

32
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

LLUVIA DE SEMILLAS Y ESTABLECIMIENTO DE
PLANTULAS EN COMUNIDADES SECUNDARIAS
DE LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS, MEXICO

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

FERNANDO CARRILLO ARREOLA

MEXICO, D. F.

FEBRERO DE 1992

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



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 está 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.

INDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCION	2
ANTECEDENTES	
Sucesión secundaria	4
Sistemas de producción en el trópico húmedo	6
Selva Lacandona	9
FUENTES POTENCIALES DE REGENERACION	
Dispersión-lluvia de semillas	11
Banco de semillas	13
Propagación vegetativa	13
La fase de establecimiento	14
OBJETIVOS E HIPOTESIS	
Objetivos	16
Hipótesis	16
MATERIAL Y METODO	
Área de estudio	18
Métodos	
1.- Evaluación de la lluvia de semillas	19
2.- Establecimiento y sobrevivencia de las plántulas	21
3.- Análisis de la información	22
RESULTADOS	
Lluvia de semillas	24
Establecimiento, muerto y sobrevivencia de plántulas	27
DISCUSION	31
CONCLUSIONES	42
LITERATURA CITADA	43
CUADROS Y FIGURAS	

INDICE DE CUADROS Y FIGURAS

- Cuadro 1** Especies presentes en la lluvia de semillas en seis comunidades representativas del gradiente sucesional de la Selva Lacandona
- Cuadro 2** Especies exclusivas de la lluvia de semillas de cada una de las condiciones sucesionales y su aporte porcentual
- Cuadro 3** Variación mensual en la riqueza de especies y la abundancia de semillas en las diferentes condiciones sucesionales
- Cuadro 4** Especies más abundantes en la lluvia de semillas de cada una de las condiciones sucesionales y su aporte porcentual
- Cuadro 5** Matriz de similitud porcentual (Motyka, et al) de la lluvia de semillas entre las condiciones sucesionales
- Cuadro 6** Especies presentes en los cuadrados de observación permanente en las condiciones sucesionales arbolada
- Cuadro 7** Sobrevivencia por especie durante el año de evaluación en las condiciones sucesionales arboladas
- Cuadro 8** Especies más abundantes en los cuadrados de observación permanente de las comunidades sucesionales arboladas y su aporte porcentual
- Cuadro 9** Establecimiento, sobrevivencia y mortalidad de individuos de menos de 50 cm de altura en las condiciones sucesionales arboladas
- Cuadro 10** Análisis de Kruskal-Wallis para las variables indicadas en los cuadrados de observación permanente
- Cuadro 11** Matriz de similitud porcentual (Sørensen) entre la composición florística de las condiciones sucesionales arboladas
- Figura 1** Mapa de localización
- Figura 2** Área de estudio
- Figura 3** Riqueza de especies en la lluvia de semillas de las comunidades sucesionales estudiadas

- Figura 4 Variación anual en la abundancia de propágulos entre las comunidades sucesionales
- Figura 5 Abundancia de las semillas de árboles en las diferentes condiciones sucesionales
- Figura 6 Abundancia de las semillas de lianas en las diferentes condiciones sucesionales
- Figura 7 Abundancia de las semillas de arbustos en las diferentes condiciones sucesionales
- Figura 8 Abundancia de las semillas de hierbas en las diferentes condiciones sucesionales
- Figura 9 Variación anual de la lluvia de semillas por forma de vida en las comunidades sucesionales estudiadas
- Figura 10 Abundancia de las semillas de menos de 2 mm y/o aladas en las diferentes condiciones sucesionales
- Figura 11 Abundancia de las semillas de 2 a 6 mm y/o incluidas en frutos carnosos en las diferentes condiciones sucesionales
- Figura 12 Abundancia de las semillas de más de 6 mm en las diferentes condiciones sucesionales
- Figura 13 Variación anual de la abundancia de semillas con los diferentes tamaños propuestos
- Figura 14 Variación anual de la lluvia de semillas entre las comunidades sucesionales estudiadas
- Figura 15 Variación anual de especies de los cuadrados de observación permanente por forma de vida en las comunidades arboladas

RESUMEN

La perturbación humana en las selvas tropicales ha propiciado la conversión de las comunidades vegetales originales a una matriz de condiciones sucesionales de diferentes edades donde las condiciones maduras se encuentran dispersas; lo que reduce drásticamente las probabilidades de regeneración.

Los trabajos sobre los fenómenos de sucesión secundaria se han basado principalmente en los claros y se han realizado relativamente pocos sobre el impacto que resulta de perturbaciones de mayor escala como la producida por el hombre

El presente trabajo se realizó en la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biósfera Montes Azules de la Selva Lacandona, Chiapas; y evaluó la lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas sobre un gradiente sucesional para determinar la importancia de dichos fenómenos en los procesos de regeneración.

Se encontró que la lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas estuvo fuertemente influido por la composición florística de cada etapa seral; y varió en cada una de ellas. Además, la composición en la lluvia de semillas varió dependiendo de la fuente de propágulos adyacente.

Se propuso que el tamaño de la semilla está relacionado con los mecanismos de dispersión; y que ambas variables pueden explicar la distribución de las especies. Sin embargo, no se corroboró la relación tamaño de la semilla-dispersor, pero se obtuvo que efectivamente los síndromes de dispersión pueden explicar la distribución de las especies.

También se encontró que la perturbación en la zona no influyó en la composición de la lluvia de semillas, pero sí sobre la aparición, sobrevivencia y establecimiento de las plántulas.

Respecto al establecimiento de las plántulas no fue posible encontrar tendencias diferentes sobre la aparición y sobrevivencia en cada una de las etapas sucesionales arboladas.

INTRODUCCION

La vegetación de las zonas tropicales está expuesta a perturbaciones naturales como huracanes, vulcanismo, terremotos e inundaciones (Gómez-Pompa 1985) y al permanente disturbio ocasionado por el hombre (Ewel 1983). En las áreas cubiertas por bosques extensos, las zonas perturbadas pueden repoblarse con especies forestales debido, entre otras cosas, a la presencia de las comunidades primarias y secundarias circundantes que aportan los propágulos que permiten su posterior regeneración (Purata 1986). La situación se modifica drásticamente como resultado de la constante perturbación ocasionada por las actuales actividades agrícolas, pecuarias y forestales (Holdridge 1978), ya que la composición empobrecida, el tamaño reducido y la distribución dispersa de las comunidades forestales remanentes limita las fuentes de propágulos y las interacciones biológicas necesarias para la dispersión y el establecimiento de muchas de las especies características de las comunidades originales. El resultado final es la degradación y pérdida de la riqueza vegetal de los trópicos húmedos (Wilson 1985).

La Selva Lacandona, en el noreste del estado de Chiapas, es un ejemplo de este fenómeno, poco más del 80% de la superficie anteriormente cubierta por Selvas Altas y Medianas Perennifolias y Subperennifolias actualmente se ha transformado en parcelas agrícolas, potreros o comunidades sucesionalmente tempranas (Lobato 1980). Entre los factores que propician la degradación se mencionan los procesos de

migración no controlada, y los inapropiados patrones de uso del suelo que de ello resultan (Szekely y Restrepo 1988). La progresiva sustitución del mosaico de vegetación primaria y secundaria original, por áreas cubiertas con cultivos, pastizales, y acahuales reduce la posibilidad de regeneración de las selvas (Guevara y Meave 1987, Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985).

A pesar del creciente número de investigaciones en las selvas tropicales, éstas se cuentan entre los ecosistemas menos conocidos (Wilson 1985); razón por la que existen pocos planteamientos que tomen en cuenta aprovechamiento, manejo y conservación de sus recursos naturales (Farnworth y Golley 1974). El estudio de los procesos de sucesión secundaria es la base para la comprensión de la regeneración natural del bosque. La composición florística inicial de los sitios perturbados, y la posterior incorporación de especies durante la sucesión secundaria, depende de las siguientes fuentes potenciales de regeneración: (1) el banco de semillas, (2) la lluvia de semillas y (3) la propagación vegetativa (Young, *et al* 1987). Además de los fenómenos que afectan el proceso de establecimiento y desarrollo de las plántulas y juveniles (Fenner 1985). El presente trabajo estudia la lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas en diferentes comunidades sucesionales resultantes del patrón de uso del suelo que los lacandones practican en la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biosfera Montes Azules de la Selva Lacandona.

ANTECEDENTES.

Sucesión secundaria

A partir de que se formula el concepto de sucesión se asocia el término a los trabajos referidos a cambios en la vegetación (Cowles 1911) . A principios de este siglo se postulan dos teorías, aún vigentes, que intentan explicar la mecánica de regeneración de las comunidades ecológicas (McIntosh 1980, 1981). La primera fue formulada por Clements (1916) y considera a la comunidad como un superorganismo cuyo desarrollo sucesional es direccional, predecible y que culmina en un climax climático (teoría del climax). El desarrollo de estas ideas llevó a la postulación de diferentes tipos de climax en un área, entre ellos los regulados por los niveles de humedad y nutrientes (teoría del policlimax; Tansley 1935), o que varían poco a poco conforme a los gradientes ambientales y no son separables en tipos de climax definidos (patrón de climax; Whittaker 1953).

La segunda fue desarrollada por Gleason (1926, 1927) y propone que la persistencia de las especies en las comunidades es resultado de las características inherentes de los individuos, de manera que la sucesión puede entenderse como resultado del crecimiento, sobrevivencia y dispersión diferencial de especies adaptadas a desarrollarse en diferentes puntos sobre un gradiente ambiental. La teoría postula que el reemplazo no es necesariamente direccional ni predecible, y por lo tanto las comunidades no siempre convergen a un climax climático.

Se han propuesto diferentes mecanismos de interacción entre especies para explicar su incorporación y/o reemplazo en las comunidades. La teoría de la "composición florística inicial" (Egler 1954) propone que el desarrollo sucesional depende de quienes sean los primeros en colonizar el sitio abierto. Connell y Slatyer (1977) proponen tres modelos para explicar el reemplazo de las especies: (1) facilitación, durante el cual un conjunto de especies cambian las condiciones ambientales haciéndolas favorables para un nuevo conjunto, pero desfavorables para otras o para sí mismas; (2) tolerancia, implica que sólo aquellas especies capaces de soportar el cambio en las condiciones ambientales se mantienen y coexisten en la comunidad; y (3) inhibición, algunas de las especies impiden el establecimiento o desarrollo de otras. Dichos modelos no se suceden temporalmente, pueden presentarse en forma independiente, o bien una especie puede participar en diferentes tipos de mecanismos (Pickett, et al 1987). Posteriormente se postula el modelo de neutralidad (Botkin 1981), el cual propone que la competencia en la comunidad es la que determina la estructura. Este modelo funciona como eslabón entre los otros tres.

Los trabajos de sucesión en selvas tropicales se han enfocado básicamente a lo que ocurre en los claros que resultan de la caída de árboles dentro del bosque (p. ej. Whitmore 1978, Brokaw 1985, Denslow 1985, Runkle 1985). Se ha propuesto que el tamaño del claro es la característica más

importante, ya que es primordial en la determinación de las características microambientales del sitio; luz, temperatura y humedad (Hartshorn 1974). La ocurrencia de dichos claros es importante en los procesos de regeneración de muchas especies y se cuenta entre los factores que mantienen la dinámica y diversidad de los ecosistemas forestales (Whitmore 1975, Grubb 1976, 1977, Hubbel 1979).

Es importante señalar la relativa escasez de trabajos relativos al efecto que ejercen perturbaciones de mayor intensidad sobre la regeneración de las comunidades tropicales. Estas perturbaciones se asocian con los patrones de uso del suelo más frecuentes en la actualidad, y la comprensión de sus consecuencias es fundamental para el aprovechamiento, conservación y manejo de estos recursos (Martínez-Ramos 1985, Augspurger 1990).

Sistemas de producción en el trópico húmedo

El sistema agrícola más antiguo y de mayor distribución en los trópicos es el de roza-tumba-quema (Ewel y Poleman 1980). Consiste en el desmonte y la quema de la vegetación leñosa en un predio para su siembra por un lapso de tiempo variable, al final del cual se abandona para entrar en fase de descanso; en esta fase se permite la recuperación de la vegetación leñosa que contribuye a aumentar la fertilidad del suelo (Hernández Xolocotzi 1959, Andreae 1980a). El sistema generalmente incluye el empleo de

policultivos, y se considera "ecológicamente eficiente" (Barrera, et al 1977, Turner 1980). El impacto de esta práctica sobre la vegetación, no fue considerable mientras existieran extensas zonas de vegetación forestal, o bien cuando el número de agricultores era reducido y los desmontes se encontraban dispersos (Gómez-Pompa 1971).

Recientemente las zonas tropicales han sufrido los procesos de migración tanto inducida como espontánea, debido a que presentan una baja densidad de población y gran cantidad de recursos (Ewel y Poleman 1980, Halffter 1980). En las últimas décadas, tanto por los procesos de migración, como por la ampliación de la frontera agropecuaria, se han realizado extensos desmontes en estos sitios (Szekely y Restrepo 1988). Los campesinos, para cubrir sus necesidades se ven obligados a abrir áreas más grandes, o bien a reducir la fase de descanso entre desmontes, sin que se haya repuesto un porcentaje considerable de la fertilidad original (Andrae 1980b); lo que ocasiona el deterioro físico del suelo, y por último la erosión (Rubinoff 1984, Tropical Forest 1985). Ante el fracaso agrícola, las parcelas son abandonadas o rentadas para posteriormente convertirlas en pastizales; que son quemados anualmente (Budowski 1956, Heckadon 1984). La fase agrícola se convierte entonces, en un breve lapso entre el desmonte y el pastizal (Alvarez 1952).

A consecuencia de los desmontes ha aumentado la superficie cubierta por vegetación secundaria y disminuido la extensión de las comunidades originales, reduciéndose las

posibilidades de persistencia de muchas especies. Paradójicamente, las tierras más buscadas para la agricultura, son las más ricas, donde se desarrollan las comunidades forestales más complejas y exuberantes, y que poseen la mayor cantidad de especies con madera utilizable para fines industriales. Puede decirse que actualmente por lo menos de un 60-75% del área originalmente cubierta por Selva Alta Perennifolia y Selva Alta Subperennifolia ha sido transformada con fines agrícolas o ganaderos en forma permanente, o bien, está cubierta por enormes mosaicos de vegetación secundaria de diversas edades. Incluso, algunas comunidades como los extensos palmares de Sabal mexicana y las asociaciones de Piscidia communis que se han considerado como elementos primarios de la vegetación del área, pueden ser evidencia de continuas perturbaciones (Pennington y Sarukhan 1968).

En la Selva Lacandona, la colonización que ocurrió en este siglo, fue iniciada por indígenas de los Altos de Chiapas (principalmente tzeltales y choles), posteriormente se añadió la migración espontánea de campesinos de los estados vecinos como Veracruz, Guerrero y Oaxaca, y la colonización dirigida por el Gobierno Mexicano (Lobato 1980), lo que ha propiciado una inmensa proporción de desmontes que rápidamente tienden a convertirse en potreros (Lobato 1981).

Es interesante resaltar el hecho de que entre las causas que se mencionan acerca de la decadencia del imperio maya se postula un colapso ecológico, producto del sistema de

roza-tumba-quema, asociado a un aumento considerable de la población (Culvert 1973, Sanders 1973, Ochoa 1981). Situación comparable a la que se presenta en nuestros días (Lobato 1981, Tropical Forest 1985), aunque esta teoría ha sido fuertemente refutada (Nations 1976, Nations y Nigh 1978, 1980).

Selva Lacandona

La Selva Lacandona se ubica en la porción NW de Chiapas (16°04'32" y 17°12'16" latitud N y 90°22'25" y 91°35'54" longitud W), limita al norte con el río Cacabano y el río Usumacinta; al este con el río Usumacinta; al sur con la República de Guatemala; al oeste con el río Jataté inferior y el río Perlas. El clima regional es cálido húmedo (Amw"ig; García 1973), la humedad relativa promedio anual es de 82.4%, la precipitación media anual es de 2,200-2,300 mm y la evaporación media anual es de 1,400-1,500 mm. Gran parte de la humedad la aportan grandes tormentas (nortes) producto del efecto de los ciclones que caen sobre el área de septiembre a enero provenientes del noreste (CETENAL 1974). Las rocas más abundantes son las calizas (litográficas o dolomitizadas) y las dolomitas, y en menor abundancia las areniscas, limonitas y lutitas. Los suelos son principalmente arcillosos y se clasifican dentro del grupo rendzina (Mulleried 1944, Leguizamo et al 1985).

La vegetación dominante en las áreas planas y con suelos profundos es la Selva Alta Perennifolia (Miranda 1957,

Miranda y Hernández-X 1963, Bosque Tropical Perennifolio; Rzedowski 1978; Tropical Rain Forest; Breedlove 1981). Este tipo de vegetación tiene tres o más estratos arbóreos, presenta un dosel relativamente continuo entre los 35-45 m y los elementos más altos alcanzan hasta 50 m. La mayor parte de los árboles tienen troncos rectos y grandes contrafuertes. Entre las especies más características están Aspidosperma megalocarpon, Callophyllum brasiliense, Dialium guianense, Ficus spp., Guatteria anomala, Licania platypus, Swietenia macrophylla y Terminalia amazonia. Los estratos arbóreos intermedios tienen de 10-30 m de altura e incluyen entre las especies más abundantes a Brosimum alicastrum, Pseudolmedia oxvphyllaria, Tapiria macrophylla y Sideroxylon spp. La vegetación en el sotobosque está formada por plantas jóvenes de los árboles mencionados, además de palmas, arbustos y hierbas, principalmente rubiáceas, melastomátaceas, aráceas, piperáceas, zingiberáceas y gran cantidad de bejucos. Una de las características más importantes es la abundancia de trepadoras leñosas que frecuentemente alcanzan tallas tan grandes como los árboles.

En las laderas rocosas de las serranías bajas se presenta la Selva Mediana Perennifolia (Miranda y Hernández-X 1963, Rzedowski 1978; Montane Rain Forest; Breedlove 1981). Es una comunidad forestal de menor altura y con menos estratos, aunque muchas de las especies son comunes con la Selva Alta Perennifolia. En esta formación vegetal son comunes Brosimum alicastrum, Callophyllum brasiliense, Manilkara

zapota y Sideroxylon spp.

Entre las estrategias para la conservación de La Selva Lacandona, el 12 de enero de 1978 aparece el Decreto de Creación de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules (Fig. 1), otorgándole una extensión de 3,312 Km² dentro de la zona de protección forestal de la Cuenca Alta del Río Usumacinta y de la Cuenca del Río Tulijá (cuya superficie total es de 26,123 Km²). No obstante, desde su inicio, la reserva presentó serias deficiencias, por lo que no se ha impedido que se continuen destruyendo las comunidades ecológicas del área (Lobato 1981).

Fuentes potenciales de regeneración

Dispersión-lluvia de semillas.

La presencia de las especies vegetales depende de que sus propágulos encuentren hábitats donde puedan establecerse y reproducirse. Los patrones de dispersión pueden incrementar la oportunidad de encontrar "sitios seguros" para la germinación (*sensu* Harper 1977, Schupp 1988a). En esta etapa, los principales factores de mortalidad son la competencia, depredación, la herbivoría y los daños físicos (Van Dorp 1985).

El transporte de semillas maduras a menudo involucra agentes externos como aire, agua y animales (Van der Pijl 1972, Snow 1982). La dispersión ofrece las siguientes ventajas potenciales (Howe y Smallwood 1982): (1) reduce la competencia plántula-progenitor, (2) reduce la competencia

intraespecífica entre las plántulas, (3) evita la mortalidad denso-dependiente de conespecíficos, (4) reduce la depredación de semillas y puede actuar como una forma de escapar a un depredador específico, (5) aumenta la probabilidad de entrecruza, y (6) aumenta la probabilidad de colonizar nuevos sitios en el mismo hábitat o a largas distancias (Janzen 1970, Sudgen 1982, Sork 1983, Augspurger y Kelly 1984, Schupp 1988b).

El patrón estacional y la composición de la lluvia de semillas puede variar con los cambios sucesionales de la vegetación (Young, et al 1987). Se conoce que inmediatamente después de la perturbación de una comunidad vegetal la lluvia es alóctona (que viene de otros sitios) y está dominada por semillas pequeñas y de dispersión anemócora. A medida que la vegetación se recobra, tiende a ser autóctona (las semillas se producen por las especies presentes; Young, et al 1987) e incluye semillas más grandes y dispersadas por animales (Fenner 1987b). Las semillas de herbáceas que fructifican durante casi todo el año son más abundantes en las etapas tempranas del desarrollo de la comunidad, mientras que en los años subsecuentes son más abundantes las de arbustos y árboles que concentran su fructificación estacionalmente (Carabias y Guevara 1985, Croat 1978, McDonell y Stiles 1983, Primack 1987).

Banco de semillas.

Después de su caída o dispersión, muchas semillas pueden entrar en un periodo de latencia que depende de las especies y de las condiciones que se presenten (Moreno 1977, Cheke, et al 1979, Fenner 1985). Las especies que pueden permanecer viables por periodos prolongados y forman el banco de semillas son características de condiciones sucesionalmente tempranas (Hall y Swaine 1980). En hábitats recientemente perturbados la composición de especies del banco y la vegetación es usualmente similar, pero esta similitud se reduce con la edad de la comunidad (Ramírez-Marcial 1990). Estas especies que forman bancos de semillas pueden jugar un papel en la rehabilitación de tierra degradada, pues su presencia en suelos de los trópicos húmedos ayuda a prevenir la erosión al formar rápidamente una cubierta vegetal protectora (Johnson y Bradshaw 1979).

Propagación vegetativa.

Las especies vegetales tiene otras formas de dispersión, entre ellas están los bulbos, rizomas, vástagos etc. (Harberd 1967, Silvertown 1982), y en las selvas también es común que rebroten de los troncos cortados. A diferencia de lo que ocurre con las semillas, estas estructuras son genéticamente idénticas al progenitor, pero tienen algunas ventajas selectivas en ambientes perturbados y con situaciones altamente competitivas donde es más probable su sobrevivencia que la de las plántulas (Sunderland 1960, Janzen 1969,

Thompson y Grime 1979). Otra de las ventajas que presenta es una mayor constancia en las tasas de crecimiento de año en año o de sitio en sitio (Sarukhan y Harper 1973, Sarukhan 1974, Sarukhan y Gadgil 1974).

La fase de establecimiento

Se dice que el establecimiento ocurre cuando una semilla germina y origina una plántula que deja de depender de sus sustancias de reserva. La dependencia se reduce gradualmente con el desarrollo del individuo. Los límites de este estadio inicial son difíciles de precisar por lo que se usan diferentes métodos para definirlo (Fenner 1987a).

En el interior de las selvas, las plántulas son muy abundantes en algunas épocas del año, especialmente después de la fructificación (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985). Su abundancia no es indicativa de sobrevivencia, ya que pasadas algunas semanas muchas de ellas mueren (Augspurger 1984). Las tasas de mortalidad en los estadios tempranos de crecimiento son muy altas y entre sus causas principales se encuentran desecación, competencia, herbivoría y daños físicos (Del Amo 1985, Silvertown y Dickie 1981). Estos fenómenos producen una intensa selección natural que puede afectar el patrón de distribución de los adultos (Clark y Clark 1989). La distribución espacial de los sitios favorables para el desarrollo de las plántulas es muy heterogénea y cambiante, y su presencia en muchos casos puede asociarse a perturbaciones que reducen o suprimen los factores de riesgo.

Para las especies de las selvas se puede proponer un gradiente de acuerdo con el tamaño de sus semillas, las características de su ciclo de vida y su papel sucesional (Harper et al 1970). En un extremo, las especies pioneras asignan sus recursos al crecimiento rápido y a la reproducción copiosa de semillas pequeñas, presentan un ciclo de vida corto y altos niveles de herbivoría. Muchas de estas especies requieren de su completa exposición a la luz para establecerse. Por el contrario, en el otro extremo, las especies maduras asignan sus recursos a la defensa y al lento aumento de los tejidos vegetativos, tienen una baja actividad reproductiva y largos períodos de vida (Martínez-Ramos 1985). Las semillas grandes de estas especies representan una adaptación que les permite tolerar en mayor medida la sombra durante las etapas iniciales de desarrollo (Weis 1982, Fenner 1983, Stanton 1984, Canhan y Marks 1985), posteriormente sus plántulas y juveniles después de establecerse pueden permanecer en estado de latencia o de crecimiento suspendido por largos períodos (Nava, et al 1985).

OBJETIVOS E HIPOTESIS

Objetivos

1. Evaluar la contribución relativa de la lluvia de semillas a la regeneración en diferentes comunidades sucesionales de la Selva Lacandona.
2. Evaluar el establecimiento, sobrevivencia y muerte de especies arbóreas y arbustivas de las comunidades arboladas de la Selva Lacandona.
3. Contribuir a la comprensión del fenómeno de sucesión secundaria y al proceso de regeneración de especies leñosas en la Selva Lacandona.

Hipótesis

1. La lluvia de semillas es reflejo de la composición florística en cada una de las comunidades sucesionales.
2. La mayor riqueza en la lluvia de semillas se presenta en las condiciones maduras, y decrece en las condiciones intermedias, presentándose la menor riqueza en las zonas perturbadas.
3. En la milpa rodeada de bosque, la lluvia de semillas es mucho más diversa y abundante en el borde que en la región central.
4. En la lluvia de semillas, la similitud entre repeticiones decrece conforme las condiciones sucesionales tienden a la madurez.
5. Las especies registradas en la lluvia de semillas también

están presentes como plántulas en los cuadrados de observación permanente

6. Las tasas de incorporación y muerte de individuos son mayores en los acahuales que en las selvas.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio

El trabajo se llevó a cabo en la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules (Fig. 2). El área está situada en la llanura aluvial del río Lacanjá (16°43'11"-16°46'11" de latitud N y 91°04'30"-91°08'12" de longitud W) y tiene una altitud de 300-500 msnm y un clima cálido-húmedo (Amwi''g) con régimen de lluvias en verano (García 1973). La temperatura media anual es de 25.8°C y la precipitación asciende a 1,800-2,200 mm anuales. Los suelos de la región están constituidos por series paralelas de conglomerados, formados de calizas y areniscas, siendo clasificados como acrisol húmico, asociado con regosol éutrico en las áreas de areniscas (CETENAL 1974). La vegetación que domina el área es la Selva Alta Perennifolia (Miranda 1957, Miranda y Hernández-X 1963).

El diseño constó de dos bloques de repetición, Bonampak-Betel y Lacanjá-Chansayab; cada uno de ellos incluyó seis condiciones sucesionales, las cuales son descritas posteriormente. Bonampak es el área mejor conservada debido a la protección que el Instituto Nacional de Antropología e Historia tiene sobre la región, no obstante que buena parte de sus comunidades vegetales ha estado sujeta a extracción de maderas preciosas y palma canedora (shate). No incluye pastizales ni áreas extensas de acahuales y milpas (Meave 1980); Betel, donde se presenta el uso del suelo más intensivo y dominan las comunidades sucesionalmente

tempranas. Los sitios de Bonampak y Betel se agruparon complementariamente para formar uno de los bloques de repetición; Lacanjá-Chansayab donde se observa un heterogéneo mosaico de comunidades sucesionales que es resultado de las actividades productivas de los lacandones que allí habitan. En esta comunidad se encuentran representadas todas las etapas sucesionales por lo que fue posible ubicar completamente el otro bloque de repetición.

Métodos

1. Evaluación de la lluvia de semillas. Se establecieron trampas de semillas construidas con tricot de 50 x 50 cm, soportadas por un marco de alambre y sostenidas a 50 cm de altura con postes de madera. Las trampas deterioradas por la exposición al medio (principalmente en los sitios abiertos, donde duraban en buenas condiciones 3-4 meses) o por daños mecánicos fueron reparadas en el sitio mismo o reemplazadas por otras. Las trampas severamente dañadas no se consideraron en el análisis. Esta situación no se presentó en las comunidades arboladas, y en las comunidades abiertas generalmente fue menor de 2 trampas/sitio/evaluación (máximo 8 en la última evaluación de la milpa en área perturbada de Betel). Tres de las condiciones estudiadas, ambos pastizales y el acahual de Lacanjá, fueron quemadas en los meses de febrero y marzo. El análisis se corrigió considerando el número de trampas y el número de meses evaluados en cada condición. Se distribuyeron al azar 14 trampas en cada una de

dos repeticiones de las siguientes condiciones sucesionales (Budowsky 1965, 1970, Quintana-Ascencio, et al 1990):

a. Pastizal inducido, sin pastoreo (Pastizal), que es mantenido mediante quemas periódicas efectuadas en los meses de febrero y marzo.

b. Milpa en áreas cercanas a asentamientos humanos y cuya periferia colinda con acahuales y otras milpas (Milpa Perturbada). En el área de estudio, estas parcelas se establecen como resultado de la continua roza y quema de acahuales de menos de 10 años.

c. Acahual de 5 a 15 años de abandono (Acahual), caracterizado por la presencia de especies sucesionalmente tempranas como Belotia mexicana, Cecropia spp., Ochroma lagopus y Piper spp.

d. Selva Medianamente Madura (Selva Mediana). Esta comunidad puede diferenciarse por la dominancia de especies como Dendropanax arboreus y Spondias mombin.

e. Selva Alta Perennifolia (Selva Madura). Se eligieron comunidades arboladas alejadas de los asentamientos humanos. Esta comunidad se caracteriza por la gran abundancia de lianas y bejucos, y porque presenta dos o tres estratos arbóreos claramente diferenciables.

f. Milpa en el interior de áreas con selvas sucesionalmente avanzadas (Milpa en Bosque). Se seleccionaron predios que se incorporaron a la producción agrícola durante el año de estudio. Se establecieron dos tipos de muestreo (7 trampas/posición/repetición), el primero en el borde,

ubicadas en la zona de transición de la milpa y el bosque, de aproximadamente 5 m (Borde), y el segundo en el área central o a más de 20 m del margen (Centro). Esta última, se eligió con la finalidad de simular un claro natural

Se recogió aproximadamente cada dos meses el contenido de las trampas que se llevó al laboratorio del Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste (CIES). La separación y el conteo de las semillas se realizó bajo microscopio estereoscópico. La identidad taxonómica de las semillas se determinó por comparación con ejemplares colectados en el área de estudio, además de su cotejo con el catálogo de semillas que se encuentra en La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz dependiente de la Universidad Nacional Autónoma de México (Ibarra Manriquez y Sinaca com. pers.).

2. Establecimiento y sobrevivencia de plántulas y juveniles. Se ubicaron cuadrados permanentes para la observación del establecimiento natural de individuos en diferentes etapas sucesionales arboladas: Acahual, Selva Medianamente Madura y Selva Alta Perennifolia, dos repeticiones de cada una. En cada repetición se establecieron 30 cuadrados (0.5 m x 2.0 m), repartidos entre dos tratamientos. En el primero de éstos (15 submuestras /repetición/condición), se eliminaron todas las plantas de menos de 0.5 m de altura presentes durante la evaluación, y en el segundo, no se realizó ninguna eliminación. Las esquinas de los cuadrados se marcaron con estacas de madera

enterradas. Los cuadros se relocalizaron cada 4 meses; la evaluación de las repeticiones en Bonampak-Betel (octubre 1990 a julio 1991) estaba desfasada dos meses respecto a la de Lacanjá (agosto 1990 a mayo 1991); ya que las plántulas que aparecieron en el lapso de dos meses no fue posible identificarlas por su reducido tamaño. Se mapearon y contaron los individuos presentes (< 0.5 m de altura) en cada evaluación, excepto aráceas y Desmodium sp. que solo se detectó su presencia debido a que se dificulta determinar su número, pues son especies postradas que se propagan por estolones.

3. Análisis de la información. Se vació la información obtenida a hojas electrónicas de datos (Lotus 123) para su organización y se realizaron los análisis estadísticos siguientes.

Se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Siegel 1956) para evaluar las diferencias en abundancia de semillas (semillas/m²) y riqueza de especies de la lluvia entre condiciones, repeticiones y periodos de evaluación. Además, se obtuvo el índice de similitud de Motyka (Mueller-Dumbois y Ellenberg 1974) entre las diferentes condiciones y repeticiones.

Se ordenaron las especies de acuerdo con su forma de vida (árboles, arbustos, lianas, bejuocos y hierbas) y en relación con su tamaño se dividieron en: (1) semillas de menos de 2 mm o aladas; (2) semillas de 2 a 6 mm de especies con frutos carnosos; y (3) semillas de más de 6 mm de

especies con frutos carnosos.

Se evaluó la mortalidad (número de individuos que desaparecen al tiempo t /número de individuos al tiempo $t-1$); sobrevivencia (número de individuos que persisten al tiempo t /número de individuos al tiempo $t-1$); y establecimiento (número de individuos que persisten al final del período de evaluación/número de individuos al inicio del período de evaluación); de las especies en las diferentes condiciones arboladas (Selva Alta Perennifolia, Selva Medianamente Madura, y Acahual). Se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis para analizar las diferencias entre condiciones, repeticiones, periodos y tratamientos. Finalmente, se aplicó el índice de similitud de Sørensen (Mueller-Dumbois y Ellenberg 1974) entre las condiciones y repeticiones.

Se ordenaron las especies de acuerdo con su forma de vida; hierbas anuales, hierbas perennes, bejucos y lianas, helechos, arbustos, árboles bajos, árboles del dosel, y palmas en cada una de las condiciones arboladas. El número asignado a las especies en los cuadrados de observación permanente (COP) coincide con el número de catálogo de plántulas del herbario del CIES.

RESULTADOS.

LLuvia de semillas

Después de un año de evaluación, junio 1990 a julio 1991, se reconocieron las semillas de un total de 147 especies (Cuadro 1) que representan 49 familias, de las cuales, las leguminosas aportaron 14 especies, las compuestas 10, moráceas y euforbiáceas 8, rubiáceas 7 y gramíneas 6. No se pudieron determinar 29 de las especies.

Las condiciones sucesionales con más especies fueron las selvas medianamente madura y madura, la riqueza de especies decreció en las milpas y el acahual; el pastizal fue el de menor riqueza. En la milpa en bosque, la riqueza fue mayor en el borde que en el centro (Fig. 3). El número de especies exclusivas, que solo se encontraron en una etapa sucesional dada, se incrementó con el grado de desarrollo de la comunidad, 13 en las selvas madura y medianamente madura, 3 en el pastizal, y sólomente 1 en la milpa en bosque centro. Sin embargo su aporte al total de semillas disminuyó con el avance sucesional, 2.0 % del total en la selva madura vs. 75.7% en el pastizal. (Cuadro 2)

El número de semillas/m² entre las diferentes condiciones fue muy variable. Los valores más altos se encontraron en el acahual, selvas y milpa perturbada mientras que los más bajos se presentaron en el pastizal y milpa en bosque (Fig. 4). La variación estacional más amplia se presentó en el centro de la milpa en bosque, variando de < 50, en octubre y noviembre, a 6,493, en julio, que es el

valor más alto encontrado (Cuadro 3). Del total de las semillas, la mayor parte, aproximadamente el 90 % (Cuadro 4) lo aportaron unas cuantas especies (de 3 a 8). Las compuestas, Compositae, Iresine spp, y Bidens spp; las moráceas, Cecropia spp y Ficus spp; y las piperáceas, Piper spp aportaron la mayoría de las semillas en todas las condiciones sucesionales; excepto en los pastizales donde dominaron las gramíneas Paspalum spp e Hyparrhenia.

De las 147 especies registradas 42 correspondieron a árboles, 25 a hierbas, 21 a arbustos, 19 a lianas y bejucos; y no se determinó la forma de vida de 40 de ellas (Cuadro 1). Las semillas de los árboles se encontraron principalmente en las comunidades arboladas y en la milpa rodeada de bosque, siendo despreciables en las comunidades con mayor disturbio humano (Figura 5); las de las lianas se presentaron principalmente en las selvas maduras, disminuyeron en las demás condiciones y no se encontraron en los pastizales (Fig. 6); las de los arbustos fueron características de los acahuales y milpas en zona perturbada y prácticamente no se encontraron en las demás condiciones (Fig. 7); las de hierbas se encontraron en mayor número en las condiciones perturbadas, sin embargo, existen en alto número en las demás condiciones (Fig. 8).

Las semillas de los árboles se producen principalmente al inicio de la época de lluvias, mientras que la mayor parte de las semillas de las hierbas y las lianas son producidas en la época de secas. La variación anual en la producción de

las semillas de los arbustos no presenta un patrón fenológico apreciable (Fig. 9).

La distribución de las semillas en base a su tamaño de (Cuadro 1) fue diferente entre las condiciones sucesionales. Del total de las especies, 38 son menores de 2 mm o aladas, 76 se encuentran entre 2 y 6 mm y/o con frutos carnosos; y 28 son mayores de 6 mm. Las semillas pequeñas, < 2 mm, y/o aladas se distribuyeron de manera homogénea en todas las condiciones sucesionales, destacando ligeramente en la milpa perturbada y pastizal (Fig. 10); las pequeñas, 2 a 6 mm, que se exponen en frutos carnosos, se presentaron especialmente en los acahuales y en menor medida en las selvas y milpas, desapareciendo prácticamente de los pastizales y borde de milpa en bosque (Fig. 11); las semillas más grandes se localizaron principalmente en la milpa en bosque, en menor medida en las selvas, y el acahual, siendo muy escasas en la milpa perturbada y el pastizal (Fig. 12).

Los patrones de producción de la lluvia de semillas variaron entre los distintos mecanismos de dispersión propuestos por tamaño (Fig. 13). La dispersión de las semillas < 2 mm y/o aladas, y la de las semillas > 6 mm presenta un pico que coincide con la época de secas. La dispersión de las semillas de 2 a 6 mm de especies con frutos carnosos no muestran una clara estacionalidad, pero presenta un ligero máximo al inicio de la época de lluvias. En conjunto la lluvia de semillas fue mayor durante la temporada de secas e inicio de la de lluvias, abril-julio (Fig. 14).

La prueba de Kruskal-Wallis para la abundancia de semillas que se presentaron durante el año de estudio mostró diferencias significativas entre las condiciones sucesionales ($P < 0.001$, $H = 151.3$, $N = 12$) y entre periodos de evaluación ($P < 0.001$, $H = 55.41$, $N = 12$), pero no marcó diferencias significativas entre las repeticiones ($P = 0.77$, $H = .08$, $N = 12$). Lo mismo ocurrió para la riqueza de especies, se presentaron diferencias significativas entre las condiciones ($P = 0.004$, $H = 18.9$, $N = 12$) y periodos de evaluación ($P < 0.001$, $H = 49.7$, $N = 12$); pero no entre repeticiones ($P = 0.48$, $H = 0.49$, $N = 12$).

La similitud entre condiciones y repeticiones mostró una amplia variación, 0.07 a 0.72 (Cuadro 5). Los valores más bajos de similitud se presentaron en la comparación entre el pastizal con las comunidades arboladas, 0.07-0.14. Las selvas se parecieron más entre sí que con respecto a las otras comunidades. Las repeticiones más homogéneas fueron las del pastizal, 0.72, y las más heterogéneas las del centro de la milpa en bosque, 0.18.

Establecimiento de plántulas

Establecimiento, muerte y sobrevivencia de plántulas

Durante el año de evaluación se registraron un total de 238 especies, que representan 42 familias. Se determinaron 129 especies. El número de especies exclusivas decrece a medida que se asciende en la escala sucesional, 12 en el

acahual, 4 en la selva mediana, y sólo 1 en la selva madura, (Cuadro 6). El mayor número de especies se presentó en las selvas madura y medianamente madura de Bonampak; las selvas de Lacanjá y los acahuales presentaron resultados semejantes. El número de plántulas/m² fue más alto en la selva medianamente madura, decrece en la madura, registrándose los valores más bajos en el acahual (Cuadro 7).

Del total de plántulas encontrado, el 50% aproximadamente, lo aportaron sólo algunas especies, de 4 a 5 en el acahual, 4 a 7 en la selva medianamente madura, y de 3 a 9 en la selva madura (Cuadro 8). En la selva madura de Lacanjá las más abundantes fueron Rinorea guatemalensis, Chamaedorea spp y Pseuderanthemum verapazense como los principales aportadores; en la selva madura de Bonampak fueron más frecuentes Brosimum alicastrum, Quararibea sp. y Chamaedorea spp; en la selva medianamente madura de Bonampak, Brosimum alicastrum, Quararibea sp., Chamaedorea spp, Rinorea guatemalensis y una Sapindaceae; en la selva medianamente madura de Lacanjá, Chamaedorea spp, una Sapindaceae y Pseuderanthemum verapazense; en el acahual de Lacanjá, Piper glabrescens, Dendropanax arboreus e Iresine spp.; finalmente para el acahual de Bonampak-Betel, Iresine spp., Psychotria pubescens y Acalipha diversifolia.

De las 143 especies agrupadas por forma de vida, 3 correspondieron a hierbas anuales, 30 a hierbas perennes, 15 a bejucos y lianas, 9 a helechos, 44 a arbustos, 24 a árboles bajos, 8 a árboles del dosel, y 8 a palmas (Cuadro 6). Entre

las condiciones sucesionales se distribuyeron de la siguiente manera (Fig. 15): el número de especies arbóreas, palmas y bejucos y lianas fue mayor en las selvas que en los acahuales; los arbustos dominaron en todas las condiciones; el mayor número de especies herbáceas se presentó en los achuales, disminuyó en las selvas de Bonampak; y el menor número se presentó en las selvas de Lacanjá; los helechos se presentaron en bajo número en todas las condiciones sucesionales.

Los porcentajes de aparición y sobrevivencia variaron ligeramente entre las condiciones sucesionales (Cuadro 9); pero la variación aumento entre las repeticiones y entre las evaluaciones. Sin embargo, los porcentajes de sobrevivencia al final de la evaluación son semejantes; los porcentajes de aparición en los cuadrados donde permanecieron las plántulas son ligeramente más altos que en los cuadrados donde se eliminaron. La sobrevivencia por especies también mostró amplia variación durante los periodos de evaluación (Cuadro 7).

La prueba de Kruskal-Wallis entre las condiciones sucesionales mostró diferencias marginales para el número de especies y significativas para el número de plántulas/m². Pero no marcó diferencias significativas entre las repeticiones ni entre los tratamientos tanto para el número de especies como para el de plántulas (Cuadro 10). Por lo que respecta a la aparición de plántulas, entre las repeticiones se presentaron diferencias marginales para la primera

evaluación, agosto-noviembre para Lacanjá y octubre-febrero para Bonampak, y diferencias significativas para la segunda evaluación, noviembre-abril en Lacanjá y febrero-julio en Bonampak; pero no se presentaron diferencias significativas entre las condiciones sucesionales ni entre los tratamientos en ambas evaluaciones.

La similitud (Sorensen) entre condiciones y repeticiones varió entre 0.22 y 0.64 (Cuadro 11). El valor más bajo corresponde a la comparación selva medianamente madura de Lacanjá-acahual de Bonampak, 22%, y el más alto a selva madura-selva medianamente madura de Lacanjá. La similitud es mayor al comparar las selvas, que al comparar estas últimas con los acahuales.

DISCUSION

La riqueza de especies y la abundancia en la lluvia de semillas varió entre las condiciones sucesionales. Como se ha mencionado en otros trabajos (Copley, et al 1977, Aweto 1981, Swaine y Hall 1983, Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985, Young, et al 1987, Saulei y Swaine 1988) la riqueza de especies estuvo asociada a la de la composición florística de cada etapa seral. En base a lo anterior se observa un cambio en las formas de vida dominantes de cada etapa sucesional (Whitmore 1978, Uhl, et al 1981, Brokaw 1985). En las etapas iniciales de regeneración dominaron las semillas de las especies herbáceas (Fig. 8), y fueron las condiciones que presentaron el menor número de especies (Fig. 3); en las etapas intermedias, acahualas, dominaron las especies arbustivas (Fig. 7), y el número de especies aumentó; las condiciones maduras presentaron la mayor riqueza de especies y dominaron las semillas de especies arbóreas y lianas (Figs. 5 y 6).

La milpa en bosque presentó un comportamiento diferente; en el borde dominaron las semillas de las herbáceas y en menor medida las semillas de las especies arbóreas; en el centro dominaron las semillas de las especies arbóreas, y disminuyeron las de las herbáceas (Figs. 5 y 8). Sin embargo, las semillas presentes en el borde correspondieron a árboles de mayor tamaño que las que se encontraron en el centro. En la milpa en bosque se presentó un mayor número de especies arbóreas, y de talla mayor que las que se encontraron en la

milpa perturbada (Fig. 5). Probablemente la causa de ello sea la diferente fuente de propágulos que los circundan.

Como se ha encontrado en otros trabajos (Croat 1978, Stiles 1978, Carabias-Lillo y Guevara 1985) la producción de semillas se explica por la fenología de las selvas tropicales; los periodos de fructificación y producción de semillas variaron, tanto para las formas de vida dominantes en cada etapa sucesional como para las especies presentes, por lo que se observaron variaciones entre los periodos de evaluación, para la lluvia de semillas, en la riqueza y la abundancia. No hubo variación entre las repeticiones; posiblemente esto se deba a que ambos bloques de repetición estuvieron expuestos a perturbaciones semejantes en el pasado, como la extracción selectiva de madera, por lo que el desarrollo de la vegetación fue semejante, pues la cercanía de la fuente de propágulos y el tiempo en que ocurrió la perturbación son similares (Forman y Godron 1981, Purata 1986, McDonnell 1988).

No se presentó una relación directa entre la riqueza y la abundancia; lo que se aprecia es que tanto la riqueza, como la abundancia son diferentes en las condiciones sucesionales (Figs. 3 y 4); y a los resultados obtenidos en el índice de Motyka (cuadro 5). En general un reducido número de especies, de 3 a 8, producen el 90% o más del total de las semillas registradas (Cuadro 4); situación inversa a la que se obtuvo en las especies exclusivas, donde un mayor número de especies aporta una escasa cantidad de semillas

(Cuadro 2). Solo en el pastizal se repiten las especies exclusivas como principales aportadoras; es decir, son comunidades dominadas por pocas especies, por lo que se encontró la mayor semejanza entre repeticiones, 72%; mientras que en el centro de la milpa en bosque, aunque las repeticiones comparten algunas de las especies más abundantes (Cuadro 4) su aporte al total es muy diferente, y el número de especies diferentes entre ellas es alto (Cuadro 1), por lo que la semejanza entre estas repeticiones es la más baja, 18%.

La milpa en bosque presentó pocas especies exclusivas, pues como se mencionó anteriormente su composición florística es similar a la de la vegetación circundante que aporta los propágulos. Situación apreciable en el índice de Motyka (Cuadro 5); el centro de la milpa en bosque se asemeja más a las condiciones maduras que a las condiciones iniciales; y el borde presentó valores similares con todas las condiciones, excepto con el pastizal.

En anteriores trabajos (Van der Pijl 1972, Gross 1984, Martínez-Ramos 1985, Fenner 1987, Primack 1987) se ha mencionado que existe relación entre el tamaño de las semillas, su forma de vida, y sus posibles dispersores; además se ha mencionado que los síndromes de dispersión se encuentran entre los fenómenos más importantes para explicar la distribución de las especies (Baker, et al 1983, Waring y Schlesinger 1985, Foster, et al 1986).

Existe evidencia que sugiere que la dispersión de las

semillas menores de 2 mm y/o con apéndices se asocia con el viento. La mayoría de estas especies que corresponden a hierbas principalmente se distribuyen sobre áreas extensas y la dirección de dispersión es azarosa (Augspurger y Franson 1988). Lo que explica que muchas de las herbáceas pioneras se presentaran en todas las condiciones sucesionales, pero principalmente en las condiciones más perturbadas y abiertas (Fig. 8) donde se producen en gran número y no hay barreras físicas que impidan su dispersión. La amplia dispersión de estas semillas favorece el arribo a claros donde aumentan las posibilidades de establecerse (Hartshorn 1978, Pickett 1983, Augspurger 1984); o bien forman parte del banco de semillas (Dominguez-Vázquez com. pers.). Sin embargo, las semillas de las lianas se comportaron de manera diferente; su presencia fue marcadamente mayor en las condiciones arboladas que en las perturbadas (Fig. 6); probablemente porque la mayoría de ellas se producen en las condiciones donde las barreras físicas que impiden su dispersión son muchas. Por lo tanto, la amplitud de dispersión por viento parece depender al menos parcialmente de la etapa sucesional en la que se producen y del tamaño de las semillas.

La producción de semillas que se pueden asociar a la dispersión por viento es marcadamente estacional y el máximo coincide con la época de secas (Fig. 9), probablemente para optimizar el aprovechamiento del dispersor (sensu Janzen 1970).

Se ha mostrado que las aves y los murciélagos

frecuentemente dispersan semillas de 2 a 6 mm y/o en frutos carnosos, que corresponden principalmente a arbustos (Orians 1969, Fleming, et al 1972, 1977, Heithaus, et al 1975, Butanda-Cervera, et al 1978, Snow 1981); la amplitud y dirección de dispersión es menor que la del viento, ya que la dispersión se restringe al campo de acción de estos animales, que son principalmente las condiciones iniciales e intermedias donde se producen los frutos que consumen (Terborgh y Weske 1969, McDonnell y Stiles 1973, Howe 1977, Schemske y Brokaw 1981), y evitan las áreas abiertas donde aumenta el riesgo de ser depredadas. Dichas semillas también se presentaron en todas las condiciones (Fig. 7) y dominaron ampliamente en el acahual y en la milpa perturbada. La producción de estas semillas no presenta un patrón estacional, ya que la producción fue relativamente constante durante todo el año (Fig. 9) probablemente para mantener a los dispersores tanto específicos como ocasionales (Snow 1971, Heithaus, et al 1975, Howe y Estabrook 1977, Howe 1983, 1984). No obstante las semillas dispersadas por este medio son depositadas en conjunto, por lo que al germinar aumenta la probabilidad de competencia tanto inter como intraespecífica (Manasse y Howe 1983).

La mayor parte de las semillas grandes, de más de 6 mm, son dispersadas principalmente por mamíferos y aves frugívoras especializadas, como el tucán; y en general corresponden a árboles. De los dispersores mencionados, éstos son los de dispersión más limitada y de más predecible

dirección; ya que en estas especies aumenta la cantidad de dispersores especializados (Sork 1983) y su campo de acción se restringe a las condiciones arboladas; situación que se agrava por el mosaico de condiciones sucesionales presente en la vegetación y por la cacería de estos animales en la zona (March 1987); reduciendo así las posibilidades de dispersión entre dichos remanentes. Lo anterior explica que las especies arbóreas se encontraran principalmente en las condiciones arboladas y en menor número en el acahual y en la milpa perturbada. Se ha propuesto que las aves son las que dispersan las semillas a estos sitios (Howe 1984). La producción de semillas es estacional y el máximo coincide con el inicio de la época de lluvias, probablemente para aumentar la capacidad de competencia en las plántulas germinadas (sensu Janzen 1970); pero muchas de las especies no producen semillas anualmente, razón por la que seguramente un número importante de ellas no están representadas.

Aunque las semillas de lianas y árboles (Figs. 5 y 6) estuvieron pobremente representadas en los pastizales, es posible que ello se deba a que en la época de mayor producción de estas formas de vida no se tuvieron evaluaciones ya que coincidió con la quema de dicha condición sucesional. A pesar de ello se ha determinado en otros trabajos (Kellman y Miyanishi 1982, Collins y Uno 1985, Peart 1989) que la probabilidad de establecimiento es muy baja por la depredación de semillas y plántulas; y las pocas plántulas que llegan a establecerse son arrasadas por las quemas

periódicas. Por lo tanto, la inducción de pastizales y las posteriores quemas parecen encontrarse entre las principales causas que impiden la regeneración.

No obstante, la relación entre el tamaño de la semilla y la forma de vida no es muy apreciable para árboles y arbustos (Figs. 9 y 13). La causa de ello es que las especies arbóreas que aportaron un elevado número de semillas, Ficus spp y Cecropia spp, son dispersadas por aves (Snow 1981), razón por la que el borde de la milpa en bosque, que es donde se presentó el mayor número de semillas de > 6 mm (Fig. 12) no se encuentra entre las condiciones con mayor número de semillas de árboles (Fig. 5), esto puede deberse al movimiento de los dispersores que se trasladan a las milpas para alimentarse (Nations y Nigh 1980, March 1987). Es decir, los resultados no corroboran completamente la relación tamaño-dispersor; ya que aves y murciélagos fueron los principales dispersores de casi todas las formas de vida, dispersan 42.9% del total de las semillas de árboles, 85.7% de arbustos, 56.5% de hierbas y 21% de lianas. Además, el hecho de que dispersen tal porcentaje de hierbas y que no se modifiquen los resultados puede deberse a que la amplitud de dispersión por aves es semejante a la del viento. A pesar de lo anterior, se corroboró que la dispersión influye en los patrones de distribución de las especies.

En los cuadrados de observación permanente los resultados en la riqueza de especies y abundancia concuerdan con los registrados para la lluvia de semillas (Cuadro 10),

excepto entre las condiciones sucesionales, donde se observaron diferencias marginales en la riqueza. La riqueza de especies estuvo asociada con la composición florística característica de cada etapa seral. Las diferencias marginales pueden ser debido a que el número de especies comunes es alto no sólo entre las repeticiones sino también entre las condiciones sucesionales, como se aprecia en el índice de Sørensen (Cuadro 11) donde se observó que la semejanza entre las selvas es de 50 a 55% aproximadamente y la semejanza entre estas últimas y el acahual es de 25 a 30%.

El arreglo por forma de vida no concuerda entre la lluvia de semillas y las plántulas registradas, especialmente por la gran cantidad de arbustos que se presentaron en todas las condiciones (Fig. 15). Las diferencias pueden deberse a que no todas las semillas que arriivan al piso de las selvas germinan, y pueden formar parte del banco de semillas, o bien ser depredadas rápidamente y/o son removidas como se ha mencionado en otros trabajos (Martínez-Ramos 1985, Chapman 1989).

No hubo variación entre los tratamientos probablemente porque la eliminación de los individuos en este estrato no modifican las posibilidades de aparición de las especies y/o porque para obtener una respuesta diferente se requiere de perturbaciones de mayor intensidad.

El número de especies fue mayor en las selvas de Bonampak que en las de Lacanjá (Cuadro 7). Probablemente esto se deba a la continua perturbación producida por la

extracción de palma comedora (shate) y por la apertura de tierras a la agricultura que se presenta en la zona de Lacanjá. Posiblemente dicha perturbación influyó en las tasas de aparición de especies, que fueron menores en las selvas de Lacanjá que en las de Bonampak (Cuadro 9); y también en la distribución de las especies, ya que como se observa en las especies más abundantes (Cuadro 8) el piso de las selvas de Lacanjá está dominado, durante todas las evaluaciones, por plántulas de pocas especies, de 4 a 6, de las cuales ninguna perteneció a árboles; probablemente porque la sobrevivencia de las especies dominantes es alta durante los periodos de evaluación, o bien, al morir son reemplazadas por individuos de su misma especie. Las especies más abundantes en la selva madura de Lacanjá se repiten en la selva medianamente madura de Bonampak; sin embargo, en esta última sí se presentan especies arbóreas.

El número de especies cuyas plántulas son dominantes en las selvas de Bonampak es mayor que las de Lacanjá, de 3 a 9; las especies varían de evaluación en evaluación, lo que sugiere una mayor tasa de recambio entre las especies, y entre ellas se encuentran plántulas de especies arbóreas.

Los porcentajes de sobrevivencia son sumamente variables (Cuadro 9). El hecho de que hayan sido mayores durante la primera evaluación, puede estar asociada a que ésta coincidió con la época de lluvias como se ha mencionado en otros trabajos (Hartshorn 1978, Martínez-Ramos 1985). Las diferencias obtenidas entre las repeticiones, además de

asociarse con la perturbación, también pudieron ser influidas por el desfase entre las evaluaciones.

La sobrevivencia más baja al final de la evaluación se presentó en los acahuales (Cuadro 9), pero fue alta entre los periodos de evaluación; es decir que las especies sobreviven un corto periodo de tiempo y después son reemplazadas por otras. La tasa de reemplazo de especies es mayor ya que están dominadas por especies herbáceas anuales o perennes (Cuadro 8) cuyos ciclos de vida son cortos y asignan pocos recursos a la defensa (Hartshorn 1978, Nuñez-Farfan y Dirzo 1985); las selvas madura y medianamente madura presentaron mayores porcentajes de sobrevivencia; probablemente se deba a que entre los individuos mapeados al inicio, se encontrara un número importante de juveniles, no de plántulas, los cuales tienen mayores porcentajes de sobrevivencia (Augsburger 1984, Schupp 1988b); o bien a que la temperatura y la humedad ambientales son más estables en estas condiciones.

La sobrevivencia por especies también fue muy variable (Cuadro 7); probablemente como respuesta a diferentes estrategias de establecimiento. Se observó que hay especies que fructifican de manera explosiva y en cortos periodos, como la especie 79, Prosimum alicastrum, o bien que se producen de manera continua a través del año, como las especies 4 (palma comedora) y 105 Rinorea guatemalensis. (Hartshorn 1978, Nuñez-Farfan y Dirzo 1985). Sin embargo no es posible definir estrategias entre las diferentes formas de

vida, probablemente se debió a que el tamaño de muestra es muy reducido.

Los resultados obtenidos tanto para la lluvia de semillas como para la sobrevivencia y establecimiento de las plántulas de las especies registradas no sirven de base para extrapolar los datos a futuro, pues como se ha determinado en otros trabajos (Gross 1984, Schupp 1988a) los resultados pueden variar de año en año.

CONCLUSIONES

1.- La lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas está fuertemente influida por la composición florística.

2.- La composición en la lluvia de semillas depende de la fuente de propágulos circundante.

3.- La inducción de pastizales y las posteriores quemadas periódicas detienen el proceso de regeneración.

4.- El tamaño de las semillas no fue indicativo de los mecanismos de dispersión; y éstos, de las formas de vida.

5.- Los mecanismos de dispersión se encuentran entre los fenómenos más importantes para determinar la presencia o ausencia de las especies dentro de las condiciones sucesionales.

6.- Pequeñas perturbaciones, como la eliminación de los individuos menores de 50 cm de altura, en los cuadrados de observación permanente no afectan las tasas de sobrevivencia y establecimiento de las especies.

7.- La perturbación humana en las repeticiones no tuvo efectos apreciables en la lluvia de semillas, pero sí en el establecimiento de plántulas.

8.- Las especies presentes en la lluvia de semillas no corresponden con las plántulas, probablemente porque son depredadas o removidas, y/o forman parte del banco de semillas.

LITERATURA CITADA.

- Alvarez del Villar, J. 1952. Esquema Geobotánico de Chiapas. Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística. Tomo LXXIII. México, D. F. Nos. 1-3:95-124.
- Andreae, B. 1980a. Typology of the climatic zones and farming systems in the tropics and subtropics In The Economics of Tropical Agriculture. Andreae B. ed. Commonwealth Bureau of Agricultural Economics. Oxford. 23-31.
- Andreae, B. 1980b. Increasing the productivity of arable rain-fed farming in the tropics. In The Economics of Tropical Agriculture. Andreae B. ed. Commonwealth Bureau of Agricultural Economics. Oxford. 55-78.
- Augsburger, C. K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72:777-795.
- Augsburger, C. K. 1990. Fuentes para la regeneración de la vegetación en perturbaciones naturales o causadas por el hombre. Resumen del XI Congreso Mexicano de Botánica. Oaxtepec, Morelos. México. pp 841.
- Augsburger, C. K. y C. K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effect of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61:211-217.
- Augsburger, C. K. y S. E. Franson. 1988. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a Neotropical Forest. *Journal of Tropical Ecology* 4:239-252.
- Aweto, A. O. 1981. Secondary succession and soil fertility restoration in South-western Nigeria. I Succession. *Journal of Ecology* 69:601-607.
- Baker, H. G., K. S. Bawa, G. W. Frankie, and P. A. Opler. 1983. Reproductive biology of plants in tropical forest. In *Ecosystems of the World*. 14A. Tropical Rain Forest. Ecosystems. Structure and Function. Colley, F.B. editor. Elsevier Scientific Publishing Company.
- Barrera, A. , A. Gómez-Pompa, y C. Vázquez- Yanes. 1977. El manejo de las selvas por los mayas: sus implicaciones silvícolas y agrícolas. *Biótica* 2:47-61.
- Botkin, D. B. 1981. *Forest succession: concepts and application*. Springer Verlag, New York, USA. 36-55.

- Breedlove, D.E. 1981. Flora of Chiapas. Part 1: Introduction to the flora of Chiapas. The California Academy of Science. San Francisco, California, USA.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forest. In The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Pickett S.T.A. y P.S. White, eds. Academic Press, New York, New York, USA. 56-69
- Brokaw, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66(3):682-687.
- Budowsky, G. 1956. Tropical Savannas, a sequence of forest felling and repeated burnings. Turrialba. Vol 6 Nos.1-2:23-33.
- Budowsky, g. 1965. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional proceses. Turrialba 15(1):40-42
- Budowsky, G. 1970. The distinction between old secondary and climax species in Tropical Central American Lowland Forest. *Tropical Ecology* 11(1):44-48.
- Butanda-Cervera, A., C. Vázquez-Yanes, y L. Trejo. 1978. La polinización quiropterófila: una revisión bibliográfica. *Biótica* 3(1):29-35.
- Canhan, Ch. and P. Marks. 1985. The response of Woody Plants to Disturbance Patterns of Establishment and Growth. In *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Pickett, S. T. A. and P. S. White editors. Academic Press Inc. New York. 197-217.
- Carabias-Lillo, J. y S. Guevara. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. En *Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo, eds. México: Alhambra (V.2) 27-66.
- CETENAL, 1974. Estudio de gran visión de la zona Lacandona, Chiapas. Secretaría de la Presidencia, Comisión de Estudios del Territorio Nacional. (CETENAL) 96 p.
- Chapman, C. A. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21(2):148-154.
- Clark, D. B. and D. A. Clark 1989. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. *Oikos* 55:225-230.

- Clements, F.E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington. Publication No. 242. Washington, District of Columbia, USA.
- Collins, S. L., And G. E. Uno. 1985. Seed predation , seed dispersal, and disturbance in grassland: a comment. The American Naturalist. 125(6):866-872.
- Connell, J. H., and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist. 111:1119-1144
- Cowles, H.C. 1911. The causes of vegetative cycles. Botanical Gazette 51:161-183.
- Croat, T. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press. Stanford, California USA.
- Culvert, P. 1973. The classic maya collapse. University of Nuevo Mejico, Albuquerque, USA.
- Del Amo R, S. 1985. Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. En Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo, eds. México: Alhambra (V.2) 79-92.
- Denslow, J.S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. __In The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Pickett S.T.A. y P.S. White, eds. Academic Press, New York, New York, USA. 307-323
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. Vegetatio 4: 412-417.
- Ewel, J. J. 1983. Succession. In Ecosystems of the World. 14A. Tropical Rain Forest. Ecosystems. Structure and Function. Golley, F.B. editor. Elsevier Scientific Publishing Company. 217-224.
- Ewel, J. J. and T. Poleman. 1980. Uxpanapa. Reacomodo y Desarrollo Agrícola en el Trópico Mexicano. INIREB.
- Farnworth, E. G. and F. B. Golley. 1974. Fragile Ecosystems. Evaluation of Research and Applications in The Neotropics. Springer-Verlag. New York Inc. 1-27.
- Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman & Hall, London, England. 151 p.

- Fenner, M. 1987a. Seed characteristics in relation to succession. In Colonization, succession and stability. Gray, A. J., M. J. Crawley and P. J. Edwards, eds. Blackwell Scientific Publications, London. 103-114.
- Fenner, M. 1987b. Seedlings. *New Phytologist* 106 (suplement): 35-47.
- Fleming, T. H., E. T. Hooper, and D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53:555-569.
- Fleming, T. H., E. R. Heithaus, and W. B. Sawyer. 1977. An experimental analysis of the food location behavior of frugivorous bats. *Ecology* 58:619-627.
- Forman, R. T. and M. Godron. 1981. Patches and structural components for a landscape ecology *Bioscience* 31(10):733-739.
- Foster, R. B., J. Arce, and T. S. Watcher. 1986. Dispersal and the sequential plant communities in Amazonian Peru Foodplain. In Frigivores and seed dispersal. Estrada A. and T. H. Fleming. eds. Dr. W. Junk Publishers. 357-370.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación de Koeppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México. Distrito Federal, México.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53:7-26.
- Gleason, H. A. 1927. Further views on the succession-concept. *Ecology* 8:299-236.
- Gómez-Pompa, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica* 3:125-135.
- Gómez-Pompa, A. 1985. Los Recursos Bióticos de México. México, Alhambra.
- Gómez-Pompa, A. y C. Vázquez-Yanes. 1985. Estudios sobre la regeneración de Selvas en regiones cálido-húmedas de México. En Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo, eds. México: Alhambra (V.2) 1-26
- Gross, K. L. 1984. Effects of seed size and growth form on

seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72:369-382.

- Grubb, P. J. 1976. A theoretical background to the conservation of ecologically distinct groups of annuals and biannuals in the Chalk grassland ecosystem. *Biology Conservation* 10:53-76.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52:107-145.
- Guevara, S. y J. Meave. 1987. ¿Contribuyen los árboles en pie al mantenimiento de la diversidad de especies en los pastizales tropicales? Coordinación de Servicios Editoriales. Facultad de Ciencias/UNAM.
- Halfpeter, G. 1980. Colonización y conservación de Recursos Bióticos en el Trópico. INIREB, México.
- Hall, J.B. y M.D. Swaine. 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. *Biotropica* 12:256-263.
- Harberd, D. J. 1967. Observations on natural clones of *Holcus mollis*. *New Phytology*. 66:401-408.
- Harper, J. L., P. Ll. Lovell, and K. G. Moore. 1970. The shape and size of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1:327-356.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plant. Academic Press. New York, New York, USA.
- Hartshorn, P.C. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. In *Tropical trees as living systems*. Tomlinson, P. B. and M. H. Zimmerman. eds. Cambridge, University Press, Cambridge. 617-638.
- Heckadon, S. 1984. La colonización campesina de bosques tropicales de Panamá. En Panamá. Problemas ambientales. Heckadon, S. y A. Mckey. eds. Asociación Panameña de Antropología.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming, and P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841-854.
- Hernández-X, E. 1959. Agricultura. En *Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento II parte*. Tomo 3. Ediciones de Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, A.C. México, D. F. 1-59.
- Holdridge, L. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*.

Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Costa Rica. Asociación Panameña de Antropología. Panamá.

- Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a Tropical Wet Forest tree. *Ecology* 58:539-550.
- Howe, H. F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation*. 30: 261-281.
- Howe, H. F. and G. F. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *The American Naturalist* 111:817-832.
- Howe, H. F. and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- Hubbel, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.
- Janzen, D. H. 1969. Seed eaters vs. seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23:1-27.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104:501-529.
- Johnson, M. S., and A. D. Bradshaw. 1979. Ecological principles for the restoration of disturbed and degraded land. *Applied Biology* 4:141-200.
- Kellman, M. and K. Miyanishi. 1982. Forest seedling establishment in neotropical savannas: observations and experiments in the Mountain Pine Ridge savanna, Belize. *Journal of Biogeography* 9:193-206.
- Leguizamo, M. 1984. Lacandona: Una incorporación anárquica al desarrollo nacional. San Cristobal de Las Casas, Chiapas: CIES. 52p.
- Lobato, R. 1980. Estratificación social y distribución de la Selva Lacandona en Chiapas. *Revista Ciencia Forestal* 24, vol5
- Lobato, R. 1981. La Reserva de la Biósfera de Montes Azules, estado actual y perspectivas. En *Alternativas para el uso del suelo en áreas forestales*. México: SARH/INIF, tomo 2, Publicación especial, 27: 9-44.
- MAB, 1974. Programa sobre el Hombre y la Biósfera. Grupo Especial de Trabajo sobre Criterios y Orientaciones para la Elección y el Establecimiento de Reservas de Biósfera. Informe Final. UNESCO, Paris.

- Manasse, R. S. and H. F. Howe 1983. Competition for dispersal agents among tropical trees: Influences of neighbors. *Oecologia* 59: 185-190.
- March, I. J. 1987. Los lacandones de México y su relación con los mamíferos silvestres: Un estudio etnozoológico. *Biótica* 12 (1): 43-56.
- McDonnell, M. J. 1988. 20 landscapes, birds and plants: dispersal patterns and vegetation change. In *The Biogeography of the island region of western lake Erie*. Downhower, J. F. ed. Ohio State University Press. Columbus Ohio. 214-220.
- McDonnell, M. J. and E. W. Stiles. 1983. The structural complexity of old fields vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56:109-116.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las Selvas Altas Perennifolias. En *Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo, eds. México: Alhambra (V.2) 191-240.
- McDonnell, M. J. and E. W. Stiles. 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* (Berlin) 56:109-116.
- McIntosh, R. P. 1981. Succession in ecological theory. In *Forest successional concepts and application*. West D.C., H.H. Shugart y D.B. Botkin, eds. Springer-Verlag. New York, New York, USA. 10-23
- McIntosh, R.P. 1980. The relationship between succession and the recovery process in ecosystems. In *The recovery process in damaged ecosystems*. Cairns, J. Jr. ed. Ann Arbor, Michigan, USA. 11-61.
- Meave, C. J. 1983. Estructura y composición de la Selva Alta Perennifolia en los alrededores de Bonampak, Chiapas. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. U. N. A. M.
- Miranda, F. 1957. La vegetación de Chiapas 1. Ediciones del Gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.
- Moreno, P. 1977. Latencia y viabilidad de semillas de árboles tropicales. *Inverciencia* 5, vol 2.

- Mullerried, F.K.G. 1944. Contribución a la geología, geografía y arqueología de la Selva Lacandona Chiapas y Guatemala. *Ciencia* 159-163.
- Nations, J. D. and R. B. Nigh. 1978. Cattle, cash, food and forest: the destruction of the American Tropics and the Lacandona Maya alternative. *Culture and Agriculture* 6:1-15.
- Nations, J. D. and R. B. Nigh. 1980. The evolutionary potential of Lacandon Maya sustained-yield tropical forest agriculture. *Journal of Anthropological Research* 36(1):1-30.
- Nations, J.D. 1976. Breve consideración sobre la zona lacandona en Chiapas, INAREMAC.
- Nava, V., S. Del Amo R., y A. L. Anaya. 1985. Efecto de los aceites esenciales de estados juveniles de especies primarias contra el ataque de hongos, como un mecanismo de defensa. En Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo, eds. México: Alhambra (V.2) 283-298.
- Núñez-Farfan, J. y R. Dirzo. 1985. Herbivoría y sucesión en una Selva Alta Perennifolia. En Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo, eds. México: Alhambra (V.2) 313-352.
- Ochoa, L. 1981. Sobre población, deforestación y agricultura; causas y consecuencias en el colapso maya. *Biótica* 5(3):145-155.
- Opler, P. A., H. G. Baker, and G. W. Frankie. 1977. Recovery of tropical lowland forest ecosystems. In *Recovery And Restoration of Damaged Ecosystems*. Cairns, J., K. L. Dickson, and E. E. Herricks. eds. University Press of Virginia, Charlottesville, 379-421.
- Orians, G. H. 1969. The number of bird species in some tropical forest. *Ecology* 50: 738-81.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 1968. Manual para la Identificación de Campo de los Principales Árboles Tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. México. 413 p.
- Pickett, S. T. A. 1983. Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. *Tropical Ecology* 24 (1): 68-84.
- Primack, R.B. 1987. Relationship among flowers, fruits, and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:409-

430.

- Purata, S. E. 1986. Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology* 2:257-276.
- Quintana-Ascencio, P. F., N. Ramírez-Marcial y M. González-Espinoza. 1990. El medio natural de la región de Bonampak, Selva Lacandona, Chiapas. Reporte técnico CIES. pp 15.
- Ramírez-Marcial, N. 1989. Banco y lluvia de semillas en la sucesión de bosques de pino-encino de los Altos de Chiapas. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales. Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal.
- Rubinoff, I. 1984. Los problemas ambientales que confronta Panamá. En Panamá. Problemas ambientales. Heckadon, S. y A. Mckey. eds. Asociación Panameña de Antropología. Panamá.
- Runkle, J. R. 1985. Disturbance regimen in temperate forest. In *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Pickett S.T.A. y P.S. White, eds. Academic Press, New York, New York, USA.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, Distrito Federal, México.
- Sanders, W. T. 1973. The cultural ecology of the Lowland Maya: a reevaluation. In *The classic maya collapse*. Culvert, P. ed. University of Nuevo Mexico Pres, Albuquerque. 325-365.
- Sarukhan, J. 1974. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris l. II. Reproductive strategies and seed populations dynamics. *Journal of Ecology* 62:151-177.
- Sarukhan, J., and J. L. Harper. 1973. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris l. II. Reproductive strategies and seed populations dynamics. Populations flux and survivorship. *Journal of Ecology* 61:675-716.
- Sarukhan, J., and M. Gadgil. 1974. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris l. II. Reproductive strategies and seed populations dynamics. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *Journal of Ecology* 62:921-936.

- Saulei, S. M. and M. D. Swaine. 1988. Rain forest seed dynamics during succession at Gogol, Papua Nueva Guinea. *Journal of ecology* 76: 1133-1152.
- Schemske, D. W. and N. Brokaw. 1981. Treefalls and the distribution of understory birds in a tropical forest. *Ecology* 62 (4): 938-945.
- Schupp, E. W. 1988a. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* (Berlin) 76:525-530.
- Schupp, E.W. 1988b. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51:71-78.
- Silvertown, J. W., and J. B. Dickie. 1981. Seedling survivorship in natural populations of nine perennial chalk grassland plants. *New Phytology* 88:555-558.
- Silvertown, J.W. 1982. Introduction to plant population ecology. Longman, London, England.
- Snow, D. W. 1971. Evolutionary aspect of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202.
- Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13:1-14.
- Sork, V.L. 1983. Mammalian seed dispersal of pignut hickory during three fruiting seasons. *Ecology* 64:1049-1056.
- Stanton, M. L. 1984. Seed variation in mild radish: effect of seed size on components of seedlings and adult fitness. *Ecology* 65:1105-1112.
- Stiles, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10 (3): 194-210.
- Sudgen, A. M. 1982. Long-distance dispersal, and the cloud forest flora of the Serrania de Macuiria, Guajira, Colombia. *Biotropica* 14:208-219.
- Sunderland, N. 1960. Germination of the seeds of angiospermous root parasites. In *The biology of weed*. Harper, J. L. ed. BES Symposium I. 83-93.
- Swaine, M. D. and J. B. Hall. 1983. Early succession on cleared forest land in Ghana. *Journal of Ecology* 71: 601-627.
- Szekely, M., e I. Restrepo. 1988. Frontera Agrícola y Colonización. Centro de Ecodesarrollo. México, D. F..

- Tansley, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational terms and concepts. *Ecology* 16:284-307.
- Thompson, K., and J. P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in the contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67:893-921.
- Tropical Forest, 1985. A Call for Action. Response of an International Task Force convened by The World Resources Institute, The World Bank, and The United Nations Development Programme. Part I. The Plan.
- Turner, B. L. 1980. Agricultura intensiva en las Tierras Bajas Mayas: una leccion del pasado. *Blótica* 5(2) 69-79.
- Uhl, C., K. Clark, H. Clark, and P. Murphy. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the Upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 69: 631-649.
- Van der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag. New York.
- Van Dorp, D. 1985. Frugivoría y dispersión de semillas por aves. en Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo, eds. México: Alhambra (V.2) 33-364.
- Waring, R. and W. Schlesinger. 1985. Forest ecosystems: concepts and management. Academic Press Inc. Orlando Florida 211-238.
- Weis, I. M. 1982. The effects of propagule size on germination and seedling growth in *Mirabilis hirsuta*. *Canadian Journal of Botany*. 60:1868-1874.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. In *Tropical Trees as Living Systems*. Tomlinson P. B. and M. H. Zimmermann editors. Cambridge. University Press Cambridge. 639-655.
- Whitmore, T.C. 1975. Tropical rain forest of the far east. Clarendon Press, Oxford.
- Whittaker, R. H. 1953. A consideration of climax theory: The climax as populations and pattern. *Ecology Monograph* 23:41-78
- Wilson, E. O. 1988. The current state of biological diversity In *Biodiversity*. E. O. Wilson editor. National Academic Press. Washington, D. C. 3-18.
- Young, K.R., J.J. Ewel y B.J. Brown. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio* 71:157-173.

Especies presentes en la flora de semillas en seis comunidades representativas del gradiente sucesional de la Selva Lacandona

FAMILIA	ESPECIE	FV	SD	LSMA	BSMA	LSMM	BSMM	LMBC	LMBO	BMBC	BMBO	LACA	BACA	LMIL	BMIL	LPAS	BPAS
ACANTHACEAE	<i>Mendoncia retusa</i>	H	A		X	X	X										
ACTINIDIACEAE	<i>Passiflora caribaea</i>	L	A									X	X				
AMARANTHACEAE	<i>Chamaecrista allaniana</i>	L	A			X	X										
	<i>Isaria</i> spp.	H	V					X	X	X	X			X	X	X	X
ANACARDIACEAE	<i>Spondias</i> spp.	A	M		X	X	X										
ANNONACEAE	<i>Cymbopetalum baillonii</i>	A	M		X	X											
	<i>Rolulia jurenezii</i>	A	M		X	X											
APOCYNACEAE	<i>Formicaria virensiensis</i>	L	V		X	X	X	X	X		X						
	<i>Bismarckia donnell-smithii</i>	A	M		X	X	X		X				X				
ARACEAE	sp. 1	H	A		X	X	X										
ARALIACEAE	<i>Dendropanax arboreum</i>	A	A		X		X										
	<i>Oreopanax obtusolobus</i>	A	A			X	X						X				
	sp. 1	H	D		X	X	X	X			X		X				
ASCLEPIADACEAE	<i>Asclepias</i> spp.	L	V		X	X			X	X							
BIGNONIACEAE	<i>Ardisia venusta</i>	L	V		X	X			X								
	<i>Paragonia pyramidalis</i>	L	V		X	X	X			X							
BOMBIACACEAE	<i>Quararibea</i> spp. 1	A	A		X	X	X			X							
BORAGINACEAE	<i>Cordia</i> spp.	L	A			X	X									X	
BURSERIACEAE	<i>Bursera simaruba</i>	A	M		X	X	X	X	X	X	X				X		
	<i>Protium crepitans</i>	A	M		X		X	X	X	X	X						
CARICACEAE	<i>Carica papaya</i>	H	A		X		X						X				
COMBRETACEAE	<i>Combretum</i> sp.	L	V		X	X	X	X	X	X	X						
	<i>Terminalia amazonia</i>	A	V		X	X	X	X	X	X	X				X		
COMPOSITAE	<i>Bidens</i> spp.	H	V					X							X	X	
	<i>Chlidium arboreum</i>	D	A									X	X				
COMPOSITAE*	<i>Eragrostis bicarcoloba</i>	H	V		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Zizania</i> spp.	H	V											X	X		
CYPERACEAE	<i>Scleria pterota</i>	H	D													X	X
DICHAETALACEAE	<i>Dichapetalum donnell-smithii</i>	A	M		X	X	X	X									X
DILLIACEAE	<i>Tetracera rotunda</i>	S	A		X		X	X									
DROSOCOPACEAE	<i>Dioscorea cymatocleia</i>	L	V		X	X	X			X	X						
ELAEAGNACEAE	<i>Muntingia calabura</i>	A	A									X					
EUPHORBIACEAE	<i>Alchornea latifolia</i>	A	A		X												
	<i>Chamaecyparis turta</i>	H	A					X							X		
	<i>Dalechampia</i> spp.	S	A		X	X	X	X	X	X	X			X	X	X	X
	<i>Euphorbia heterophylla</i>	H	A							X			X	X	X	X	X
	<i>Sapum nididum</i>	A	A		X	X	X	X									
	sp. 1	S	A														
	sp. 2	H	A					X				X	X				
	<i>Tenoclidium rotundatum</i>	H	A		X	X	X	X	X						X	X	
GLSNERIACEAE	sp. 1	D	V		X	X	X	X	X								
GRAMINEAE	<i>Andropogon lucinus</i>	H	O		X											X	X
	<i>Hyparrhenia rufa</i>	H	V													X	
	<i>Lycopodium nigra</i>	H	A										X		X	X	
	<i>Paspalum conjugatum</i>	H	V									X			X	X	X
	<i>Paspalum paniculatum</i>	H	V												X	X	X
	<i>Paspalum virgatum</i>	H	V												X	X	X
GUTTIFERAE	<i>Calophyllum brasiliense</i>	A	M		X												X
	<i>Rhoeo</i> s. stricta	A	M		X												

FV = Forma de vida

H = Herbes
L = Lianas y Bejones
S = Arbustos
A = Arboles
D = Descomposidos

SD = Síndrome de dispersión

A = Semillas pequeñas
M = Semillas grandes
V = Semillas jugosas
D = Discomositas

LACA = Acahuá de Lacanja

BACA = Acahuá de Bonampak-Betal
LMIL = Mipa en zona perturbada de Lacanja
BMIL = Mipa en zona perturbada de Bonampak-Betal
LPAS = Pasajil de Lacanja
BPAS = Pasajil de Bonampak-Betal

COMPOSITAE incluye las especies:
Cecum macranthum
Vernonia patens
Eupatorium glaucum
Compositae 1
Compositae 2
Compositae 3

LSMA = Selva mediana de Lacanja

BSMA = Selva mediana de Bonampak-Betal

LSMM = Selva mediana de Lacanja

BSMM = Selva mediana de Bonampak-Betal

LMBC = Centro de Mipa en bosque de Lacanja

BMBC = Centro de Mipa en bosque de Bonampak-Betal

LMBO = Borde de Mipa en bosque de Lacanja

BMBO = Borde de Mipa en bosque de Bonampak-Betal

CUADRO 1

Especies presentes en la fluvia de semillas en seis comunidades representativas del gradiente sucesional de la Selva Lacandona

FAMILIA	ESPECIE	FV	SD	LSMA	BSMA	LSBM	BSBM	LMBC	LMBB	BMBC	BMBB	LACA	RACA	LMIL	BMIL	LPAS	BPAS
HERNANDIACEAE	<i>Sprentiantheium amazonum</i>	D	M	X		X	X										
HIPPOCRATEACEAE	<i>Hippocratea celestroides</i>	D	S	A				X									
LEGUMINOSAE	sp 1	A	A			X											
	<i>Albina purpur</i>	A	A			X											
	<i>Chamaecrista</i> sp	D	A			X	X								X	X	
	<i>Crotalaria spectabilis</i>	D	A			X									X		
	<i>Dalbergia glomerata</i>	D	V	X	X	X	X				X						
	<i>Desmodium</i> spp	H	A												X	X	
	<i>Dialium guianense</i>	A	M			X	X	X	X		X	X					
	<i>Lonchocarpus</i> spp	A	V											X			
	<i>Machaerium Boninundum</i>	L	V	X	X	X											
	<i>Phaeobolus arboreum</i>	A	M			X	X	X									
	<i>Rhynchosia minima</i>	L	A	X	X	X	X	X									
	<i>Schytobolium perkythum</i>	A	V			X											
	sp 1	D	D			X											
	sp 2	D	V			X	X	X						X			
	sp 3	D	A			X	X	X									
MALPIGHIACEAE	<i>Heteroptera laurofolia</i>	S	V	X		X	X										
	<i>Mascagnia trinitatis</i>	L	V			X									X		
	<i>Mascagnia vacuifolia</i>	L	V			X	X	X			X	X					X
	<i>Tetragenia glaberrima</i>	L	V	X		X											
MALVACEAE	<i>Hampden masonii</i>	A	M			X											
	<i>Bida thornboulia</i>	H	A	X													X
MARGORAVIACEAE	sp 1	D	A	X	X	X		X	X								
	sp 2	D	A	X	X	X	X	X									
MELASTOMATACEA	<i>Miconia argentea</i>	A	A	X	X	X	X	X									
MELIACEAE	<i>Guarea glabra</i>	A	M			X	X										
	<i>Guarea</i> sp	A	A			X											
	<i>Bursera macrophylla</i>	A	V			X							X				
	<i>Inchula montana</i>	A	M	X													
MONIMIACEAE	<i>Monimia lupulinae</i>	S	A														X
MORACEAE	<i>Brosimum excelsum</i>	A	M	X	X	X	X	X			X						
	<i>Brosimum</i> sp. 1	A	M			X											
	<i>Cecropia</i> spp	A	A	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Ficus aurea</i>	A	A	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Ficus insipida</i>	A	A	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Ficus pimentalis</i>	A	A	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Ficus obtusifolia</i>	A	A			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Pseudomepa</i> sp 1	A	A			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
ONCHIDIACEAE	sp 1	H	V			X	X	X									
PALMACE	<i>Chamaedorea</i> spp	S	A	X	X	X	X	X	X								
PHYTOLACCACEAE	<i>Phytolacca immodica</i>	H	A												X		
	<i>Tithochloa acaclandrum</i>	D	A	X	X	X	X										
PIPERACEAE	<i>Piper amalago</i>	S	A	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Piper</i> spp 1	S	A	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Piper</i> spp 2	S	A	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
RANUNCULACEAE	<i>Clematis dicocca</i>	L	V			X	X	X	X						X	X	X
	<i>Clematis haploana</i>	L	V	X		X									X	X	X
RHAMNACEAE	<i>Gouania lupulodes</i>	S	V			X							X	X	X	X	
RUBIACEAE	sp 1	D	A														

FV = Forma de vida

H = Hierba

L = Liana y Bejuco

S = Arbusto

A = Arbol

D = Desconocido

SD = Síndrome de dispersión

A = Semillas medianas

M = Semillas grandes

V = Semillas pequeñas

D = Desconocido

LACA = Acahual de Lacanja

RACA = Acahual de Bonampak-Betal

BMIL = Milpa en zona perturbada de Lacanja

BMIL = Milpa en zona perturbada de Bonampak-Betal

LPAS = Pasajal de Lacanja

BPAS = Pasajal de Bonampak-Betal

LSMA = Selva madura de Lacanja

BSMA = Selva madura de Bonampak-Betal

LSBM = Selva medianamente madura de Lacanja

BSBM = Selva medianamente madura de Bonampak-Betal

LMBC = Centro de Milpa en bosque de Lacanja

BMBC = Centro de Milpa en bosque de Bonampak-Betal

LMBB = Borde de Milpa en bosque de Lacanja

BMBB = Borde de Milpa en bosque de Bonampak-Betal

COMPOSITAE incluye las especies

*Croton macrochum**Verhonia patana**Eupatorium galleani*

Compuesta 1

Compuesta 2

Compuesta 3

Especies presentes en la lluvia de semillas en seis comunidades representativas del gradiente sucesional de la Selva Lacandona

CUADRO 1

FAMILIA	ESPECIE	FV	BO	LSMA	BSMA	LSM	BSM	LMBC	LMBB	BMBB	LACA	BACA	LMIL	BML	LPAS	BPAS
	<i>Manettia racinata</i>	L	V	X	X											
	<i>Psychotria chapensis</i>	B	M								X	X				
	<i>Psychotria limonensis</i>	B	A		X		X									
	<i>Psychotria pubescens</i>	B	A								X	X		X		
	<i>Rudgea cornifolia</i>	B	A	X	X	X	X			X						
SAPINDACEAE	<i>Psidium salvadorensis</i>	A	V													
	<i>Psidium venosum</i>	L	M	X				X		X	X					
SAPOTACEAE	<i>Bejania gonocarpa</i>	L	V	X	X	X	X		X				X	X		
	sp. 1	A	M	X	X	X	X			X						
SOLANACEAE	<i>Cestrum</i> spp.	B	A	X	X	X	X						X	X		
	<i>Lycanthes heteroclitia</i>	B	A	X				X								
	<i>Lycanthes</i> spp.	L	A					X	X	X	X					
	<i>Solanum hispidum</i>	B	A			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
TILIACEAE	<i>Solanum echinoidatum</i>	B	A					X								
	<i>Heliconia</i> spp.	A	V	X	X	X	X	X	X				X	X	X	
URTICACEAE	<i>Boltonia mexicana</i>	A	V							X			X			
	<i>Boltonia ulmifolia</i>	H	A			X						X	X			
VROACEAE	<i>Clusia</i> spp.	B	A	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			
	Especie 1	D	A											X		
	Especie 2	D	A												X	X
	Especie 3	D	D						X							
	Especie 4	D	D							X						
	Especie 5	D	D													
	Especie 6	D	D			X	X									
	Especie 7	D	D													
	Especie 8	D	D			X	X			X						
	Especie 9	D	D													
	Especie 10	D	D													
	Especie 11	D	D			X	X							X		
	Especie 12	D	D													
	Especie 13	D	D			X	X		X							
	Especie 14	D	D			X	X									
	Especie 15	D	D			X										
	Especie 16	D	D											X		
	Especie 17	D	D					X	X						X	X
	Especie 18	D	D													
	Especie 19	D	D													
	Especie 20	D	D			X	X	X	X					X		
	Especie 21	D	D			X	X	X	X		X					
	Especie 22	D	D				X	X								
	Especie 23	D	D								X	X		X	X	
	Especie 24	D	D			X	X	X		X	X					
	Especie 25	D	D													
	Especie 26	D	M				X				X				X	
	Especie 27	D	D												X	
	Especie 28	D	M												X	
Especie 29	D	V			X											

FV = Forma de vida

H = Hierbas
 L = Lianas y Raíces
 B = Arbustos
 A = Árboles
 D = Desconocidos

LSMA = Selva madura de Lacanjá

BSMA = Selva madura de Bonampak-Betel

LDSM = Selva medianamente madura de Lacanjá

BSM = Selva medianamente madura de Bonampak-Betel

SD = Estrategia de dispersión

A = Semillas pequeñas
 M = Semillas grandes
 V = Semillas pequeñas
 D = Desconocidos

LMBC = Centro de M. Ipe en bosque de Lacanjá

BMC = Centro de M. Ipe en bosque de Bonampak-Betel

LMBB = Borde de M. Ipe en bosque de Lacanjá

BMBB = Borde de M. Ipe en bosque de Bonampak-Betel

LACA = Acahuatl de Lacanjá

BACA = Acahuatl de Bonampak-Betel

LMIL = M. Ipe en zona perturbada de Lacanjá

BML = M. Ipe en zona perturbada de Bonampak-Betel

LPAS = Pastizal de Lacanjá

BPAS = Pastizal de Bonampak-Betel

COMPOSITAE incluye las especies

*Croton mexicanum**Veronica patens**Eupatorium glaberrimifolium*

Compuesto 1

Compuesto 2

Compuesto 3

CUADRO 2

Especies exclusivas de la lluvia de semillas de cada una de las condiciones sucesionales y su aporte porcentual

SELVA MADURA	SELVA MEDIANAMENTE MADURA	ACAHUAL
<i>Arrabidaea verrucosa</i>	<i>Chamissoa altissima</i>	<i>Sauraula scabrada</i>
<i>Alchornea latifolia</i>	<i>Hippocratea celastroides</i>	<i>Clibadium arboreum</i>
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Lauraceae sp. 1	<i>Muntingia calabura</i>
<i>Rheedia edulis</i>	<i>Schyzolobium parahybium</i>	<i>Lonchocarpus</i> sp.
<i>Mascagnia rivularis</i>	<i>Hampea maxicana</i>	<i>Psychotria chiapensis</i>
<i>Trichilia montana</i>	<i>Guarea glabra</i>	Especie 16
<i>Manettia reclinata</i>	<i>Brosimum</i> sp. 1	Especie 19
<i>Guarea</i> sp.	Rublaceae sp. 1	Especie 27
Especie 6	Especie 5	
Especie 7	Especie 9	
Especie 14	Especie 10	
Especie 15	Especie 13	
Especie 29	Especie 22	
Aporte porcentual 2.0	Aporte porcentual 10.47	Aporte porcentual 14.66

MILPA PERTURBADA	PASTIZAL	MILPA EN BOSQUE CENTRO
<i>Dasmodium</i> spp	<i>Erectites hieracifolia</i>	<i>Solanum schlechtendallianum</i>
<i>Sida rhombifolia</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	
<i>Mollinedia butleriana</i>	<i>Paspalum virgatum</i>	
<i>Phytolacca rivinoides</i>		
Euphorbiaceae sp. 1		
Especie 1		
Especie 25		
Aporte porcentual 8.88	Aporte porcentual 75.51	Aporte porcentual 0.047

MILPA EN BOSQUE BORDE
Especie 3
Especie 18
Aporte porcentual 1.619

CUADRO 3

Variación mensual en la riqueza de especies y la abundancia de semillas en las diferentes condiciones sucesionales

MES	LSMA		BSMA		LSMM		BSMM		LMBC		BMBC		LMBB		BMBB		LACA		BACA		LMIL		BMIL		LPAS		BPAS	
	N° sp	sem/m ²	N° sp	sem/m ²	N° sp	sem/m ²	N° sp	sem/m ²	N° sp	sem/m ²	N° sp	sem/m ²	N° sp	sem/m ²	N° sp	sem/m ²	N° sp	sem/m ²	N° sp	sem/m ²	N° sp	sem/m ²	N° sp	sem/m ²	N° sp	sem/m ²	N° sp	sem/m ²
AGO	11	87	10	36	10	18	18	126	0	0	3	77	8	883	8	23	8	1700	8	388	8	103	1	0	7	438	4	48
OCT	7	2561	8	30	18	238	8	26	8	48	3	3	3	48	8	210	11	1002	10	488	11	886	8	38	8	814	3	18
NOV	12	301	9	31	10	1184	9	88	8	11	6	18	8	82	8	133	10	1651	14	790	11	318	10	188	10	882	8	18
FEB	23	788	17	285	24	873	14	317	6	148	8	101	10	181	9	310	13	2172	14	788	13	888	8	217	10	1188	8	83
ABR	27	1210	28	410	32	1102	27	877	7	313	13	1288	14	812	17	1233			22	1218	16	1333	17	482				
MAY	31	1482	30	573	34	1680	28	1042	11	477	14	847	12	418	12	388			22	1181	20	1323	14	184				
JUL	20	1783	18	432	23	1188	22	106	8	17	10	8483	13	57	13	83			18	488	14	2713	12	183				

LSMA = Hacia matorra de L'arranj

BSMA = Hacia matorra de B'arranj Total

LSMM = Hacia medanos matorra de L'arranj

BSMM = Hacia medanos matorra de B'arranj Total

LMBC = Borde de M'iqua en bosque de L'arranj

BMBC = Borde de M'iqua en bosque de B'arranj Total

LMBB = Borde de M'iqua en bosque de L'arranj

BMBB = Borde de M'iqua en bosque de B'arranj Total

LACA = Acualat de L'arranj

BACA = Acualat de B'arranj Total

LMIL = M'iqua en zona perturbada de L'arranj

BMIL = M'iqua en zona perturbada de B'arranj Total

LPAS = Pasatral de L'arranj

BPAS = Pasatral de B'arranj Total

CUADRO 4

Especies más abundantes en la lluvia de semillas de cada una de las condiciones sucesionales y su aporte porcentual

NOMBRE CIENTIFICO	LSMA	BSMA	LSMM	BSMM	LMBC	EMBC	LMBB	EMBB	LACA	BACA	LMIL	BMIL	LPAS	BPAS
<i>Brosimum alicastrum</i>								7.1						
<i>Cecropia spp</i>	49.4		39.13	9.9			1.6		32.9	7				
<i>Dialium guianense</i>		1.5		2.9										
<i>Ficus aurea</i>	14.9	11.6	1.66		12.9	51	38	23.4			2.4	2.4		
<i>Ficus insipida</i>	6.8	16.1	2.63	1.2						4.5				
<i>Ficus pimentata</i>	4.6	3.2	9.16	10.6		29.7								
<i>Heliconia spp</i>		23.3	5		8.4									
<i>Protium copul</i>								2.6						
<i>Stemmadonia donnell-smithii</i>		1.5												
<i>Terminalia amazona</i>				5.2										
<i>Chamaecrista sp</i>													6.7	
Especie 17											4.1			
Especie 9				2.6										
<i>Andropogon bicoloris</i>													8.2	
ARALIACEA Sp 1				1.4										
<i>Bidens sp</i>											10.9			
Compositae	12.8	31.2	32.14	50.6	64	15.3	47.9	32.4	11.5	16.6	28.6	59.3	8.2	
<i>Desmodium spp</i>												2.6		
<i>Euphorbia heterophylla</i>												15.5		7.6
EUPHORBIACEAE sp 2										2.2				
<i>Hyparrhenia rufa</i>													19.2	
<i>Iresine sp</i>							2.2	24			9			5.5
<i>Paspalum paniculatum</i>													59.4	
<i>Paspalum virgatum</i>														49.2
<i>Clematis hzenkeana</i>	6													
<i>Lycanthes sp</i>					7.9		2							
<i>Serjania goniocarpa</i>		1.8												
<i>Piper sp 1</i>									25.1	24.1	10.9	2.1		11.2
<i>Piper sp 2</i>									22.7	25.7	29.01	2.9		16.6
<i>Psychotria pubescens</i>										10.8				
<i>Rinorea spp</i>			1.77					2.6						
PORCENTAJE ACUMULADO	94.5	90.2	91.7	90.4	93.2	96.0	91.7	92.1	92.2	90.9	94.9	91.5	95.0	90.1

LSMA = Sitio sucesional en Llanura
 BSMA = Sitio sucesional de Bosque húmedo
 LSMM = Sitio mediano sucesional de Llanura
 BSMM = Sitio mediano sucesional de Bosque húmedo

LMBC = Cauce en sitio en bosque de Llanura
 EMBC = Cauce en sitio en bosque de Bosque húmedo
 LMBB = Sitio de Mipca en bosque de Llanura
 EMBB = Sitio de Mipca en bosque de Bosque húmedo

LACA = Arbolal de Llanura
 BACA = Arbolal de Bosque húmedo
 LMIL = Mipca en zona perturbada de Llanura
 BMIL = Mipca en zona perturbada de Bosque húmedo

LPAS = Pastizal de Llanura
 BPAS = Pastizal de Bosque húmedo

COEQUINIAE incluye las especies
Chromolaena
Vernonia patens
Eupatorium patens

Compositae 1
 Compositae 2
 Compositae 3

Matriz de similitud porcentual (Motyka, et al) de la lluvia de semillas entre las condiciones sucesionales

	LSMA	BSMA	LSMN	BSMM	LMBC	BMBC	LMBB	BMBB	LACA	BACA	LMIL	BMIL	LPAS	BPAS
LSMA	100													
BSMA	25	100												
LSMN	60	25	100											
BSMM	32	40	49	100										
LMBC	18	55	26	41	100									
BMBC	32	16	28	31	18	100								
LMBB	41	40	36	55	51	42	100							
BMBB	27	33	25	38	52	26	59	100						
LACA	21	13	18	20	29	33	31	31	100					
BACA	24	25	28	32	22	14	25	22	46	100				
LMIL	17	15	32	31	18	18	28	29	33	51	100			
BMIL	23	34	30	52	53	22	51	43	37	30	28	100		
LPAS	14	13	10	12	21	30	21	20	26	28	35	45	100	
BPAS	12	11	7	10	23	27	18	22	36	25	37	38	72	100

LSMA = Selva madura de Lacanjá

BSMA = Selva madura de Bonampak-Betel

LSMN = Selva medianamente madura de Lacanjá

BSMM = Selva medianamente madura de Bonampak-Betel

LMBC = Centro de Milpa en bosque de Lacanjá

BMBC = Centro de Milpa en bosque de Bonampak-Betel

LMBB = Borde de Milpa en bosque de Lacanjá

BMBB = Borde de Milpa en bosque de Bonampak-Betel

LACA = Acahual de Lacanjá

BACA = Acahual de Bonampak-Betel

LMIL = Milpa en zona perturbada de Lacanjá

BMIL = Milpa en zona perturbada de Bonampak-Betel

LPAS = Pastizal de Lacanjá

BPAS = Pastizal de Bonampak-Betel

CUADRO 6

Especies presentes en los cuadros de observación permanente en las condiciones sucesionales arboladas

NUM.	FAMILIA	NOMBRE CIENTIFICO	FV	LSMA	BSMA	LSMM	BSMM	LACA	BACA
1	RUBIACEAE	<i>Psychotria mombachensis</i>	5	X		X			X
2						X			
3	ARACEAE 1	<i>Syngonium sp.</i>	3	X	X	X	X	X	X
4	PALMAE	<i>Chamaedorea spp.</i>	8	X	X	X	X	X	X
5			6	X	X	X	X	X	
6						X			
7	ACANTHACEAE	<i>Pseuderanthemum verapazense</i>	2	X	X	X	X	X	X
8	COMBRETACEAE		3	X	X	X	X		
9	ARACEAE 2		3	X	X	X	X		
11				X	X	X	X		
12	MORACEAE		6	X	X	X	X		
13	ARACEAE 3		3	X	X	X	X		
15				X		X			
16	CONNARACEAE	<i>Connarus lentiginosus</i>	5	X		X			
18	MORACEAE	<i>Poulsenia armata</i>	7	X	X	X			
19	SAPINDACEAE 1		3	X	X	X	X	X	X
20	POLYPODIACEAE	<i>Ctenitis excelsa</i>	4	X		X			
22	ARACEAE 4		3	X	X	X	X	X	
24	LEGUMINOSAE 1		6	X	X	X			X
27	MUSACEAE	<i>Heliconia sp. 1</i>	2		X	X	X	X	
30	DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea sp.</i>	3		X	X	X	X	
31			3	X	X	X	X	X	
32	ULMACEAE	<i>Ampelocera hotteii</i>	7		X	X	X		
34				X	X	X			
35	SAPINDACEAE 2	<i>Paullinia costata</i>	3	X	X	X	X		
36				X		X	X		
37							X		
38					X	X	X		
39	PIPERACEAE	<i>Piper glabrescens</i>	5		X			X	
41			2	X	X	X	X		
42				X	X	X		X	
43	PIPERACEAE	<i>Piper psilorhachis</i>	5	X	X	X	X	X	X
45	RUBIACEAE	<i>Psychotria limonensis</i>	5			X	X		
46				X	X	X	X		X
49	RUBIACEAE 3		5		X				
51			5					X	
52	MALVACEAE	<i>Hampea mexicana</i>	6	X	X	X	X		
54	GUTTIFERAE	<i>Rhedia intramedia</i>	6		X	X			
55	BURSERACEAE	<i>Protium copal</i>	6	X			X		
56	POLYPODIACEAE	<i>Pteris altissima</i>	4		X	X			

FV = Forma de vida:

- 1 = Hierbas anuales
- 2 = Hierbas perennes
- 3 = Lianas y bejucos
- 4 = Helechos
- 5 = Arbustos
- 6 = Arboles bajos
- 7 = Arboles del dosel
- 8 = Palmas

LSMA = Selva madura de Lacanjá

BSMA = Selva madura de Bonampak-Betel

LSMM = Selva medianamente madura de Lacanjá

BSMM = Selva medianamente madura de Bonampak-Betel

LACA = Acahual de Lacanjá

BACA = Acahual de Bonampak-Betel

X = Especies exclusivas

Especies presentes en los cuadros de observación permanente en las condiciones sucesionales arboladas

NUM.	FAMILIA	NOMBRE CIENTIFICO	FV	LSMA	BSMA	LSMM	BSMM	LACA	BACA
59			3	X		X	X		
60			8	X			X		
61						X			
62	GRAMINEAE	<i>Pharus parvifolius</i>	2		X		X		
64	MUSACEAE	<i>Heliconia aurantiaca</i>	2		X	X			
65	PIPERACEAE	<i>Piper grandilobum</i>	5		X	X			
66							X		
67				X	X	X	X	X	X
68				X	X	X	X		X
69	PIPERACEAE	<i>Piper uspantanense</i>	5		X			X	X
70				X					
71	PALMAE	<i>Chamaedorea ernesti-augustii</i>	8	X	X	X	X		
72	MONIMIACEAE	<i>Mollinedia sp.</i>	5	X					
73	LAURACEAE		8	X	X	X		X	
76	PALMAE	<i>Bactris trichophylla</i>	8	X			X		
77	ARALIACEAE	<i>Dendropanax arboreus</i>	7	X	X	X	X	X	X
78	MORACEAE	<i>Trophis racemosa</i>	6		X	X			
79	MORACEAE	<i>Brosimum alcastrum</i>	7	X	X	X	X	X	
80	MELIACEAE	<i>Guarea sp.</i>	8	X	X	X	X	X	
81	LEGUMINOSAE	<i>Inga sp.</i>	6		X	X			
83	EUPHORBIACEAE	<i>Aichomea latifolia</i>	6				X		
84	MELASTOMATACEAE	<i>Miconia impatiolaris</i>	5		X				X
85	ANNONACEAE	<i>Cymbopetalum penduliflorum</i>	6	X	X	X	X		
86				X					X
88	MORACEAE	<i>Pseudolmedia sp. 2</i>	6	X	X	X	X		
90			2					X	
91	PALMAE	<i>Chamaedorea oblongata</i>	8			X	X		
92				X				X	
94	VIOLACEAE		5	X					
95					X				X
96	COMMELINACEAE	<i>Campelia zannonia</i>	2	X	X		X		
97				X	X	X	X		X
101	MORACEAE	<i>Pseudolmedia sp. 3</i>	6				X		
102	PALMAE	<i>Chamaedorea elegans</i>	6		X	X	X		
104				X	X		X		
106	VIOLACEAE	<i>Rinorea guatemalensis</i>	5	X	X	X	X		X
108				X		X	X		
109	GUTTIFERAE	<i>Calophyllum brasiliense</i>	7	X	X				X
110	BOMBACACEAE	<i>Quararibea yunckeri</i>	5	X	X		X		
113	ANACARDIACEAE	<i>Spondias mombin</i>	7		X		X	X	

FV = Forma de vida:

- 1 = Hierbas anuales
- 2 = Hierbas perennes
- 3 = Lianas y bejucos
- 4 = Heléchos
- 5 = Arbustos
- 6 = Árboles bajos
- 7 = Árboles del dosel
- 8 = Palmas

LSMA = Selva madura de Lacanjá
 BSMA = Selva madura de Bonampak-Betel
 LSMM = Selva medianamente madura de Lacanjá
 BSMM = Selva medianamente madura de Bonampak-Betel
 LACA = Acahual de Lacanjá
 BACA = Acahual de Bonampak-Betel
 X = Especies exclusivas

Especies presentes en los cuadros de observación permanente en las condiciones sucesionales arboladas

NUM.	FAMILIA	NOMBRE CIENTIFICO	FV	LSMA	BSMA	LSMM	BSMM	LACA	BACA
116	SAPINDACEAE	<i>Cupania dentata</i>	6	X	X	X	X	X	
117	LEGUMINOSAE	<i>Bauhinia rubroluruziana</i>	5		X		X		X
118	RUBIACEAE	<i>Psychotria chlapiensis</i>	6	X	X	X		X	X
119							X		
120						X			
121	SAPOTACEAE	<i>Pouteria durlandii</i>	6		X				
122	GRAMINEAE 2		2					X	
123							X		
127							X		
128	GRAMINEAE 3		2		X		X	X	X
129	VIOLACEAE		5	X	X		X		
130	RUBIACEAE 6		5		X				
131					X		X		
132			3		X		X		
134					X				
137							X		
138	LEGUMINOSAE	<i>Acacia sp.</i>	6		X		X		
141	PALMAE	<i>Sabal sp. 1</i>	8	X	X		X		
143	LEGUMINOSAE	<i>Desmodium sp.</i>	2					X	
146	LEGUMINOSAE	<i>Erythrina sp.</i>	5		X				
147					X		X	X	
149			5					X	
151	SAPOTACEAE	<i>Pouteria sp.</i>	6				X		
152	MELIACEAE	<i>Guarea glabra</i>	6					X	
153	PIPERACEAE	<i>Piperaeruginosibaccuam</i>	5			X		X	
154	RUBIACEAE	<i>Rudaea cornifolia</i>	5		X		X		
156	RUBIACEAE	<i>Psychotria marginata</i>	5		X		X		
157	RUBIACEAE 8				X		X		
159					X				
161	LEGUMINOSAE	<i>Dialium guianense</i>	7		X		X		
163			5		X	X			
164	MORACEAE	<i>Coccoloba peltata</i>	6				X		
168	PALMAE	<i>Sabal sp. 2</i>	8				X		
172	POLYPODIACEAE	<i>Adiantum pulverulentum</i>	4		X				
173	ZINGIBERACEAE	<i>Costus sp. 1</i>	2		X	X	X	X	X
174				X	X	X			
175	RUBIACEAE	<i>Psychotria pleuropoda</i>	5				X		
178	GRAMINEAE	<i>Olyra latifolia</i>	2				X		
179					X		X	X	X
180					X		X		

FV = Forma de vida:

- 1 = Hierbas anuales
- 2 = Hierbas perennes
- 3 = Lianas y bejucos
- 4 = Heléchos
- 5 = Arbustos
- 6 = Arboles bajos
- 7 = Arboles del dosel
- 8 = Palmas

LSMA = Selva madura de Lacanja

BSMA = Selva madura de Bonampak-Betel

LSMM = Selva medianamente madura de Lacanja

BSMM = Selva medianamente madura de Bonampak-Ba

LACA = Acahual de Lacanja

BACA = Acahual de Bonampak-Betel

X = Especies exclusivas

CUADRO 6

Especies presentes en los cuadros de observación permanente en las condiciones sucesionales arboladas

NUM.	FAMILIA	NOMBRE CIENTIFICO	FV	LSMA	BSMA	LSMM	BSMM	LACA	BACA
181	MALPIGHIACEAE	<i>Bunchosia lanceolata</i>	5			X		X	X
183	OCHNACEAE	<i>Ouratea lucens</i>	5					X	X
185					X		X		
187	MYRSINACEAE	<i>Ardisia nigrescens</i>	5				X		X
188	MUSACEAE		2					X	X
192				X		X			
194					X		X		X
195	RUBIACEAE	<i>Psychotria sp.</i>	5			X		X	
197			2					X	X
198	RUBIACEAE 10		5	X		X		X	X
199							X	X	X
202								X	X
204				X	X	X			
206	RUBIACEAE	<i>Psychotria pubescens</i>	5					X	X
207	LEGUMINOSAE					X			
208				X					
209					X				
213						X			
215					X		X		
216	FLACOURTIACEAE	<i>Casearia corymbosa</i>	5			X	X		
218	PIPERACEAE	<i>Piper aduncum</i>	5						X
223				X		X			
229	COMMELINACEAE 1		2						X
230	LEGUMINOSAE 2							X	
231	COMPOSITAE	<i>Pseudelephantopus spicatus</i>	2					X	X
232							X		
233	GRAMINEAE		2					X	X
236					X	X			
237	MYRSINACEAE	<i>Auricularia nigropunctata</i>	5				X		
240	MORACEAE		6					X	
243								X	
246	RUTACEAE	<i>Citrus limmon</i>	5					X	
247	AMARANTHACEAE	<i>Iresine spp.</i>	1					X	X
249	COMPOSITAE	<i>Eupatorium macrophyllum</i>	1				X	X	X
250	GRAMINEAE 7		2		X				X
252	VERBENACEAE	<i>Lantana hispida</i>	2						X
253	COMPOSITAE	<i>Neurolaena lobata</i>	1					X	X
255	COMPOSITAE	<i>Baccharis trinervis</i>	5					X	
256	PIPERACEAE	<i>Piper aurtum</i>	5						X
257	LEGUMINOSAE	<i>Lonchocarpus sp.</i>	6					X	

FV = Forma de vida:
 1 = Hierbas anuales
 2 = Hierbas perennes
 3 = Lianas y bejucos
 4 = Helechos
 5 = Arbustos
 6 = Arboles bajos
 7 = Arboles del dosel
 8 = Palmas

LSMA = Selva madura de Lacanjá
 BSMA = Selva madura de Bonampak-Betel
 LSMM = Selva medianamente madura de Lacanjá
 BSMM = Selva medianamente madura de Bonampak-Be
 LACA = Acahual de Lacanjá
 BACA = Acahual de Bonampak-Betel
 = Especies exclusivas

CUADRO 6

Especies presentes en los cuadrados de observación permanente en las condiciones sucesionales arboladas

NUM.	FAMILIA	NOMBRE CIENTIFICO	FV	LSMA	BSMA	LSMM	BSMM	LACA	BACA
259	BURSERACEAE	<i>Bursera simaruba</i>	7					X	
262	POLYPODIACEAE	<i>Pteridium aquilinum</i>	4					X	
263	COMPOSITAE	<i>Cibadium arboreum</i>	2					X	X
268	CYPERACEAE	<i>Scleria pterota</i>	2						X
271	CARICACEAE	<i>Carica cauliflora</i>	2					X	
273	SOLANACEAE	<i>Lycianthes synanthera</i>	2						X
275	RUBIACEAE	<i>Hoffmania riparia</i>	5					X	
278	LEGUMINOSAE	<i>Desmodium axillare</i>	2					X	
280								X	
283	MORACEAE			X		X			
285				X	X				
286				X					
287								X	
288	RUBIACEAE 14		5						X
289								X	
290								X	
291								X	X
293	ARACEAE		3						X
294				X		X			
295						X			
296	POLYPODIACEAE		4			X			
297				X					X
298				X		X			
299	POLYPODIACEAE		4	X					
300	POLYPODIACEAE		4				X		
301	EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha diversifolia</i>	5				X	X	X
303									X
304	CYPERACEAE	<i>Rhynchospora radicans</i>	2						X
305							X		X
306				X					X
307	RUBIACEAE	<i>Borreria laevis</i>	2						X
308	LEGUMINOSAE	<i>Mimosa ervendbergii</i>	5						X
310									X
314	COMMELINACEAE 2		2		X		X		X
315					X				X
317					X		X		
319									X
320									X
321									X
323					X		X	X	

FV = Forma de vida:

- 1 = Hierbas anuales
- 2 = Hierbas perennes
- 3 = Lianas y bejuocos
- 4 = Helechos
- 5 = Arbustos
- 6 = Árboles bajos
- 7 = Árboles del dosel
- 8 = Palmas

LSMA = Selva madura de Lacanjá

BSMA = Selva madura de Bonampak-Betel

LSMM = Selva medianamente madura de Lacanjá

BSMM = Selva medianamente madura de Bonampak-Betel

LACA = Acahual de Lacanjá

BACA = Acahual de Bonampak-Betel

X = Especies exclusivas

CUADRO 6

Especies presentes en los cuadrados de observación permanente en las condiciones sucesionales arboladas

NUM.	FAMILIA	NOMBRE CIENTIFICO	FV	LSMA	BSMA	LSMM	BSMM	LACA	BACA
329	GRAMINEAE	<i>Streptochaeta spicata</i>	2		X		X		
331							X		
332					X				
333	RUBIACEAE	<i>Psychotria sp.</i>	5		X				
335	ORCHIDACEAE		2		X				
336	POLYPODIACEAE	<i>Pteris pungens</i>	4		X				
339	MORACEAE	<i>Ficus sp.</i>	6		X				
340	LILIACEAE	<i>Neomarica gracilis</i>	2		X				
341					X				
342					X				
343					X				
345					X				
346	PASSIFLORACEAE		3						X
347								X	
349	ARACEAE		3			X		X	
350					X		X	X	X
351				X				X	
352								X	X
353				X				X	
355						X			
356				X					
357				X					
358				X			X		
359							X		
360							X		
361							X		
364							X		
365	RUBIACEAE 17		5				X		
366							X		
367	ARACEAE		3				X		
368					X		X		
369	RUBIACEAE 18		5		X				
372	URTICACEAE	<i>Urera sp.</i>	2						X
377									X
392				X					
394									X
396	POLYPODACEAE		4						X
398	COMPOSITAE						X		

FV = Forma de vida:

- 1 = Hierbas anuales
- 2 = Hierbas perennes
- 3 = Lianas y bejucos
- 4 = Helechos
- 5 = Arbustos
- 6 = Arboles bajos
- 7 = Arboles del dosel
- 8 = Palmas

LSMA = Selva madura de Lacanjá

BSMA = Selva madura de Bonampak-Betel

LSMM = Selva medianamente madura de Lacanjá

BSMM = Selva medianamente madura de Bonampak-Betel

LACA = Acahual de Lacanjá

BACA = Acahual de Bonampak-Betel

... = Especies exclusivas

CUADRO 8

Especies más abundantes en los cuadrados de observación permanente de las comunidades sucesionales arboladas y su aporte porcentual

SELVA MADURA DE LACANJA

EVALUACION 1		EVALUACION 2		EVALUACION 3	
ESP	%	ESP	%	ESP	%
105	11.4	105	14.2	105	19.3
4	11.4	7	13.3	4	17.6
31	9.6	4	11.7	7	8.8
7	8.2	31	9.6	31	7.1
19	7.76	19	5.4		
20	5				
53.36		54.2		52.8	

SELVA MADURA DE BONAMPAK-BETEL

EVALUACION 1		EVALUACION 2		EVALUACION 3	
ESP	%	ESP	%	ESP	%
163	12.6	4	13.4	79	38.3
4	11	163	7.67	4	6.2
32	7.1	179	6.9	179	6.2
79	5.8	32	5		
128	4.5	128	5		
19	4.5	8	3.4		
105	4.2	97	3.1		
35	3.9	79	3.1		
		80	2.9		
53.6		50.47		50.7	

SELVA MEDIANAMENTE MADURA DE LACANJA

EVALUACION 1		EVALUACION 2		EVALUACION 3	
ESP	%	ESP	%	ESP	%
31	17.4	4	17.7	4	18.4
4	16.3	31	15.26	7	15.9
7	10.7	7	10.44	31	15.2
19	10	19	10	10	6.8
54.4		53.4		56.3	

SELVA MED. MADURA DE BONAMPAK-BETEL

EVALUACION 1		EVALUACION 2		EVALUACION 3	
ESP	%	ESP	%	ESP	%
32	10.4	4	10.8	79	23
79	9.4	105	8	105	11
105	9.4	7	7.3	4	6.8
19	6.9	32	7.3	32	5.6
4	6.9	79	6.8	19	4.9
35	4.7	19	6		
161	4.4	117	3.5		
52.1		50.7		51.3	

ACAÑUAL DE LACANJA

EVALUACION 1		EVALUACION 2		EVALUACION 3	
ESP	%	ESP	%	ESP	%
247	31.8	39	19.4	247	21
77	9.5	247	17	39	16.5
39	6.9	77	9.1	290	8.6
27	5.1	197	5.4	202	8.6
53.3		50.9		54.7	

ACAÑUAL DE BONAMPAK-BETEL

EVALUACION 1		EVALUACION 2		EVALUACION 3	
ESP	%	ESP	%	ESP	%
247	17	247	19.4	247	27.9
301	10.6	68	10	352	10.4
206	6.5	301	9.4	301	10.4
250	8.5	206	7	197	5.8
63	7	233	4.7		
51.6		50.5		54.5	

4 = *Chamaedorea* spp.

7 = *Pseudoranthemum verapazense*

19 = *Sapindaceae*

31 = *Desconocida*

32 = *Quararibea* sp.

39 = *Piper glabrescens*

68 = *Desconocida*

77 = *Dendropanax arboreus*

79 = *Brosimum alcastrum*

105 = *Rinorea guatemalensis*

163 = *Desconocida*

206 = *Psychotria pubescens*

247 = *Iresine* spp.

301 = *Acalypha diversifolia*

ESP = Número de especie

Establecimiento, sobrevivencia y mortalidad de individuos de < 50 cm de altura en las condiciones sucesionales arboladas

CUADRO 9

	APARICIÓN (PLANTULAS/m ²)				SOBREVIVENCIA %		
	TRATAMIENTO 2		TRATAMIENTO 1		TRATAMIENTO 1		
	Eval 1-2	Eval 2-3	Eval 1-2	Eval 2-3	Eval 1-2	Eval 2-3	Eval 1-3
LSMA	6.3	2	9.2	4.9	51	32	39
BSMA	7.7	16	13	24	41	48	34
LSMM	5.5	2.8	8.2	5.2	53	22	41
BSMM	10	18	13	15	40	30	44
LACA	3.3	4.4	6.8	11	46	46	38
BACA	6.9	6.9	6.5	10	54	58	24

Cuadro 10
Análisis de Kruskal-Wallis para las variables indicadas en los cuadrados de observación permanente

Número de especies

Cond. sucesionales			Repeticiones			Tratamientos		
P	H	N	P	H	N	P	H	N
0.07	5.4	12	0.1	2.6	12	0.3	0.9	12

Número de plántulas/m²

Cond. sucesionales			Repeticiones			Tratamientos		
P	H	N	P	H	N	P	H	N
0.02	8	12	0.6	0.2	12	0.2	2.1	12

Aparición

Cond. sucesionales			Repeticiones			Tratamientos		
P	H	N	P	H	N	P	H	N
0.2	2.1	12	0.07	3.1	12	0.2	0.9	12
0.9	0.1	12	0.01	6.6	12	0.3	2.9	12

1a. evaluación
2da. evaluación

Matriz de similitud porcentual (Sørensen) entre la composición florística de las condiciones sucesionales arboladas

Cuadro 11

	LSMA	BSMA	LSMM	BSMM	LACA	BACA
LSMA	100					
BSMA	48	100				
LSMM	64	54	100			
BSMM	45	60	45	100		
LACA	27	31	31	29	100	
BACA	28	30	22	27	41	100

LSMA = Selva madura de Lacanja

BSMA = Selva madura de Bonempok

LSMM = Selva medianamente madura de Lacanja

BSMM = Selva medianamente madura de Bonempok

LACA = Acahual de Lacanja

BACA = Acahual de Bonempok-Batai

Eval = Resultados entre las evaluaciones mencionadas

Fig. 1

Mapa de localización

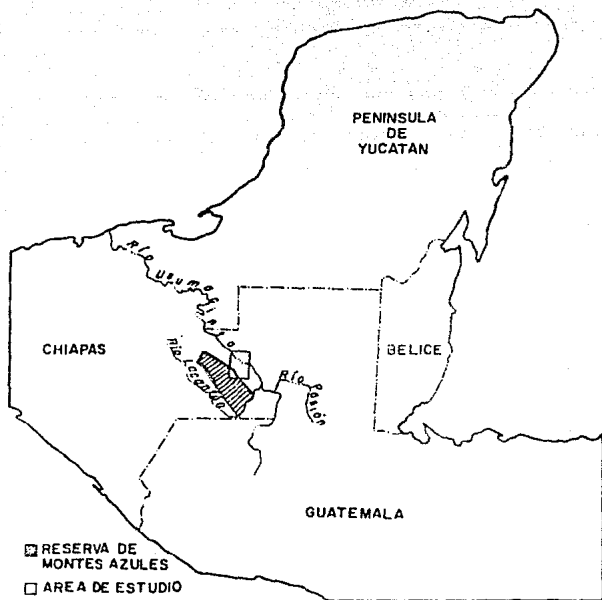


Fig. 2

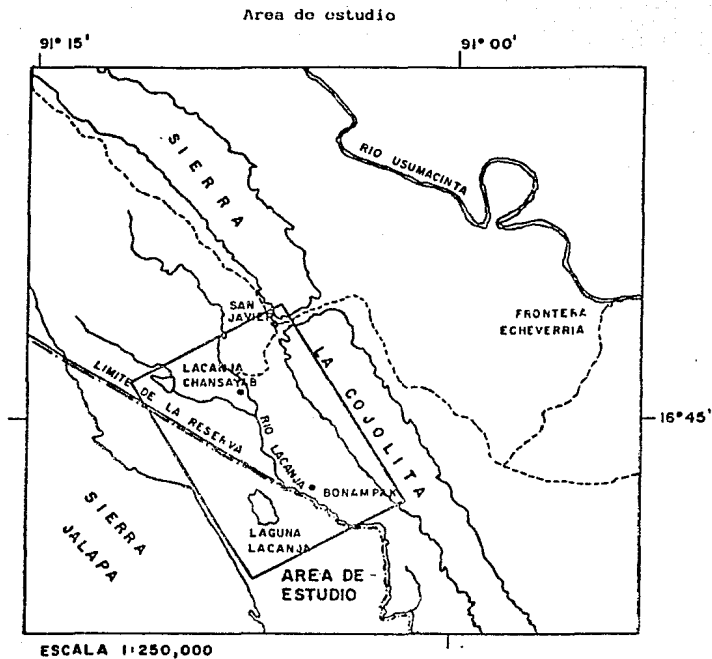


FIGURA 3

**Riqueza de especies en la lluvia de
sem. de las com. sucesionales estudiadas**

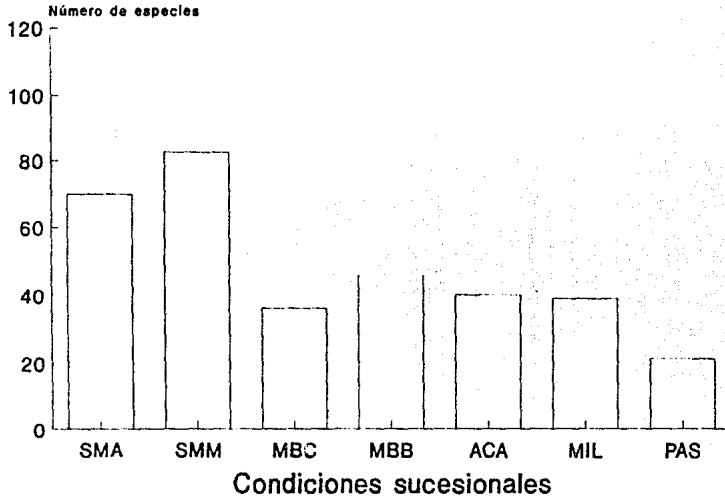


FIGURA 4

Variación anual en la abundancia de propágulos entre cond. sucesionales

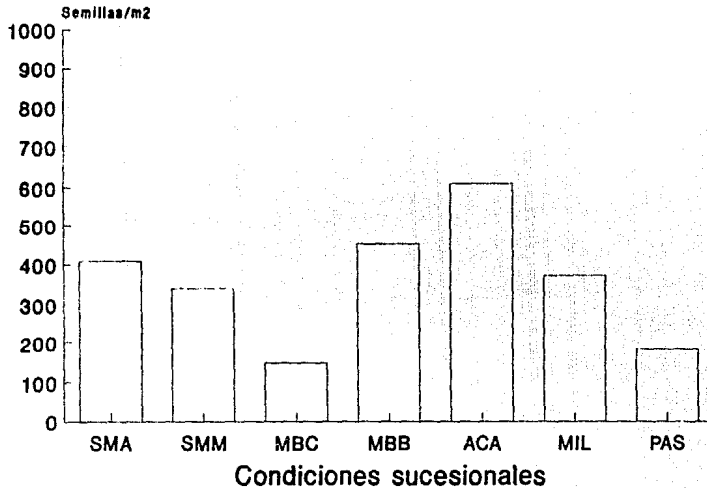


FIGURA 5
Abundancia de las semillas de árboles en las diferentes condiciones sucesionales

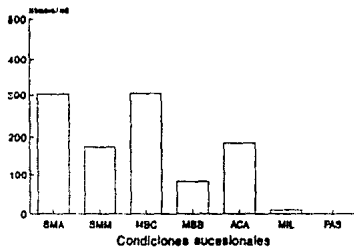


FIGURA 6
Abundancia de las semillas de lianas en las diferentes condiciones sucesionales

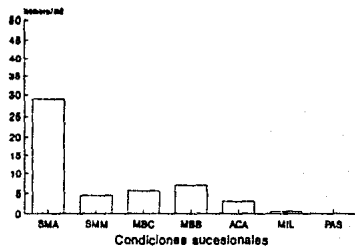


FIGURA 7
Abundancia de las semillas de arbustos en las diferentes cond. sucesionales

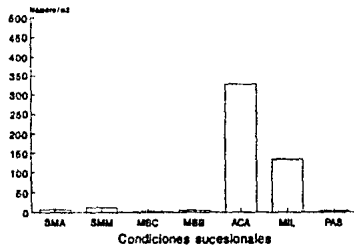


FIGURA 8
Abundancia de las semillas de hierbas en las diferentes condiciones sucesionales

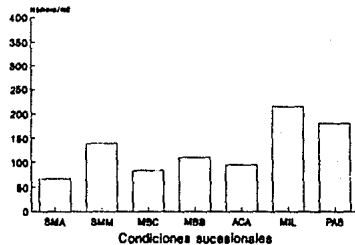


FIGURA 9

Variación anual de la lluvia de semillas por forma de vida en las cond. suces.

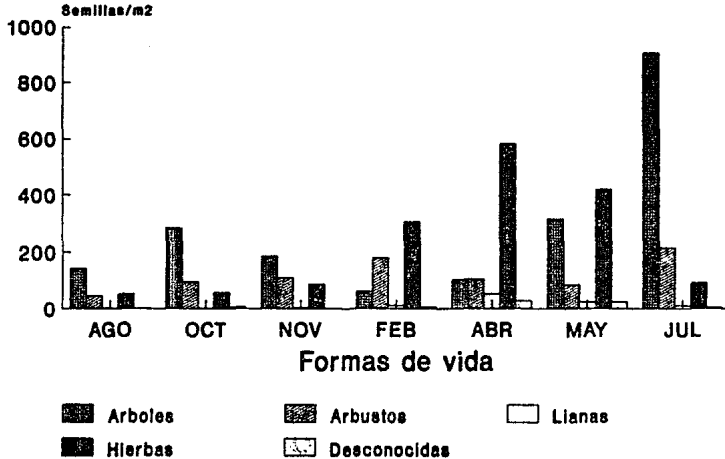


FIGURA 10
Abundancia de las semillas de menos de 2 mm. y/o stadas en las dif. cond. suces.

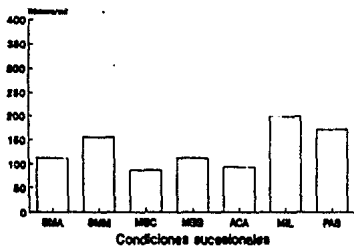


FIGURA 11
Abund. de sem. de 2-5mm y/o incluidas en frutos carnosos en las dif. cond. suces.

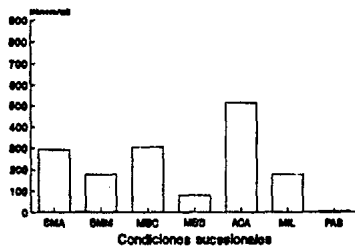


FIGURA 12
Abundancia de las semillas mayores a 5 mm. en las diferentes cond. sucesionales

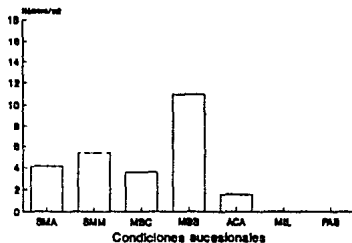


FIGURA 13
Variación anual de la abundancia de las sem. con los dif. tamaños propuestos

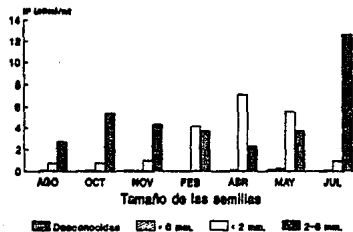


FIGURA 14
Variación anual de la abundancia de propágulos entre evaluaciones

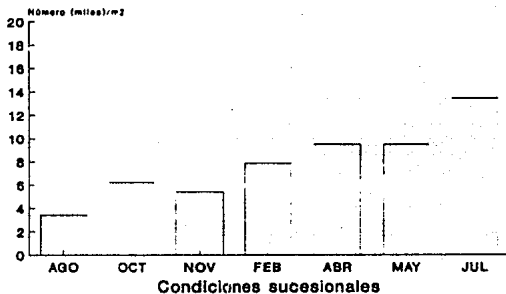
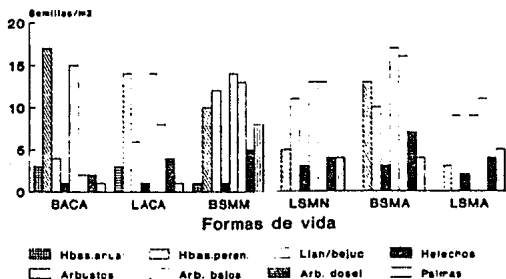


FIGURA 15
Variación anual de especies en los COP por forma de vida en las com. arboladas



COP-Cuadrados de Observación Permanente