*. Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C.
- Meave, J. 1990. *Estructura y Composición de la Selva Alta Perennifolia de los Alrededores de Bonampak*. Instituto Nacional de Antropología e Historia y Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. México, D.F.
- Meave, J.A. y A. M. Luis. 1999. *Caracterización Biológica del Monumento Natural Yaxchilán como un Elemento para el Diseño de su Plan Rector de Manejo (Proyecto FB443/M099/97)*. Informe final presentado a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (inédito).
- Medellín, R.A. 1996. La Selva Lacandona. *Arqueología Mexicana*, 4: 64-69.
- Milliken, W. 1998. Structure and composition of one hectare of central Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 30: 530-537.
- Miranda, F. 1961. Tres estudios botánicos en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 26: 133-176.
- Miranda F. 1998 [1952]. *La Vegetación de Chiapas*. 3ª ed. Consejo Estatal para la Cultura y las Artes de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28: 29-178.
- Mori, S.A., B.M. Boom, A.M. De Carvalho y T.S. Dos Santos. 1983. Southern Bahian moist forests. *Botanical Review*, 49: 155-232.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Nations, J.D. 1988. The lacandon maya. En: Denslow, J.S. y C. Padoch (editores). *People of the Tropical Rain Forest*. pp. 99-177. University of California Press, Berkeley.

- Nations, J.D., R.B. Primack y D. Bray. 1999. Introducción: la Selva Maya. En: Primack, R.B., D. Bray, H.A. Galletti e I. Ponciano (editores). *La Selva Maya. Conservación y Desarrollo*. pp. 13-20. Siglo Veintiuno editores, México, D.F.
- Ogata, N. 1993. Explicación alternativa de la abundancia de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) en el centro de la península de Yucatán, México. *Biotica, nueva época*, 1: 103-107.
- Orellana Lanza, R.A.A. 1978. *Relaciones Clima-Vegetación en la Región Lacandona, Chiapas*. Tesis (Biólogo), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1998. *Árboles Tropicales de México*. 2ª ed. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Peters, C.M., A.H. Gentry y R.O. Mendelsohn. 1989. Valuation of an Amazonian rainforest. *Nature*, 339: 655-656.
- Popma, J., F. Bongers y J. Meave del Castillo. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 74: 81-91.
- Prance, G.T. 1990. The floristic composition of the forests of central Amazonian Brazil. En: Gentry, A.H. (editor). *Four Neotropical Rain Forests*. pp. 112-140. Yale University Press, New Haven.
- Primack, R.B., D. Bray, H. G. Galletti e I. Ponciano (editores). *La Selva Maya. Conservación y Desarrollo*. Siglo Veintiuno, México, D.F.
- Proyecto Yaxchilán. 1997. *Actualización del Plano de Bolles. Parte Norte de la Omega. Topografía*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, D.F.
- Richards, P.W. 1952. *The Tropical Rain Forest. An Ecological Study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Richards, P.W. 1973. The tropical rain forest. *Scientific American*, 229: 58-67.
- Richards, P.W. 1996. *The Tropical Rain Forest: an Ecological Study*. 2ª ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ricklefs, R.E. 1996. *Ecology*. W.H. Freeman, Nueva York.
- Rieley, J. y S. Page. 1990. *Ecology of Plant Communities. A Phytosociological Account of the British Vegetation*. Longman Scientific Technical, Singapur.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, D.F.

SEMARNAP-INE-CONABIO. 1995. *Reservas de la Biosfera y Otras Áreas Naturales Protegidas de México*. Instituto Nacional de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.

Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velásquez y S. Sánchez-Beltrán. 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, southeast México. En: Simorangkir, D. (editor). *Proceedings of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems. 3rd Conference on Forest Soils*. Mulawarman University Press. Samarida, pp. 40-58.

SPP. 1981. *Atlas Nacional del Medio Físico*. Secretaría de Programación y Presupuesto, Dirección General de Geografía del Territorio Nacional. México, D.F.

STATSOFT INC. 1996. *STATISTICA for Windows*. Manual Ver. 5.1. Tulsa, Oklahoma.

Toledo, V.M., A.I. Batis, R. Becerra, E. Martínez y C.H. Ramos. 1995. La selva útil: etnobotánica cuantitativa de los grupos indígenas del trópico húmedo de México. *Interciencia*, 20: 177-187.

Toledo, V.M. y M.J. Ordóñez. 1998. El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (compiladores). *Diversidad Biológica de México: Orígenes y Distribución*. pp. 739-757. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Valencia, R., H. Baslev y G. Paz y Miño. 1994. High tree alpha diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation*, 3: 21-28.

Van Tongeren, O.F.R. 1995. Cluster analysis. En: Jongman, R.H.G., C.J.F. Ter Braak y O.F.R. van Tongeren (editores). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. pp.174-212. Cambridge University Press, Cambridge.

Vázquez Torres, 1991. *Flora Vascular y Diversidad de Especies Arbóreas del Dosel Superior (en Una Muestra de Selva Alta sobre Substrato Cárstico en la Zona del Uxpanapa)*. Universidad Veracruzana. Xalapa.

Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (editores). 1992. *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. San Cristóbal de las Casas.

Vera Caletti, P. 1988. *Diversidad de Árboles en una Selva Alta Perennifolia de Santa María Chimalapa, Oaxaca*. Tesis (Biólogo), Escuela Nacional de Estudios Profesionales de Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala.

Apéndice 1. Lista de especies encontradas en la parcela. Se indica la densidad total de cada especie y entre paréntesis la densidad al considerar sólo a los individuos con DAP ≥ 10 cm. También se presenta el área basal por especie (AB) y las formas de crecimiento (F.C.) de acuerdo con las siguientes abreviaturas:

A = árbol; Ae = árbol epífito; Arb = arbusto; Ab = arborescente; P = palma; PT = palma trepadora; T = trepadora; H = hierba.

	Densidad (ind. ha ⁻¹)	AB (cm ²)	FC
Actinidaceae			
<i>Saurauia</i> sp. 1	2 (2)	1461.01	A
<i>Saurauia</i> sp. 2	4 (2)	1841.89	A
Agavaceae			
<i>Dracaena americana</i> Donn.Sm.	5 (1)	263.11	Ab
Anacardiaceae			
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	16 (1)	316.56	A
<i>Spondias mombin</i> L.	7 (6)	8389.83	A
Anacardiaceae sp. 1	6	137.27	A
Annonaceae			
"anonillo"	162 (41)	14911.11	A
<i>Cymbopetalum mayarum</i> Lundell	37 (8)	2665.11	A
<i>Cymbopetalum</i> sp. 1	1 (1)	143.7	A
Annonaceae sp. 1	8 (3)	1857.83	A
Annonaceae sp. 2	1 (1)	95.03	A
Annonaceae sp. 3	2 (1)	601.08	A
Annonaceae sp. 4	1 (1)	447.60	A
Annonaceae sp. 5	14 (8)	1969.13	A
Annonaceae sp. 6	1	3.80	A
Apocynaceae			
<i>Aspidosperma</i> sp.	6	37.73	A
<i>Tabernaemontana</i> sp.	1	1.32	A
<i>Thevetia ahouai</i> (L.) A. DC.	2	11.50	A
Apocynaceae sp. 1	1	30.19	
Apocynaceae sp. 2	6 (4)	1162.99	A
Apocynaceae sp. 3	4 (3)	1478.88	A
Araliaceae			
<i>Dendropanax</i> sp.	3	13.41	A

Walter, H. 1979. *Vegetation of the Earth and Ecological Systems of the Geobiosphere*. Springer-Verlag, Nueva York.

Wendt, T. 1998. Composición, afinidades florísticas y orígenes de la flora arbórea del dosel de los bosques tropicales húmedos de la vertiente mexicana del Atlántico. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (compiladores). *Diversidad Biológica de México: Orígenes y Distribución*. pp. 581-664. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Whitmore, T. C. 1984. *Tropical Rain Forests of the Far East*. 2ª ed. Clarendon, Oxford.

Whitmore, T.C. 1993. *An Introduction to Tropical Rain Forests*. Oxford University Press, Nueva York.

Wright, D.D., J.H. Jessen, P. Burke y H. Gómez de Silva Garza. 1997. Tree and liana enumeration on a one-hectare plot in Papua New Guinea. *Biotropica*, 29: 250-260.

Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4ª ed. Prentice Hall, Upper Saddle River.

Zavala Hurtado, J.A. 1986. *Introducción al Enfoque Multivariado en Estudios de Vegetación*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, A.C., Xalapa.

	Densidad	AB	FC
Arecaceae			
<i>Attalea butyracea</i> (Mutis ex L. f.) Wess. Boer	30	156.70	P
<i>Bactris mexicana</i> Mart.	41	605.55	P
<i>Cryosophila stauracantha</i> (Heynhold) R. Evans	29	680.36	P
<i>Chamaedorea ernesti-augustii</i> H. Wendl.	13	28.26	P
<i>Chamaedorea oblongata</i> Mart.	119	118.08	P
<i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm.	428	2542.67	P
<i>Desmoncus orthacanthos</i> Mart.	56	152.08	PT
<i>Geonoma interrupta</i> Mart.	1	9.62	P
<i>Sabal mauritiiformis</i> (H. Karst.) Griseb. et H. Wendl.	4	141.32	P
Asteraceae			
<i>Critonia belizeana</i> B.L. Turner	12	27.06	Arb
<i>Eupatorium</i> sp.	2	4.07	Arb
Bignoniaceae			
<i>Tabebuia</i> sp.	1 (1)	819.80	A
Bombacaceae			
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	1 (1)	26302.00	A
<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand	5 (2)	25919.57	A
<i>Quararibea funebris</i> Vischer	73 (3)	857.79	A
Boraginaceae			
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz et Pav.) Cham.	2 (2)	669.30	A
Burseraceae			
<i>Protium copal</i> Engl.	94 (24)	6611.14	A
Burseraceae sp. 1	1	3.80	
Capparaceae			
<i>Forchhammeria trifoliata</i> Radlk.	6	8.01	Arb
Caricaceae			
<i>Carica papaya</i> L.	1	18.10	
Combretaceae			
<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell	4 (1)	359.69	A
Chrysobalanaceae			
<i>Hirtella americana</i> L.	7 (1)	188.98	

	Densidad	AB	FC
Dioscoraceae			
<i>Dioscorea composita</i> Hemsl.	3	5.51	T
Euphorbiaceae			
<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.	80	340.90	Arb
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	1 (1)	2040.00	A
<i>Croton nitens</i> Sw.	13 (4)	713.40	A
<i>Bernardia</i> sp.?	2 (1)	279.02	A
<i>Sebastiania longicuspis</i> Standl.	72	34	A
Euphorbiaceae sp. 1	6 (2)	646.06	A
Euphorbiaceae sp. 2	2 (2)	1406.20	A
Flacourtiaceae			
<i>Casearia</i> sp. 1	2	199.18	A
<i>Casearia</i> sp. 2	3 (3)	397.97	A
<i>Casearia</i> sp. 3	3	57.24	A
<i>Casearia</i> sp. 4	1	1.10	A
<i>Casearia</i> sp. 5	1 (1)	175.80	A
<i>Casearia</i> sp.6	3	51.00	A
<i>Casearia</i> sp. 7	1	1.10	A
<i>Laetia thamnia</i> L.	3 (3)	378.63	A
<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	3 (1)	369.66	A
<i>Zuelania guidonia</i> Britton et Millsp.	1	15.21	A
Guttiferae			
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	17	275.16	A
<i>Rheedia edulis</i> (Seem.) Planch. et Triana	11 (2)	487.54	A
Lauraceae			
<i>Cinnamomum</i> sp.	5 (1)	321.93	A
<i>Cinnamomum</i> aff. <i>brenesii</i> (Standl.) Kosterm.	9	116.99	A
<i>Phoebe helicterifolia</i> (Meisn.) Mez	3 (1)	703.66	A
Lauraceae sp. 1	2	102.80	A
Lauraceae sp. 2	1 (1)	249.60	A
Lauraceae sp. 3	1	1.13	
Lauraceae sp. 4	1	8.55	
Lauraceae sp. 5	4	23.41	
Lauraceae sp. 6	2	4.07	
Lauraceae sp. 7	4 (2)	533.76	A

	Densidad	AB	FC
Lauraceae sp. 8	3 (1)	111.10	A
Lauraceae sp. 9	15 (1)	307.99	A
Leguminosae			
<i>Acacia</i> sp.	13 (2)	498.42	A
<i>Acacia usumacintensis</i> Lundell	1 (1)	3848.00	A
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	10 (3)	686.33	A
<i>Erythrina chiapasana</i> Krukoff	3	101.20	A
<i>Inga</i> sp.	3	25.71	A
<i>Lonchocarpus</i> sp.	2 (2)	2856.80	A
<i>Swartzia guatemalensis</i> (Donn. Sm.) Pittier	1	4.15	A
<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	1 (1)	5027.00	A
Leguminosae sp. 1	2	2.20	
Leguminosae sp. 2	3 (2)	1081.13	A
Leguminosae sp. 3	1	2.83	
Leguminosae sp. 4	1	3.14	
Leguminosae sp. 5	4 (2)	1084.00	A
Leguminosae sp. 6	2 (1)	685.05	A
Leguminosae sp. 7	3	60.14	
Leguminosae sp. 8	2 (1)	749.80	A
Leguminosae sp. 9	5	33.83	
Leguminosae sp. 10	1	1.32	
Malpighiaceae			
<i>Bunchosia guatemalensis</i> Nied.	16	110.66	A
<i>Bunchosia lindeniana</i> A. Juss.	1	7.06	A
Malvaceae			
<i>Hampea</i> sp.	1	1.10	
Malvaceae sp. 1	1	1.10	
Malvaceae sp. 2	1	27.34	
Melastomataceae			
<i>Miconia impetiolearis</i> (Sw.) D. Don ex DC.	16	256.74	Arb
<i>Mouriri myrtilloides</i> (Sw.) Poir.	16	186.75	A
Meliaceae			
<i>Guarea glabra</i> Vahl (Hook. et Arn.) S. F. Blake	88 (7)	2654.89	A
<i>Guarea</i> sp.	6 (1)	348.38	A
<i>Trichilia erythrocarpa</i> Lundell	89 (17)	7958.98	A

	Densidad	AB	FC
<i>Trichilia minutiflora</i> Standl.	66 (5)	1908.58	A
<i>Trichilia montana</i> Kunth	177	968.18	A
Menispermaceae			
Menispermaceae sp. 1	2	18.75	
Moraceae			
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	94 (31)	47389.79	A
<i>Brosimum</i> sp.	1	6.60	A
<i>Castilla elastica</i> Sessé	1 (1)	121.00	A
<i>Cecropia peltata</i> L.	13 (2)	268.59	A
<i>Ficus</i> sp. 1	1	10.87	Ae
<i>Ficus</i> sp. 2	1 (1)	827.9	Ae
<i>Ficus</i> sp. 3	1 (1)	1590.43	Ae
<i>Ficus</i> sp. 4	1 (1)	2771.15	Ae
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	124 (11)	3743.81	A
Moraceae sp. 1	1	3.14	A
Moraceae sp. 2	1 (1)	535.10	A
Musaceae			
<i>Heliconia adflexa</i> Standl.	5	25.84	H
Myristicaceae			
<i>Compsonera sprucei</i> (A. DC.) Warb.	3	13.11	A
Myrsinaceae			
<i>Ardisia paschalis</i> Donn. Sm.	29	315.22	A
Myrtaceae			
<i>Psidium</i> sp.	2	10.58	
Myrtaceae sp. 1	1	2.01	
Myrtaceae sp. 2	4	39.32	
Myrtaceae sp. 3	1	2.01	
Myrtaceae sp. 4	1	1.53	
Myrtaceae sp. 5	8	88.29	
Myrtaceae sp. 6	1	2.01	
Nyctaginaceae			
<i>Neea</i> sp.	1	18.86	
Ochnaceae			
<i>Ouratea</i> sp. 1	1	1.13	
<i>Ouratea</i> sp. 2	1	1.10	

	Densidad	AB	FC
<i>Ouratea</i> sp. 3	3	6.28	
Oleaceae			
<i>Chionanthus oblanceolatus</i> (B.L. Rob.) P.S. Green	133 (1)	1121.20	A
Piperaceae			
<i>Piper auritum</i> Kunth	16	71.95	Arb
<i>Piper fraguanum</i> Trel.	11	35.72	Arb
<i>Piper</i> aff. <i>sub-eburneum</i> Trel. et Sandl.	121	589.89	Arb
<i>Piper tuerckheimii</i> C. DC. ex Donn. Sm.	1	1.1	Arb
<i>Piper yucatanense</i> C. DC.	596	2216.90	Arb
Polygonaceae			
<i>Coccoloba acapulcensis</i> Standl.	1	1.10	A
Rubiaceae			
<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A. Rich. ex DC.	2	30.84	
<i>Alseis yucatanensis</i> Standl.	80 (33)	15942.71	A
<i>Guettarda</i> sp.	1	2.54	
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. et Schult.	1	3.54	
<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.	30	162.17	Arb
<i>Psychotria domingensis</i> Jacq.	1	1.10	Arb
<i>Psychotria limonensis</i> K. Krause	11	19.24	Arb
<i>Psychotria</i> sp. 1	1	2.54	Arb
<i>Psychotria</i> sp. 2	1	1.13	Arb
<i>Psychotria</i> sp. 3	1	1.1	Arb
<i>Randia</i> sp.	1	22.84	
<i>Simira salvadorensis</i> (Standl.) Steyerm.	11 (2)	737.21	A
Rubiaceae sp. 1	1 (1)	733.40	A
Rubiaceae sp. 2	1	3.33	
Rubiaceae sp. 3	1	4.90	
Rubiaceae sp. 4	11	20.55	
Rubiaceae sp. 5	2	2.45	
Rutaceae			
<i>Zanthoxylum</i> sp. 1	3	63.11	A
<i>Zanthoxylum</i> sp. 2	1	30.19	A
<i>Zanthoxylum</i> sp. 3	1 (1)	301.00	A
<i>Zanthoxylum</i> sp. 4	1	2.54	A
<i>Zanthoxylum</i> sp. 5	4 (2)	415.00	A

	Densidad	AB	FC
Sapindaceae			
<i>Cupania</i> sp. 1	2	60.35	
<i>Cupania</i> sp. 2	1	69.25	
<i>Exothea</i> sp.	1	28.27	
<i>Sapindus saponaria</i> L.	12 (1)	363.47	A
Sapotaceae			
<i>Manilkara</i> sp.	79 (10)	9492.62	A
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	20 (6)	1681.53	A
<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	43 (12)	3697.14	A
<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore et Stearn	2 (1)	2315.54	A
<i>Pouteria unilocularis</i>	335 (31)	8634.30	A
<i>Pouteria</i> sp. 1	1	4.90	A
<i>Pouteria</i> sp. 2	1 (1)	108.90	A
<i>Poueteria</i> sp. 3	1 (1)	764.30	A
<i>Sideroxylon fluribundum</i> var. <i>belizensis</i> (Lundell) T.D. Penn.	1	49.02	
<i>Sideroxylon</i> sp. 1	18	122.29	
<i>Sideroxylon</i> sp. 2	2	10.39	
Sapotaceae sp. 1	1	2.83	
Sapotaceae sp. 2	1	62.21	
Simaroubaceae			
<i>Picramnia teapensis</i> Tul.	1	40.72	
<i>Picramnia</i> sp.	1	2.27	
<i>Simarouba glauca</i> DC.	9	112.11	A
Solanaceae			
<i>Witheringia</i> sp.?	2	3.05	
Staphyleaceae			
<i>Turpinia paniculata</i> Vent.	1 (1)	902.60	A
Sterculiaceae			
Sterculiaceae sp. 1	3 (1)	14.15	A
Tiliaceae			
<i>Heliocarpus mexicanus</i> (Turcz.) Sprague	6 (2)	526.48	A
<i>Luehea seemannii</i> Triana et Planch.	1 (1)	666.20	A
<i>Mortonioidendron</i> sp.	3 (1)	317.97	A
Tiliaceae sp. 1	1 (1)	3344.00	A
Tiliaceae sp. 2	7	136.03	A

	Densidad	AB	FC
Ulmaceae			
<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	113 (17)	17122.98	A
Urticaceae			
<i>Myriocarpa heterostachya</i> Donn. Sm	20	661.15	Arb
Urticaceae sp. 1	3	5.03	
Violaceae			
<i>Rinorea hummeli</i> Sprague	818 (7)	6794.22	A
Zingiberaceae			
<i>Costus</i> sp.	1	2.35	H
Morfoespecies cuyas familias no pudieron identificarse			
sp. 1	1	5.72	
sp. 2	1 (1)	588.60	A
sp. 3	1	28.27	
sp. 4	1	1.76	
sp. 5	1	2.54	
sp. 6	1 (1)	97.48	A
sp. 7	1	12.57	
sp. 8	1	2.27	
sp. 9	1	22.92	
sp. 10	1	9.07	
sp. 11	1 (1)	4400.72	A
sp. 12	1 (1)	191.10	A
sp. 13	1 (1)	103.90	A
sp. 14	1	27.40	