

00376

3
25



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**CAÍDA DE ÁRBOLES, AMBIENTE LUMÍNICO Y
DIVERSIDAD DE ESPECIES ARBÓREAS EN UNA
SELVA TROPICAL HÚMEDA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS
(ECOLOGÍA Y CIENCIAS AMBIENTALES)**

P R E S E N T A:

FERNANDO CARRILLO ARREOLA

DIRECTOR: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS



273453

MÉXICO. D. F.

Noviembre de 1999

1999

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN.**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Un camino se cierra ante el horizonte,
Surgen nuevas dudas, profundas interrogantes

¿a dónde vamos?

¿de dónde venimos?

Transitamos por los mismos caminos

Tropezamos con la misma piedra

Andamos a ciegas buscando el rumbo

Caminamos siempre y nunca avanzamos

¿Cuál es la meta?

¿Cuándo dimos inicio?

¿Cuántas veces más habremos de caer?

La vida es un círculo interminable

Que inicia con el nacimiento

Y siempre culmina con la muerte

¿Quién habrá unido situaciones tan dispares?

AGRADECIMIENTOS

Quizá la mayor enseñanza de la realización de una tesis como esta sea la certeza de que se trata de un trabajo conjunto, de equipo, a lo largo del cual distintas personas colaboran decisivamente para lograr llevarla a buen término. Luego entonces, debo agradecer al Dr. Miguel Martínez Ramos la oportunidad de permitirme formar parte de su equipo de trabajo, así como sus comentarios respecto al presente estudio, además de las pláticas que tuvimos en el laboratorio y en el campo mismo.

Gracias a los hermanos Sinaca, Praxedis, Miguel y muy especialmente Santiago, pude concluir el trabajo de campo; de la misma manera el apoyo recibido por los alumnos del Dr. Martínez Ramos, citados por riguroso orden alfabético Aida, Alejandra, Ángeles, Bonifacio, Cesar, Horacio, Jorge, Lumali, Mario, Martha, Miriam y Tere fue invaluable.

En el ámbito académico agradezco la revisión y las aportaciones del Comité Tutoral Dr. Alfonso Valiente, Dra. Alma Orozco, Dra. Christina Siebe, Dr. Emmanuel Rincón, Dr. Jorge Meave, Dr. Lauro López, y Dr. Miguel Martínez. Debo resaltar las contribuciones del Dr. Meave, su paciente y minuciosa revisión, sus múltiples observaciones y comentarios, los cuales enriquecieron sustancialmente los logros de este trabajo.

Así mismo, externo mi profundo agradecimiento al Dr. Miguel Franco, y de manera particular al Biol. Ruben Pérez, por permitirme el acceso a su laboratorio y a su equipo de cómputo. Al Dr. Rodolfo Dirzo y al Dr. Cesar Carrillo por las facilidades y el acceso a sus programas de digitalización de imágenes. Referente a instalaciones, hago extensivo el agradecimiento al personal de la Estación de Biología Tropical Chajul, por las atenciones y la ayuda hacia mi persona. Al Lic. Guillermo Ortega por su amistad y tolerancia.

Finalmente a R. R. C. C. por su paciencia, su ayuda y preocupación para conmigo, así como por el afecto que es sumamente correspondido. A mis hijas que sin saberlo apoyan constantemente en la consecución de mis logros, a mi familia.

La realización de esta tesis fue financiada por la Dirección General de Apoyo al Personal Académico (UNAM), Proyecto DGAPA IN 209993

ÍNDICE GENERAL

	PÁGINA
Índice	I
Índice de Cuadros	V
Índice de Figuras	VI
Resumen general	VIII
Capítulo I	1
Capítulo II	17
Capítulo III	39
Capítulo IV	65
Capítulo V	83
Referencias	89
Anexos	99

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

	PÁGINA
INTRODUCCIÓN	3
Regeneración de avanzada	3
Heterogeneidad del ambiente lumínico en el sotobosque	5
Los disturbios naturales	7
Teorías sobre el mantenimiento de la diversidad	8
OBJETIVOS	10
ÁREA DE ESTUDIO	11

CAPÍTULO II

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD ARBÓREA A NIVEL PLÁNTULA, JUVENIL, BRINZAL Y ADULTO EN DOS HÁBITATS DE CHAJUL, SELVA LACANDONA (CHIAPAS), MÉXICO.

	PÁGINA
RESUMEN	19
INTRODUCCIÓN	21
MATERIAL Y MÉTODO	
Sistema de Estudio	21
Registro de datos	22
Análisis de datos	23
RESULTADOS	
Composición florística	24
Estructura regenerativa de la comunidad	26
Abundancia, riqueza y diversidad de especies arbóreas	27
DISCUSIÓN	
Composición florística	28
Estructura	29
Abundancia, riqueza y diversidad de especies arbóreas	30
Mantenimiento de la diversidad	32
CONCLUSIONES	33

CAPÍTULO III**CARACTERIZACIÓN DEL AMBIENTE LUMÍNICO Y SU RELACIÓN CON EL RÉGIMEN DE
DISTURBIO EN DOS HÁBITATS DE CHAJUL, SELVA LACANDONA (CHIAPAS), MÉXICO.**

	PÁGINA
RESUMEN	41
INTRODUCCIÓN	43
MATERIAL Y MÉTODO	
Sistema de estudio	44
Régimen de luz	45
Régimen de disturbio	45
Análisis de datos	46
RESULTADOS	
Régimen de luz	46
Régimen de disturbio	48
Relación luz- régimen de disturbio	51
DISCUSIÓN	
Régimen de disturbio	51
Régimen de luz	53
Relación luz - disturbio	56
CONCLUSIONES	57

CAPÍTULO IV**INFLUENCIA DE LA HETEROGENEIDAD DEL AMBIENTE LUMÍNICO Y DEL RÉGIMEN DE
DISTURBIO SOBRE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES ARBÓREAS A NIVEL PLÁNTULA, JUVENIL Y
BRINZAL, EN DOS HÁBITATS DE CHAJUL, SELVA LACANDONA (CHIAPAS), MÉXICO.**

	PÁGINA
RESUMEN	67
INTRODUCCIÓN	68
MATERIAL Y MÉTODO	
Área de estudio	69
Diversidad	69
Heterogeneidad del recurso lumínico	70
Régimen de disturbio	70
Relación diversidad - CVD, diversidad - disturbio	70
RESULTADOS	
Diversidad de especies	71
Luz	72
Disturbio	72
Análisis multivariados	73
DISCUSIÓN	
Diversidad de plántulas	75
Diversidad de juveniles y brinzales	76
Análisis multivariados	77
CONCLUSIONES	78

CAPÍTULO V**CONCLUSIONES GENERALES****CONCLUSIONES****PÁGINA**

93

ÍNDICE DE CUADROS

CAPÍTULO I

CUADRO	TÍTULO	PÁGINA
1	Características edáficas registradas en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	14

CAPÍTULO II

CUADRO	TÍTULO	PÁGINA
2.1	Semejanza florística (Índice de Sørensen) entre los estadios del ciclo de vida de dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	24
2.2	Frecuencia de especies categorizadas por su estado sucesional y su presencia en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	25
2.3	Frecuencia de especies categorizadas por la posición que guardan en el dosel dentro de dos hábitats de la región de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	25
2.4	Área basal (m^2/ha) total y por estadio del ciclo de vida en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	27
2.5	Síntesis cuantitativa de las especies arbóreas en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. Densidad (número de individuos m^{-2}), riqueza (número de especies registradas $0.5ha^{-1}$), densidad de especies (número de especies m^{-2}), diversidad (Shannon = H') y equitabilidad (J') de especies.	28

CAPÍTULO III

CUADRO	TÍTULO	PÁGINA
3.1	Descripción de la heterogeneidad y de los niveles de luz directa en el sotobosque de dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	47
3.2	Descripción de la heterogeneidad y de los niveles de luz indirecta del sotobosque de dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	48
3.3	Número de árboles caídos (ARC) y estado de descomposición de los mismos en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	48
3.4	Forma de caída de los árboles muertos en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	49
3.5	Categorías diamétricas de los árboles caídos (evaluados a 130 cm de la base) en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	49
3.6	Régimen de disturbio evaluado a través de las alturas del dosel en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	50

CAPÍTULO IV

CUADRO	TÍTULO	PÁGINA
4.1	Diversidad de especies (índice de Shannon, H' , índice de Simpson $1/D$) y equitabilidad (J) registrada por estadio del ciclo de vida y por sitio, en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	71
4.2	Heterogeneidad de luz directa e indirecta registrada por sitio y por hábitat en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	72
4.3	Número total de árboles caídos (ARC) y coeficiente de variación de las alturas del dosel (CVA), registrados por sitio y hábitat en Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	73

**ÍNDICE DE FIGURAS
CAPÍTULO I**

FIGURA	TÍTULO	PÁGINA
1.1	Área de estudio. Mapa de la Estación de Biología Tropical Chajul en la Reserva de la Biosfera de Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México.	15

CAPÍTULO II

FIGURA	TÍTULO	PÁGINA
2.1	Metodología empleada para los censos de vegetación en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	34
2.2	Familias con el mayor aporte de especies en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	35
2.3	Frecuencia de las alturas presentes en los estadios iniciales (plántulas, juveniles y brinzales) de dos hábitats de la Selva Lacandona (Chiapas), México.	36
2.4	Frecuencia de las áreas basales registradas en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	36
2.5	Número de individuos por especies en cada estadio del ciclo de vida en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	37
2.6	Número de especies presentes por cuadro en cada estadio del ciclo de vida en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	38

CAPÍTULO III

FIGURA	TÍTULO	PÁGINA
3.1	Método empleado para evaluar el régimen de disturbio y los niveles de luz en el sotobosque de dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	58
3.2	Niveles de luz directa e indirecta registrados en el sotobosque de dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	59
3.3	Niveles de luz directa registrados, por sitio, en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	60
3.4	Niveles de luz indirecta registrados, por sitio, en dos hábitats de Chajul, la Selva Lacandona (Chiapas), México	61
3.5	Frecuencia de las alturas del dosel registradas en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	62
3.6	Frecuencia de las alturas del dosel registradas, por sitio, en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona, Chiapas, México	63

CAPÍTULO IV

FIGURA	TÍTULO	PÁGINA
4.1	Análisis multivariados (análisis de grupos o "cluster analysis") por estadio del ciclo de vida en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	79
4.2	Análisis multivariados (componentes principales) a nivel plántulas en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	80
4.3	Análisis multivariados (componentes principales) a nivel juveniles en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	81
4.4	Análisis multivariados (componentes principales) a nivel brinzales en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	82

CAPÍTULO V

FIGURA	TÍTULO	PÁGINA
5.1	Diversidad β ($\beta = (S/\alpha) - 1$, S= número total de especies; α = promedio del número de especies de los tres sitios, Whittaker 1960, citado en Magurran 1988), y <i>Riqueza promedio acumulada en tres estadios de vida de dos hábitats de Chajul, Chiapas, México.</i>	87

RESUMEN GENERAL

Este trabajo evaluó la diversidad de especies arbóreas a nivel plántula, juvenil y brinjal, en dos hábitats (planicie de inundación y lomerío) de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. También evaluó la heterogeneidad del recurso lumínico (CVD, a través de fotos hemisféricas) y el régimen de disturbio (CVA, coeficiente de variación de las alturas del dosel). Se exploró la relación entre la diversidad de cada uno de los estadios y el CVA, y entre la diversidad y el CVD, así como la relación entre el CVA y el CVD. El lomerío presentó la mayor diversidad en los tres estadios, probablemente esto se asocia a las características edáficas y topográficas propias de este hábitat, las cuales mostraron un gradiente de heterogeneidad más amplio sobre el cual pueden diferenciarse y especializarse las especies. Además, las diferencias en tipo de suelo y topografía pueden estar influyendo fuertemente en la estructura vertical de la vegetación y en el régimen de disturbio, provocando una mayor caída de árboles del dosel, lo que también puede contribuir a que la diversidad de especies en este hábitat sea mayor. Además se observó que la mayoría de las especies fueron tolerantes a la sombra, probablemente resultado de la adaptación para establecerse y crecer en sitios de sombra, que son las condiciones imperantes en el sotobosque de las selvas húmedas; también se obtuvo que a nivel familia parecen existir adaptaciones para explotar los recursos a diferentes alturas.

Los niveles de luz directa registrados en los dos hábitats (planicie de inundación, 15.1%, intervalo de 13.8 a 17.3%; lomerío, 15.0%, intervalo de 10.5 a 20.9%) duplicaron o triplicaron los niveles que se suponen característicos de las selvas húmedas. Esto se debe a que este trabajo evaluó desde puntos ubicados en fase de claro o sitios abiertos hasta puntos en selva madura o sitios cerrados; en los otros estudios los niveles sólo son referidos a los sitios cerrados. El intervalo de heterogeneidad de la luz directa fue mayor en el lomerío (planicie de inundación, CVD= 48.3, intervalo de 41.1 a 51.4%, lomerío, CVD= 53.0, intervalo de 33.2 a 55.3%) lo que quizá se deba a que este hábitat presentó mayor pendiente, mayor número de árboles caídos y dosel más bajo, lo que se tradujo en mayor heterogeneidad. También la heterogeneidad del dosel (CVA) fue mayor en

CAPÍTULO III

FIGURA	TÍTULO	PÁGINA
3.1	Método empleado para evaluar el régimen de disturbio y los niveles de luz en el sotobosque de dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	58
3.2	Niveles de luz directa e indirecta registrados en el sotobosque de dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	59
3.3	Niveles de luz directa registrados, por sitio, en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	60
3.4	Niveles de luz indirecta registrados, por sitio, en dos hábitats de Chajul, la Selva Lacandona (Chiapas), México	61
3.5	Frecuencia de las alturas del dosel registradas en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	62
3.6	Frecuencia de las alturas del dosel registradas, por sitio, en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona, Chiapas, México	63

CAPÍTULO IV

FIGURA	TÍTULO	PÁGINA
4.1	Análisis multivariados (análisis de grupos o "cluster analysis") por estadio del ciclo de vida en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México	79
4.2	Análisis multivariados (componentes principales) a nivel plántulas en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	80
4.3	Análisis multivariados (componentes principales) a nivel juveniles en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	81
4.4	Análisis multivariados (componentes principales) a nivel brinzales en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.	82

CAPÍTULO V

FIGURA	TÍTULO	PÁGINA
5.1	Diversidad β ($\beta = (S/\alpha) - 1$, S= número total de especies; α = promedio del número de especies de los tres sitios, Whittaker 1960, citado en Magurran 1988), y Riqueza promedio acumulada en tres estadios de vida de dos hábitats de Chajul, Chiapas, México.	87

lomerío, pero el intervalo fue menor (planicie de inundación, 46.8, intervalo de 24.9 a 59.6%, lomerío, 49.1, intervalo de 43.8 a 51.8%). Nuestros resultados muestran que el ambiente lumínico del sotobosque queda mejor caracterizado con la metodología empleada en este trabajo en comparación con la que generalmente se ha utilizado en los demás estudios, la comparación claro-selva madura, que los niveles de luz en cualquier punto del sotobosque no están correlacionados con la altura del dosel circundante y parecen estar determinados por la densidad del follaje; que la heterogeneidad de la luz directa tampoco está correlacionada significativamente con el CVA, debido al crecimiento de la vegetación después de la formación de un claro.

La diversidad de plántulas estuvo correlacionada alta y significativamente con el CVD ($r^2=0.63$, $P=0.06$) y las comunidades de juveniles y brinzales lo estuvieron con el CVA (juveniles, $r^2=0.85$, $P=0.01$, brinzales, $r^2=0.72$, $P=0.03$), lo que nos muestra que los requerimientos de las especies varían a través de su ciclo de vida y, por lo tanto, el término especialista debe ser referido solamente al estadio de vida evaluado. Así mismo, en los análisis multivariados se observó que los sitios se agruparon con base al hábitat al que pertenecen, lo que nos lleva a postular que debemos considerar la multiplicidad de variables que ocurren y las posibles interacciones entre ellas para interpretar la diversidad de especies, más que referirnos a una variable como limitante. Es decir, muy probablemente la consideración de recursos limitantes sea sumamente restrictiva para algunos propósitos, como el de este estudio. De manera análoga, los resultados obtenidos en el presente trabajo nos llevan a la conclusión de que para los estudios a nivel comunitario la separación claro-selva madura es muy limitada ya que no incorpora la heterogeneidad presente en cada una de estas etapas, y que la diversidad β difiere entre los hábitats, por lo que el aporte de cada uno de los hábitats a la diversidad regional es diferente y, por lo tanto, esto debe ser considerado en los proyectos de conservación. En el contexto teórico nuestros resultados confirman los postulados de la teoría del nicho de regeneración, pues la mayor diversidad se presentó en los sitios con mayor heterogeneidad de recursos; también apoyan la posibilidad del mantenimiento de la diversidad, a largo plazo, a través de los reemplazos heteroespecíficos de los árboles del dosel.

~~X~~

INTRODUCCIÓN

En ecología, uno de los tópicos que más ha llamado la atención es la alta diversidad de especies arbóreas de las selvas húmedas tropicales (Gentry 1988a, 1990; Valencia et al. 1994). Especialmente se ha destacado el análisis de los factores que hacen posible el mantenimiento de dicha diversidad. Entre los factores más importantes se ha citado la cantidad y variabilidad de la luz (Brown 1993; Clark et al. 1993; Hartshorn 1978; Lee 1987; Terborgh 1985; Uhl et al. 1988; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984) y el régimen de disturbio (Clark 1990; Hubbell y Foster 1983; Martínez-Ramos 1985). Además, se ha resaltado la importancia de las comunidades presentes en el sotobosque - plántulas y juveniles o regeneración de avanzada (Bazzaz 1984)- ya que las especies que la componen son las que, en gran medida, determinarán la futura composición vegetal (Augspurger 1990; Clark y Clark 1989; Córdova-Casillas 1985; Hubbell y Foster 1986; Martínez-Ramos 1994). A partir de lo anterior, el presente trabajo llevado a cabo en la Estación de Biología Tropical Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México, abordó las siguientes interrogantes: ¿cómo es la composición florística y la estructura de la comunidad arbórea a nivel de plántulas, juveniles y brinzales?, ¿qué estadio del ciclo de vida, mencionado anteriormente, es impactado más fuertemente por el régimen de disturbio?, ¿qué estadio del ciclo de vida es impactado más firmemente por la heterogeneidad del recurso lumínico?, ¿cómo es la relación entre el régimen de disturbio y la heterogeneidad del recurso lumínico?, ¿las especies pueden considerarse como especialistas o generalistas sobre gradientes ambientales de recursos lumínicos o de disturbio?.

REGENERACIÓN DE AVANZADA

La riqueza y abundancia de especies en cualquier estadio del ciclo de vida está directamente relacionada con la riqueza y abundancia de individuos de los estadios previos, y con los factores que determinan las tasas de mortalidad en ellos; así, los patrones de sobrevivencia de semillas y plántulas reflejan las condiciones impuestas por diferentes formas de dispersión (Howe 1990a). Diferentes agentes dispersores imponen condiciones selectivas distintas y la demografía de plántulas es el resultado de las respuestas adaptativas a estas condiciones, por ejemplo, para las semillas grandes dispersadas por mamíferos, el costo de la dispersión es un alto porcentaje de depredación (Sork 1987). Además, la depredación de semillas de una especie parece estar relacionada con el total de semillas presente en la comunidad; si el total de semillas de la comunidad es bajo, la depredación que sufre la especie es muy alta y consecuentemente las posibilidades de establecimiento se reducen; lo contrario ocurre si el número de semillas en la comunidad es alto (Schupp 1990).

En las selvas tropicales los estudios de regeneración se han enfocado principalmente al estadio de plántula, ya que es una de las etapas del ciclo de vida con mayor número de individuos, de menor duración y con muy altas tasas de mortalidad, por lo que es considerada crítica en la dinámica de las poblaciones (Clark y Clark 1986). La demografía de juveniles, menos abordada, es importante en el éxito reproductivo de las especies pues estos individuos deben persistir en crecimiento suspendido durante largos periodos antes de alcanzar la madurez reproductiva (Córdova-Casillas 1985; Hubbell y Foster 1990; Lieberman et al. 1985); por ejemplo, algunas especies tardan hasta 40 años en alcanzar 1 cm. de diámetro a la altura del pecho (De Steven 1994). Sin embargo aunque se reconoce que el estadio de plántula está delimitado entre la emergencia de la radícula y el momento en que la planta deja de utilizar las reservas maternas (Fenner 1985; Harper 1977), y que después de esto comienza la fase juvenil (Córdova-Casillas 1985); en el campo es difícil precisar el límite entre ambos estadios, por lo que el criterio de la altura es el más frecuentemente utilizado en estudios ecológicos (Duke y Pinzón 1992; Fenner 1987).

Para el estadio de plántula, los estudios generalmente se han centrado en pocas especies y se han realizado durante unos cuantos años (ver revisión en De Steven 1994). Se ha registrado que las plántulas presentan un constante recambio, es decir son muy abundantes después de la fructificación (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985), pero después de algunas semanas la mayoría de ellas muere (Augspurger 1984; Lieberman et al. 1985). Así mismo, se ha establecido que las principales causas de mortalidad se asocian con la depredación (Blain y Kellman 1991; Clark y Clark 1985; Schupp 1990; Sork 1987; Turner 1990), la herbivoría (Dirzo 1984), los daños físicos (Clark y Clark 1989, 1991), los microorganismos (Augspurger 1984; Augspurger y Kelly 1984), la desecación y la competencia (del Amo 1985; Silvertown y Dickie 1981; Turner 1990), y también los bajos niveles de luz pueden aumentar los índices de mortalidad (Dirzo 1984; Howe 1990b).

Los mismos factores bióticos y abióticos que operan sobre las plántulas lo hacen sobre los juveniles, pero las muertes por daños físicos aumentan considerablemente (Clark y Clark 1987, 1991; Piñero et al. 1984) y las pérdidas por depredación se reducen ya que las plantas se vuelven menos atractivas a los depredadores (Osunkoya et al. 1993); también se ha observado que en los juveniles aumenta la sobrevivencia y disminuye la abundancia (De Steven 1994). Es precisamente esta dinámica de reemplazo de especies la que ha llevado a postular que los estadios iniciales pueden afectar los patrones de distribución de los adultos, y finalmente, la diversidad de las especies arbóreas dentro de la comunidad; por ejemplo, se ha propuesto que a nivel poblacional la mortalidad de semillas y plántulas puede reducir inmediatamente el tamaño de la población y alterar la estructura de edades, lo que a corto plazo se traduciría en que algunas especies pudieran establecerse en

mosaico, restringirse a claros, o ser comunes; a largo plazo, en una distribución espacial de los adultos significativamente más dispersa (Augsburger 1990; Clark y Clark 1989)

Respecto al papel de las plántulas y juveniles en el mantenimiento de la diversidad, se ha postulado que la mortalidad ocasionada por disturbios físicos (Connell 1978, Huston 1979) y por microorganismos (Augsburger 1990) pueden agrandar la diversidad de dos posibles maneras: a) si atacan a las especies dominantes, pueden cambiar el balance competitivo e incrementar el número de especies raras; y/o b) el ataque a los árboles maduros puede actuar como disturbio repetido y evitar que se alcance el equilibrio competitivo. Además, se propone que al morir los árboles del dosel, su reemplazo puede ser un mecanismo para mantener la diversidad de especies; si la comunidad de especies del sotobosque es diversa, aumentan las posibilidades de reemplazos heteroespecíficos, y por lo tanto, a largo plazo, la diversidad aumentará, pero si la comunidad es dominada por unas cuantas especies los reemplazos coespecíficos se verán favorecidos, y por lo tanto, a largo plazo, la diversidad decrecerá (Hubbell y Foster 1986, 1990) La hipótesis de reemplazos heteroespecíficos de los árboles del dosel como mecanismo para mantener la diversidad (Hubbell y Foster 1986) se ha asociado fuertemente con la hipótesis de Janzen (1970) y Connell (1971), quienes mencionaron que la mortalidad en la vecindad del progenitor es muy alta y decrece a medida que los descendientes se alejan de él, por lo que los reemplazos heteroespecíficos tienen mayores posibilidades de presentarse. Los estudios en torno al tema de la mortalidad cerca de los progenitores han mostrado que los resultados difieren dependiendo de las especies consideradas (ver revisión en Clark y Clark 1984); que el efecto del vecindario decrece con la distancia y con el tamaño de la planta focal y aumenta con el tamaño del progenitor; que la asociación entre alta densidad y pobre desempeño puede deberse a la heterogeneidad ambiental, la cual probablemente causa una asociación positiva entre el establecimiento y la densidad, ya que las especies tienden a presentarse en los sitios favorables (Condit et al. 1994). Así mismo, el descenso en la sobrevivencia y en las tasas de crecimiento bajo los individuos coespecíficos probablemente se asocia con que los individuos coespecíficos sean muy grandes y alteren los nutrimentos manteniéndolos por debajo del óptimo para los juveniles; o que los juveniles se encuentran en sitios de sombra; o bien que los juveniles estén en zonas de alta densidad (Hubbell y Foster 1990).

HETEROGENEIDAD DEL AMBIENTE LUMÍNICO EN EL SOTOBOSQUE

La cantidad y calidad de la luz son sumamente variables pues están influidas por múltiples factores; así, la luz que incide sobre el dosel está determinada por la posición latitudinal, la estación del año y las condiciones climáticas prevalecientes al momento de evaluarla (Canham 1989; Enderl 1993; Pearcy 1989) Así mismo, la luz que pasa por el dosel y llega al sotobosque es afectada, entre otras

causas, por las condiciones atmosféricas y la hora del día (Endler 1990), por la estructura vertical de la vegetación (Terborgh 1985), y por las propiedades ópticas de las hojas (Lee 1985); todo esto trae como resultado que exista alta variabilidad tanto en la calidad (por ejemplo relación rojo / rojo lejano) como en la cantidad de luz presente en el sotobosque (Brown 1993); por otro lado, las variables mencionadas anteriormente también provocan que los niveles de luz en el piso de las selvas sean muy bajos (<1-5%, Chazdon y Fetcher 1984; Chiarello 1984). Por lo que es razonable suponer que las especies adaptadas a condiciones de penumbra sean favorecidas (Denslow et al. 1990).

En las selvas tropicales los trabajos en torno al régimen lumínico básicamente se han enfocado a comparar los niveles de luz que imperan en el sotobosque contra los de sitios abiertos o claros y a evaluar las respuestas fisiológicas de las especies a este recurso (ver revisión en Chazdon et al. 1996; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984, 1990). Los estudios ecofisiológicos se han abocado a analizar la relación luz - germinación (Raich y Gong 1990), de dónde se ha obtenido que las semillas de las plantas heliófilas son fotoblásticas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1996), y que algunas especies muestran una amplia variabilidad en sus respuestas de germinación bajo el dosel (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1990, 1996); también se ha explorado sobre la aclimatación fotosintética (por ejemplo, Chazdon y Kaufmann 1993), obteniéndose que la forma de la copa de los árboles adultos influye sobre las respuestas de las especies (Ackerly 1996; Kabakoff y Chazdon 1996), que la orientación de las copas de especies pioneras se dirige hacia la radiación difusa más que a la radiación directa (Ackerly y Bazzaz 1995), y que las especies intolerantes a la sombra presentan mayores respuestas a diferentes tratamientos de luz (Lee et al. 1996) o mayor nivel de flexibilidad fisiológica (Freeden y Field 1996; Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1996).

La evaluación de los niveles de luz presentes en el sotobosque se ha realizado desde puntos ubicados dentro de las copas de árboles juveniles (Clark et al. 1993; Oberbauer et al. 1988, 1989) hasta transectos cuyas longitudes varían entre 32 y 1 000 m (Becker y Smith 1990; Fernández y Fetcher 1991; Lee 1987; Smith et al. 1992; Turton 1992). Estos transectos generalmente han intentado determinar las diferencias entre claros naturales y artificiales de distintos tamaños (Brown 1993), y entre éstos y el sotobosque o piso de la selva (por ejemplo, Barton et al. 1989; Chazdon y Fetcher 1984; Denslow et al. 1990; Lee 1989; Raich 1988; Raich y Gong 1990, Turton 1988). Temporalmente los estudios se han llevado a cabo durante unas semanas (Barton et al. 1989) hasta uno o dos años (Rich et al. 1993; Smith et al. 1992), o se han realizado comparaciones entre estaciones de lluvias y secas (Brown 1993; Calvo-Irabien 1997; Chazdon y Fetcher 1984; Lee 1987), o antes y después de que se presenten disturbios naturales (por ejemplo huracanes, Fernández y Fetcher 1991; Turton 1992). Los niveles de luz se han estimado mediante fotos hemisféricas o

utilizando sensores fotoelectrónicos (Pearcy 1989, Rich 1988), el uso de ambas técnicas mostró resultados muy semejantes (Rich et al 1993).

LOS DISTURBIOS NATURALES

Los disturbios naturales son eventos repentinos que modifican drásticamente la disponibilidad de recursos, las condiciones físicas y químicas, y la naturaleza de las interacciones bióticas que modulan el desempeño de los organismos (Bazzaz y Sipe 1987; Kapos et al. 1990; Pickett et al 1989; Rykiel 1985). Los disturbios se encuentran entre los principales factores que determinan la estructura y dinámica de las comunidades (Brokaw y Grear 1991, Connell 1989; Forman y Godron 1981; Jans et al. 1993, Martínez-Ramos 1985; Pickett 1983; Pickett y White 1985; Sousa 1984, Yamamoto 1992a)

Uno de los disturbios naturales más frecuentes es la caída de árboles (Brokaw 1985; Clark 1990; Denslow 1985, Hartshorn 1978, 1980). Estas caídas producen aberturas en el dosel, también llamado proceso de formación de claros (Barden 1989; Brokaw 1982a; White y Pickett 1985, Whitmore 1975, 1978). Los claros modifican el ambiente lumínico, la temperatura y la humedad del suelo (Bazzaz 1979; Kira y Joda 1989), y desde el punto de vista de las comunidades pueden actuar sobre los procesos dependientes de la frecuencia o de la densidad, reduciendo el tamaño de las poblaciones a niveles inferiores a su capacidad de carga, donde no ocurre la exclusión competitiva (Connell 1978; Huston 1979, 1994), o bien, pueden provocar "pulsos" de recursos, que aumentan las posibilidades de que ingresen especies, y promueven su coexistencia. Ambas aseveraciones, sin ser excluyentes, se proponen como importantes procesos en el mantenimiento de la diversidad de especies (Sale 1977).

Los claros varían en tamaño, forma y orientación (Canham 1989; Hartshorn 1978; Poulson y Platt 1989; Raich y Gong 1990, Whitmore 1989b, 1990) dependiendo, entre otras causas, del tamaño de los árboles que caen, del modo de caída, de la estructura de la vegetación circundante al claro y de la topografía del terreno (Popma et al 1988; Yamamoto 1992a). La regeneración de los claros grandes se lleva a cabo primordialmente por el banco de semillas y la lluvia de semillas, y la de los claros pequeños por el crecimiento lateral de los árboles circundantes y por las plántulas y juveniles que sobrevivan al evento (Bazzaz 1984; Martínez-Ramos 1994; Uhl et al. 1988). Además, la formación de claros varía en el espacio y en el tiempo (Brokaw 1982b; Brokaw y Scheiner 1989; Clark 1990; Forman y Godron 1981; Martínez-Ramos et al. 1989). Entre las características más importantes de este proceso se encuentra la frecuencia, la intensidad y la extensión (Pickett y White 1985; Sousa 1984; Yamamoto 1992a). La variación en la formación de claros trae como resultado que los bosques adquieran una estructura en forma de mosaico, conformada por parches de

vegetación que se encuentran en diferentes estadios de regeneración (Bourgeron 1988; Martínez-Ramos et al 1989; Westman 1990).

La aparición irregular de los claros en el espacio y a través del tiempo provoca que los niveles de luz del sotobosque sean notablemente heterogéneos (Endler 1993) ya que los bajos niveles de luz que imperan en el sotobosque (Chazdon y Fetcher 1984; Chiarello 1984) son modificados y aumentados por la formación de los claros (Bazzaz 1979); estos aumentos se dan en una proporción que depende del origen, forma y orientación del claro (Brown 1993; Canham 1989; Dirzo et al 1992; Hartshorn 1978; Poulson y Platt 1989). Es decir, los niveles de luz varían a través de escalas, desde las microespaciales (dentro de los parches de regeneración forestal) hasta las del paisaje, creando una compleja matriz de hábitats donde la regeneración de las especies puede ocurrir de forma espacialmente segregada

TEORÍAS SOBRE EL MANTENIMIENTO DE LA DIVERSIDAD

Las teorías sobre el mantenimiento de la diversidad se agrupan en dos grandes rubros: a) la teoría clásica o de equilibrio (Mac Arthur 1965; Mac Arthur y Levins 1967) y b) las de no-equilibrio (Connell 1978; Hubbell y Foster 1986; Huston 1979; Warner y Chesson 1985); ambas consideran los *conceptos de recursos limitantes y de nicho* (Giller 1984; Hutchinson 1975). La *teoría clásica o de equilibrio* incluye una serie de supuestos (Chesson y Case 1986; den Boer 1986), entre los cuales se encuentran: a) el ambiente es espacialmente homogéneo y la inmigración poco importante; b) la competencia es la única interacción biológica importante (sólo se presenta cuando dos especies compiten por el mismo recurso y al mismo tiempo), de donde se desprende la idea de recursos limitantes; c) la competencia interespecífica es más intensa que la intraespecífica; d) las especies evolucionan en respuesta a presiones de competencia interespecífica; y e) la coexistencia requiere de un punto de equilibrio estable. La coexistencia y la diversidad de las especies se asocia a dos posibles causas: 1) las especies evolucionaron separadamente y por lo tanto se adaptaron a diferentes condiciones; y 2) la coevolución ocurrió bajo presiones de selección (o competencia) diferentes, y como consecuencia las especies divergieron en la utilización de los recursos. Para la teoría clásica la diversidad es función del espectro total de nichos y del grado de especialización de las especies a dicho espectro (Grubb 1977; Law y Watkinson 1989; Price 1987), por lo mismo se prevé que la diversidad será mayor en los sitios que cuenten con mayor variedad de nichos y donde las especies estén sumamente especializadas.

Pero las teorías de equilibrio han recibido múltiples críticas (por ejemplo Connell 1978, 1980; Huston 1979, 1994), que pueden resumirse en: *i)* carecen de una formulación rigurosa; *ii)* falta comprobar las teorías de manera experimental, y *iii)* se observa una marcada tendencia a trabajar

con subcomunidades delimitadas taxonómicamente (Oksanen 1991). Además, los supuestos en los que se basa rara vez se presentan en la naturaleza o son constantemente violados (Hutchinson 1959, 1961). Así mismo, se ha mencionado la participación de otras importantes interacciones, además de la competencia, como la depredación (Paine 1966) o el mutualismo (Boucher et al. 1982) en la determinación de la abundancia de especies, o la interacción entre más de un par de especies, lo que produce el fenómeno denominado competencia difusa (Mitchley 1987).

Respecto a los recursos, si existe un factor que reduzca o incremente la población, la heterogeneidad en dicho factor puede permitir la coexistencia de numerosas especies sobre un recurso limitante. Si se incluyen dos o más recursos y las especies tienen habilidades diferenciales para competir por ellos, la heterogeneidad espacial en las tasas de aporte puede permitir la coexistencia de varias especies (Tilman 1985; Tilman y Pacala 1993).

Las teorías de no-equilibrio mencionan que existen mecanismos que pueden facilitar la coexistencia de muchas especies considerando pocos recursos limitantes (Chesson y Case 1986), que rara vez se alcanza la exclusión competitiva (Price 1987) y que los disturbios naturales (Connell 1978) y las bajas tasas de crecimiento poblacional (Huston 1979) se encuentran entre las causas que propician que no se produzca dicha exclusión. Las condiciones de no-equilibrio pueden ser causadas por azar, por ejemplo Sale (1977) mencionó que la diversidad es resultado de la ocupación azarosa de los espacios que se hacen disponibles; supone que todas las especies tienen la misma habilidad colonizadora y que la ocupación de los sitios semeja un juego de lotería en el cual los ganadores no siempre serán los mismos, por lo que se mantendrá la diversidad de especies. Las condiciones de no-equilibrio también pueden asociarse a la heterogeneidad temporal. Así, diferentes especies pueden ser dominantes a diferentes tiempos, las especies persisten si su incremento en los buenos tiempos (cuando es dominante) supera su reducción en los malos, y si los buenos tiempos ocurren a intervalos suficientemente cercanos (Warner y Chesson 1985; Chesson y Case 1986). También la condición de no-equilibrio puede presentarse si las especies son idénticamente competitivas; Hubbell y Foster (1986) sugieren que este fenómeno es una de las causas de la gran diversidad de especies arbóreas en las selvas tropicales, pues propicia que las tasas de especiación estén en balance aproximado con las de extinción.

Resumiendo, se ha postulado que en las selvas tropicales la luz es el principal recurso limitante (Chazdon et al. 1996; Kitajima 1996), y que la diversidad en las comunidades de plántulas juveniles está determinada esencialmente por la heterogeneidad del ambiente lumínico (Bazzaz 1984; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984). De la misma manera, se ha propuesto que la formación de claros se encuentra entre los principales factores que determinan la estructura y la

dinámica de las comunidades vegetales (Jans et al. 1993; Martínez-Ramos 1985; Pickett y White 1985), y que modifican el ambiente lumínico (Brown 1993, Kira y Joda 1989). Sin embargo, estas propuestas requieren ser comprobadas; para con ello valorar cuál es la relación entre la diversidad de especies presentes en el sotobosque y la heterogeneidad del recurso lumínico, y entre la diversidad y el régimen de disturbio; además, definir la relación entre el régimen de disturbio y los niveles y la heterogeneidad del recurso lumínico. Estas interrogantes son abordadas en el presente trabajo, por lo que se plantean los siguientes objetivos:

OBJETIVO GENERAL

- ❖ Valorar el efecto de la heterogeneidad del recurso lumínico y del régimen de disturbio sobre la diversidad de especies arbóreas en los estadios de plántula, juvenil y brinzal.

OBJETIVOS PARTICULARES

- ❖ Realizar una descripción de la composición florística, la estructura y la diversidad de especies arbóreas del sotobosque en dos hábitats de una selva húmeda del sur de México.
- ❖ Evaluar el ambiente lumínico que impera en el sotobosque de los dos hábitats.
- ❖ Evaluar el régimen de disturbio de los hábitats.
- ❖ Evaluar la relación existente entre la heterogeneidad del recurso lumínico y la heterogeneidad del hábitat, caracterizado esto último, con base en el régimen de disturbio.

Para cumplir con los objetivos planteados, una primera aproximación consistió en definir la metodología apropiada para evaluar a nivel comunitario la abundancia, la riqueza y la diversidad de especies arbóreas presentes en el sotobosque; posteriormente, estimar los niveles y la heterogeneidad del recurso lumínico en el piso de la selva así como el régimen de disturbio en cada parcela; por ello el trabajo se estructuró en cinco capítulos. El capítulo 2 describe la composición florística, la estructura y la diversidad de especies arbóreas a nivel plántulas, juveniles y brinzales, y la compara con los resultados obtenidos en otras selvas húmedas. Además, las especies registradas fueron clasificadas en alguno de los gremios pioneros o tolerantes (*sensu* Whitmore 1975), y con base en la altura máxima que alcanzan en la madurez (llamada posición en el dosel). También se evaluó la semejanza florística (Índice de Sørensen, S) entre los estadios dentro de la misma parcela y entre hábitats.

El capítulo 3 abordó la caracterización del ambiente lumínico y la descripción del régimen de disturbio. El ambiente de luz fue caracterizado a través de fotografías hemisféricas, de donde se obtuvo la estimación de luz directa e indirecta. El régimen de disturbio fue evaluado mediante el número total de árboles caídos, y también a través del coeficiente de variación de las alturas del

dosel. La relación entre ambas variables se obtuvo mediante análisis de regresión (Pearson). Así mismo, se evaluó la relación entre la cantidad de luz directa y la altura del dosel adyacente.

En el capítulo 4 se analizó la relación entre la diversidad de especies en cada estadio y la *heterogeneidad del recurso lumínico, así como la relación entre la diversidad y el régimen de disturbio* (caracterizado a través del coeficiente de variación de las alturas del dosel). Se llevaron a cabo análisis multivariados a fin de determinar cuál es la variable que más influye o determina la diversidad de cada estadio. Se discutió si las especies deben ser consideradas especialistas o generalistas sobre gradientes ambientales de luz o de disturbio, y a cuál de las teorías del mantenimiento de la diversidad apoyan los resultados. Finalmente, en el capítulo 5 se discutió y concluyó sobre la importancia de los estadios de vida iniciales, y sobre los factores que los influyen o determinan.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la Estación de Biología Tropical "Chajul" ubicada al SE del estado de Chiapas (16°05'-17°45' latitud N y 90°25'- 91°45' longitud W), México (Fig. 1). Esta Estación forma parte de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules, la cual cubre un área aproximada de 331 400 ha (Lobato 1981). Dicha reserva constituye una de las áreas protegidas de bosque tropical de mayor tamaño en México. El clima es cálido-húmedo con una temperatura promedio mensual de 24.5 °C y una precipitación promedio anual de 3500 mm. La precipitación mensual se distribuye estacionalmente, <60 mm/mes de febrero-abril y >100 mm/mes de mayo-octubre (Meave del Castillo 1990). El bosque presente en Chajul representa uno de los remanentes de selva húmeda más extensos del norte de América. La vegetación característica es la selva alta perennifolia y la selva mediana subperennifolia y subcaducifolia (Miranda 1957; Miranda y Hernández-X. 1963), la que alcanza alturas hasta de 40 m. En la "Selva Lacandona" (1.5 millones de ha) se ha estimado la presencia de 4 000 especies de plantas vasculares (Breedlove 1981; Martínez et al 1994).

La zona presenta variación topográfica con dos elevaciones que alcanzan hasta 700 m; el "Cordón del Chaquistero" y el "Cerro Xnabcu" (Fig. 1). La litología superficial está compuesta por areniscas, lutitas y calizas. Los suelos corresponden a Luvisoles y Acrisoles (García-Gil y Lugo 1992). La calidad del suelo, definida en términos de aporte de nutrientes, agua, aire y espacio radicular para el desarrollo de la vegetación, difiere ampliamente entre los hábitats, debido principalmente a las diferencias en materiales parentales y posición en el paisaje (Siebe et al 1994). Los suelos formados en la planicie de inundación del río Lacantún a partir de materiales aluviales presentan mejores condiciones para el desarrollo de la vegetación y los suelos en los lomeríos bajos presentan grandes diferencias debido a que los lomeríos están compuestos por capas de areniscas y

lutitas (Cuadro 1), las cuales afloran en diferentes puntos, lo que los hace sumamente heterogéneos (Siebe com. pers.) El área ha estado sujeta a la actividad de poblaciones mayas antiguas ya que dentro del bosque aún se encuentran restos de edificios ("ruinas") construidas por estos pueblos, así como cerámicas enterradas o "tepalcates" que datan del periodo Preclásico Maya (600 ac - 300 dc; Siebe et al 1994).

En la zona de Chajul se presentan cuatro hábitats: 1) planicies de inundación; 2) sitios de lomeríos bajos no inundables (cerros bajos <80 m de altura), 3) sitios planos periódicamente inundables; y 4) sitios altos (300-700 m de altitud) en los que predomina el sustrato calizo. Para el presente trabajo se seleccionaron los dos primeros hábitats, ya que en las planicies de inundación se presentan las selvas altas perennifolias con árboles que alcanzan hasta 50 m de altura, quizá las más frecuentemente explotadas, mientras que los lomeríos bajos son los que cubren la mayor extensión de la Selva lacandona y, por lo tanto, ambos hábitats son considerados los más representativos. Al primero de los hábitats se le llamará planicie de inundación de aquí en adelante y al segundo se le designará como lomerío. Las características edáficas más relevantes de cada uno de los sitios son las siguientes:

Planicie de inundación 1, la conductividad hidráulica del suelo es mediana, la capacidad de agua disponible es media a alta y la capacidad de retención de agua es mediana. El material parental se encuentra medianamente intemperizado, se evidencia un lavado de arcillas de los horizontes superficiales.

Planicie de inundación 2, el perfil presenta moderada conductividad hidráulica, baja capacidad de retención de agua y mediana capacidad de retención de agua disponible, existen restricciones en lo referente al espacio fisiológico radicular por aireación deficiente durante periodos húmedos. El material parental está medianamente intemperizado, con presencia de horizonte orgánico y la alteración de minerales primarios es el proceso pedogenético predominante. Presenta "tepalcates", lo que probablemente se asocie a asentamientos humanos en tiempos remotos (Preclásico Maya).

Planicie de inundación 3, el suelo posee alta conductividad hidráulica, alta capacidad de agua disponible, así como la capacidad e retención de agua; características que permiten un desarrollo radicular sin restricciones. El material parental se encuentra medianamente intemperizado y posee dos horizontes orgánicos superficiales. El lavado de arcillas y materia orgánica y la alteración de minerales primarios son los procesos pedogenéticos predominantes. Existe evidencia de hidromorfía incipiente en el suelo

- Lomerío 1, el suelo presenta conductividad hidráulica de media a alta, la capacidad de agua disponible es baja y la capacidad de retención de agua también es baja. La pedregosidad reduce el espacio radicular de las plantas. El material parental muestra intemperismo somero, posee un horizonte orgánico.
- Lomerío 2, el suelo presenta conductividad hidráulica mediana, mediana capacidad de agua disponible y alta capacidad de retención de agua, la conductividad hidráulica genera problemas para el desarrollo radicular de las plantas por aireación deficiente en periodos húmedos. El material parental se encuentra ligeramente intemperizado y los procesos pedogenéticos predominantes corresponden a condiciones alternantes de óxido-reducción y lavado de arcillas. El suelo presenta grietas que provocan que los horizontes superiores aporten material a los horizontes inferiores.
- Lomerío 3, la conductividad hidráulica del suelo es muy alta, la capacidad de agua disponible es alta y mediana la capacidad de retención de agua debido a la textura arcillo arenosa del perfil, probablemente existan niveles tóxicos de aluminio intercambiable. El material se encuentra profundamente intemperizado, posee una capa de hojarzaca y un horizonte orgánico, la pedregosidad es baja y no restringe el desarrollo radicular.

CUADRO 1. Características edáficas registradas en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandonona (Chiapas), México¹.

Características	Sitios			Lomerío 1	Lomerío 2	Lomerío 3
	Planicie de inundación 1	Planicie de inundación 2	Planicie de inundación 3			
Clasificación del suelo	Luvisol háplico	Cambisol eutri estagnico	Acrisol húmico	Cambisol estagni vertico		
Posición fisiográfica	llanura aluvial	llanura aluvial	llanura aluvial	ladera alta casi cresta	ladera alta	ladera mediana
Pendiente	sin pendiente	sin pendiente	sin pendiente	moderadamente inclinada (7°)	ligeramente inclinada (3°)	escarpado (24°)
Materia parental	aluvión	aluvión	aluvión	conglomerado sobre areniscas	lulitas	conglomerado sobre areniscas
Drenaje superficial	bueno a moderado	moderado	bueno	moderado	deficiente	muy bueno
Textura del perfil*	de franco arcillo limoso a franca	de franco arcillo limoso a franca	de franco arcillo arenosa a franca y franco arcillosa	de franco arcillo limoso a franco arenosa	de franco arcillosa a arcillo limosa	de franco arcillo limoso a franco arcillo arenosa gruesa
ph *	débil a ligeramente ácido (5.4 a 5.9)	moderadamente a fuertemente ácido (5.6 a 4.7)	ligeramente ácido (5.9 a 5.4)	fuertemente ácido (4.6 a 3.8)	moderada a fuertemente ácido (5.3 a 4.3)	fuertemente ácido (4.5 a 3.6)
Profundidad del suelo	>100 cm, horizonte C (w)	>100 cm, horizonte C (g)2	90 cm, horizonte C (w)1	> 54 cm, horizonte C (w)	95 cm, horizonte C (g)	>92 cm, horizonte C (w)1

* La variación se relaciona con los diferentes horizontes explorados

¹ Siebe, datos no publicados

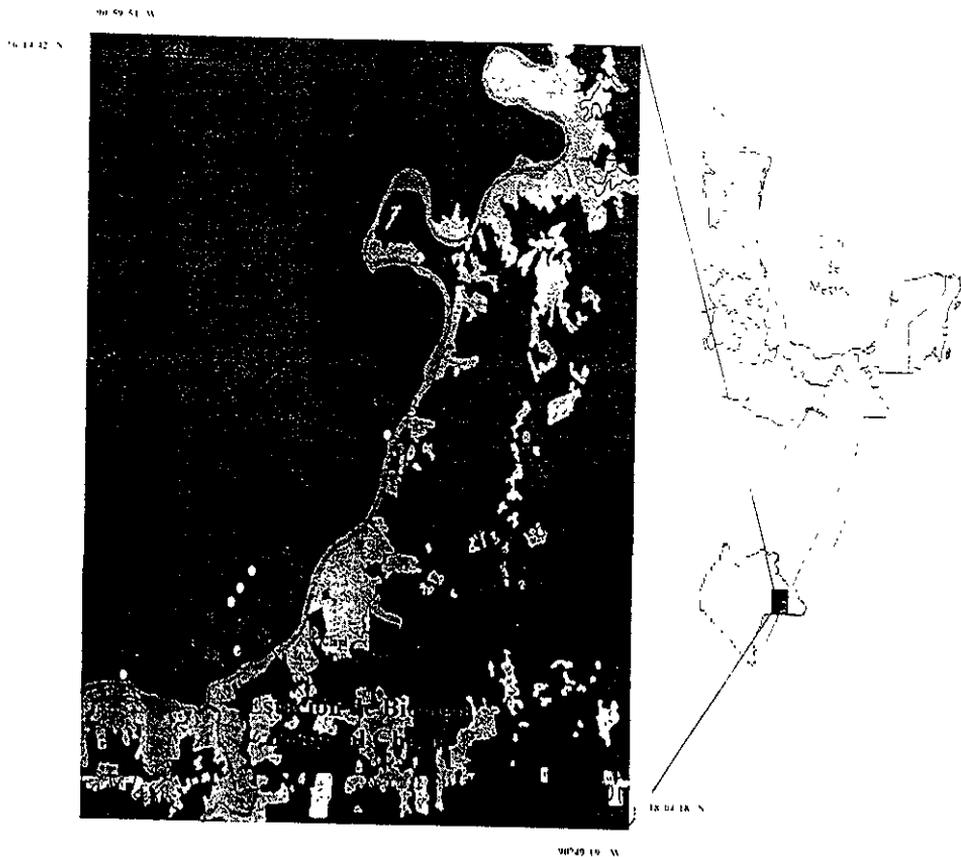


Figura 1.1 Área de Estudio. Mapa de la Estación de Biología Tropical Chajul, en la Reserva de Biosfera de Montes Azules. Selva Lacandona, Chiapas, México. PI=Planicie de Inundación; L=Lomerio

CAPÍTULO II

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD ARBÓREA

A NIVEL PLÁNTULA, JUVENIL, BRINZAL Y ADULTO

EN DOS HÁBITATS DE CHAJUL,

SELVA LACANDONA (CHIAPAS), MÉXICO.

RESUMEN

Se describió la composición y la estructura de la comunidad arbórea de una selva húmeda, en los estadios de plántula (10-50 cm de altura), juvenil (>50 cm de altura, <1 cm dap), brinjal (1-5 cm de dap) y adulto (≥ 10 cm de dap), en dos hábitats de Chajul (Chiapas), México. Cada hábitat constó de tres sitios y dentro de cada sitio se estableció una parcela de observación permanente. En cada parcela se eligieron 40 pares de puntos al azar, y alrededor de ellos se ubicaron tres cuadros de manera anidada, en el interno (1.25 X 2.5 m) se censaron las plántulas, en el cuadro medio (2.5 X 5 m) se censaron los juveniles y en el externo (5 X 10 m) los brinzales. El censo de los adultos consideró a todos los individuos dentro de la parcela.

Del censo de las tres hectáreas se encontraron 59 familias y 254 especies; por estadio del ciclo de vida se registraron 131 especies en plántulas, 145 en juveniles, 184 en brinzales y 158 en adultos. Por hábitat, en planicie de inundación (1.5 ha) se encontraron 49 familias y 186 especies; en lomerío, 54 familias y 204 especies. Los lomeríos presentaron mayor abundancia, riqueza y diversidad de especies en los estadios de plántula, juvenil y brinjal, lo que parece estar asociado a las características edáficas y topográficas que presentan, ya que en estos sitios existió un gradiente más amplio en las variables referidas. Los hábitats presentaron alta semejanza florística a nivel de familias (Sørensen $S = 86.79$) y de especies ($S = 69.74$). En todos los estadios de ambos Hábitats predominaron las especies tolerantes a la sombra, reflejo de las adaptaciones para germinar y establecerse en ambientes de baja luminosidad. La alta abundancia de algunas familias (*Rubiaceae*, *Piperaceae*, *Myrtaceae* y *Malvaceae*) en los estadios iniciales y su escasa o nula presencia como adultos, puede ser resultado de las adaptaciones para explotar los recursos a diferentes alturas.

La estructura de la planicie de inundación estuvo caracterizada por pocos individuos de grandes diámetros; en los lomeríos, el número de individuos fue mayor, pero de menor diámetro. Probablemente la estructura de los hábitats esté determinada por las características edáficas. Las distribuciones de frecuencias del área basal así como la de las alturas de los individuos indican que no existen estratos arbóreos, sino que se trata de un desarrollo vegetal continuo.

Comparados con otras selvas húmedas, y con base en las especies con diámetro a la altura del pecho ≥ 10 cm, ambos hábitats presentaron baja densidad y riqueza de especies (planicie de inundación, 369 individuos ha^{-1} y 56.3 especies ha^{-1} ; lomerío, 459 individuos ha^{-1} y 60.3 especies ha^{-1}). El área basal del lomerío estuvo entre los valores más bajos (23.7 $m^2 ha^{-1}$), mientras que la planicie de inundación presentó valores similares a los de otras selvas (33.1 $m^2 ha^{-1}$). La diversidad de especies fue baja en la planicie de inundación ($H' = 5.66$), y la de lomerío similar a la de otras selvas ($H' = 6.16$). De los resultados del número de individuos por especie, de la baja semejanza

florística entre los estadios iniciales y los adultos, así como del número de especies registradas por cuadro, se sugiere que la diversidad de especies arbóreas puede ser mantenida a largo plazo a través de reemplazos heteroespecíficos. Además, de los resultados obtenidos en el presente trabajo, se concluye que es necesario contar con métodos estándar para realizar los censos de vegetación, a fin de poder comparar los resultados y buscar patrones que conduzcan a prácticas de manejo generalizables.

INTRODUCCIÓN

Las selvas tropicales son los ecosistemas terrestres con mayor diversidad de especies arbóreas que existen en el planeta (Connell 1978; Valencia et al 1994). Se ha postulado que la alta diversidad de especies está asociada a la cantidad y distribución temporal de lluvia y/o a factores edáficos particulares (Basnet 1992, Gentry 1988b, 1990, Hubbell y Foster 1986; Medina 1983). También se ha propuesto que a menudo las especies son especialistas, es decir, están asociadas a condiciones ambientales particulares (Kapos et al 1990, Medina 1983).

En selvas húmedas, los estudios de estructura y composición de especies han mostrado que la mayoría de las especies arbóreas presentan poblaciones de baja densidad, frecuentemente menos de un árbol por hectárea con diámetros a la altura del pecho (*dap*) ≥ 10 cm (Bongers et al. 1988; Gentry 1990; Hubbell y Foster 1983). Así mismo, el análisis de la comunidad arbórea habitualmente se ha referido a sitios maduros (*sensu* Richards 1983), y a especies de árboles con *dap* ≥ 10 cm (ver revisión en Korning y Balslev 1994) y aún mayores (por ejemplo Herwitz y Young 1994). Falta realizar estudios sobre la estructura de la comunidad y la composición de especies arbóreas que abarquen todas las fases del ciclo de vida (*plántula*, *juvenil* y *adulto*). Estos estudios permitirán, por un lado, establecer que ocurre con la abundancia, la riqueza y la diversidad de especies en las diferentes fases, y por otra parte, permitirán dilucidar cuál o cuáles son los factores que pueden estar determinando la diversidad en cada estadio.

El presente trabajo abordó la descripción y la comparación de la comunidad arbórea considerando, además de los individuos ≥ 10 cm de *dap*, (llamados **adultos** en el trabajo), los estadios de "**plántula**" (10-50 cm de altura), "**juvenil**" (>50 cm de altura, <1 cm *dap*) y "**brinzal**" (1-5 cm de *dap*), en dos hábitats de la región de Chajul, Selva lacandona (Chiapas), México.

MATERIAL Y MÉTODO

SISTEMA DE ESTUDIO

Se seleccionaron dos hábitats, al primero se le llamará **planicie de inundación** de aquí en adelante y al segundo se designará como **lomerío**. En cada uno de los hábitats se establecieron tres sitios, y en cada sitio se ubicó una parcela de observación permanente (POP) de 0.5 ha (20 X 250 m). Se pretendió que en cada parcela estuvieran presentes las diferentes fases de regeneración natural del bosque (*sensu* Whitmore 1975). Cada parcela fue subdividida en 100 cuadros de 50 m² (5 X 10 m), delimitados por estacas de aluminio. En cada parcela se eligieron al azar 40 pares de puntos a manera de coordenadas cartesianas, los puntos fueron referidos al cuadro respectivo y dentro de él

se ubicaron, de forma anidada, subcuadros de 3.125 m² (1.25 X 2.5 m); 12.5 m² (2.5 X 5 m) y 50 m² (5 X 10 m), a los que se denominó cuadro interno, medio y externo, respectivamente (Fig. 2.1).

En el cuadro interno se censaron todos los individuos de las especies arbóreas enraizados dentro de él, y cuya altura estuviese comprendida entre 10 y 50 cm; a estos individuos se les llamará **plántulas** de aquí en adelante. En el cuadro medio el censo de las especies arbóreas consideró a los individuos con altura mayor de 50 cm y diámetro a la altura del pecho (dap, evaluado a 130 cm del suelo) <1 cm; a esta categoría se le llamará **juvenil** de aquí en adelante. En el cuadro externo, el censo de las especies arbóreas se llevó a cabo con los individuos de dap >1 cm y <5 cm, a los que se referirá como **brinzales** de aquí en adelante. Finalmente, el censo de todos los individuos con dap >10 cm, a los que se llamará **adultos**, fue realizado dentro de toda la parcela (Fig. 2.1).

REGISTRO DE DATOS

Los datos registrados fueron los siguientes:

- **Altura.** Definida como la longitud entre el suelo y el ápice de la planta. Para plántulas (con un error de medición de ± 0.5 cm) y juveniles (± 5 cm) se obtuvo mediante una cinta métrica metálica, mientras que para los brinzales y adultos (± 10 cm) se empleó un telémetro (Range Finder, optimeter 120, 620. Ranging Inc. USA).
- **Área basal (AB).** Se obtuvo suponiendo que la sección transversal del tronco es circular de manera que: $AB = \pi \cdot r^2$. A cada tronco se le midió el perímetro (P), y de éste se obtuvo el radio (r) a través de la fórmula $r = P/2\pi$. Las evaluaciones se realizaron con una cinta métrica metálica para los juveniles y brinzales, y con una cinta métrica flexible para obtener el perímetro en los adultos. Las mediciones se hicieron con un error ± 0.5 mm. Si los individuos presentaban dos o más troncos, se obtuvo el área basal por tronco y se sumó.
- **Determinación taxonómica.** Se efectuó a nivel de familia y especie con la ayuda del Sr. Santiago Sinaca (experto en la flora local) en el campo mismo y a través del cotejo de los ejemplares con los del Herbario del Instituto de Biología, UNAM (MEXU).
- **Estado sucesional de las especies.** Una vez obtenida la determinación taxonómica de las plantas registradas, se les clasificó siguiendo el esquema de Whitmore (1989a) en uno de los dos siguientes grupos: 1) especies tolerantes a la sombra (T), definidas como aquellas que sus semillas germinan bajo el dosel cerrado y sus plántulas son capaces de establecerse y regenerarse en el sotobosque; y 2) pioneras o intolerantes a la sombra (I), definidas como aquellas especies cuyas semillas germinan y regeneran sólo en claros o bajo el cielo abierto, las cuales no se regeneran en el sotobosque y son reemplazadas sucesionalmente por los tolerantes.

- **Clasificación de las especies con base en la altura máxima que alcanzan en la madurez** (variable también llamada 'posición en el dosel') A cada especie registrada se le clasificó en uno de los tres grupos siguientes: 1) árboles del sotobosque (altura máxima entre 5 y 12 m), 2) del subdosel, cuyas alturas máximas varían entre 12 y 20 m, y 3) del dosel, árboles con alturas máximas >20 m. El estado sucesional y la posición en el dosel fueron asignados con base en Ibarra-Manríquez (1985), Pennington y Sarukhán (1968) así como con los datos obtenidos de los ejemplares del Herbario del Instituto de Biología, UNAM (MEXU).

ANÁLISIS DE DATOS

Se obtuvo el número total de individuos (abundancia) y de especies (riqueza) por hábitat y por estadio del ciclo de vida. Los resultados de abundancia fueron transformados a densidad por metro cuadrado de acuerdo con la siguiente relación: número de individuos registrados/ac, donde ac es el área total de censo por parcela en m². En el caso de las plántulas ac = 375, 1 500 para los juveniles y 6 000 para los brinzales. Se evaluó la semejanza florística a nivel de familias y especies entre hábitats, así como entre los diferentes estadios de vida dentro del mismo hábitat, a través del índice de Similitud (S) de Sørensen (Magurran 1988). Este índice se calculó como: $S = 2a/b+c \cdot 100$, donde a es el número de familias o especies compartidas por ambas unidades, b es el número total de familias o especies presentes en uno de las unidades y c es el número total de familias o especies presentes en la otra unidad (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974). Se realizaron pruebas de χ^2 para evaluar si la proporción de especies tolerantes e intolerantes a la sombra, así como de aquellas que ocupan diferente posición en el dosel, variaban entre hábitats y entre estadios de vida.

Se utilizó la prueba de Mann-Whitney (U) para evaluar si los hábitats presentaban diferencias significativas en abundancia y riqueza de especies. Se evaluó la diversidad de especies, índice de Shannon (H') y el índice de equitabilidad respectivo (J'), por hábitat y por estadio dentro del hábitat. Este índice se calculó como $H' = - \sum p_i \log_2 p_i$, donde p_i es la proporción de individuos de la especie i respecto al total de la comunidad, la equitabilidad se calculó como $J = H'/H'_{max}$, donde H'max es la diversidad máxima esperada (igual a $\log_2 S$, donde S es el número total de especies). Se realizaron pruebas pareadas de t para evaluar diferencias significativas en diversidad de especies entre hábitats y entre estadios de vida, ajustando el nivel de significancia de rechazo de hipótesis de acuerdo al número de comparaciones realizadas entre los grupos ($\alpha /$ número de comparaciones).

RESULTADOS

COMPOSICIÓN FLORÍSTICA

El número total de especies encontrado en las seis parcelas censadas (dos hábitats con tres parcelas de 0.5 ha cada una) fue de 254, que correspondieron a 59 familias. Para la planicie de inundación se encontraron 186 especies y 49 familias, mientras que para el lomerío el número de especies fue de 204 y 54 familias (Anexo A). La relación especies/familia ($=0.26$) no difirió entre los hábitats ($\chi^2 = 0.00$, g.l. = 1, ns). Del total de las especies registradas, dos permanecieron como desconocidas, 13 fueron determinadas taxonómicamente a nivel de familia, 36 a nivel de género, y las 203 restantes fueron determinadas a nivel de especie (Anexo A). El número de especies por estadio, considerando las seis parcelas, fue de 129 para plántulas, 142 para juveniles, 176 para brinzales y 158 para adultos. En todos los estadios de vida, el lomerío presentó mayor número de especies que la planicie de inundación (Anexo A).

En ambos hábitats más del 50% de las especies pertenecieron a unas cuantas familias y, en contraste, muchas familias sólo estuvieron representadas por una o dos especies (Anexo A). Así, en la planicie de inundación sólo 8 familias (15.7% del total de familias registradas) aportaron el 50% de las especies, y en lomerío 9 familias (16.7% del total) aportaron el 50.5% del total de especies. En cambio, 21 familias de la planicie de inundación (41.2% del total) estuvieron representadas por una especie, y el mismo caso se presentó en 27 familias del lomerío, que representan 47.3% del total (Fig. 2. 2)

Ambos hábitats compartieron un alto número de familias ($S= 86.8$) y, en menor medida, compartieron a las especies ($S= 69.7$). Por estadio de vida los hábitats presentaron menos especies comunes ($S= 64.2$ para plántulas, $S= 60.8$ para juveniles; $S= 67.7$ para brinzales; y $S= 71.3$ para adultos). Dentro de cada hábitat la semejanza florística fue alta al comparar estadios consecutivos, y la menor similitud se presentó en la comparación entre adultos y plántulas (Cuadro 2. 1)

CUADRO 2. 1 Semejanza florística (Índice de Sørensen) entre los estadios del ciclo de vida de dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. PLA= plántulas; JUV= juveniles; BRI= brinzales; y ADU= adultos. Los valores están dados en porcentajes.

ESTADIO	PLANICIE DE INUNDACIÓN			LOMERÍO		
	PLA	JUV	BRI	PLA	JUV	BRI
JUV	70.8			81.3		
BRI	64.1	72.2		73.7	76.0	
ADU	40.6	43.7	45.6	33.9	32.1	34.3

En ambos hábitats y en todos los estadios de vida predominaron las especies tolerantes a la sombra sobre las intolerantes en una relación aproximada de 3:1 (Cuadro 2.2) La proporción de especies tolerantes e intolerantes no presentó diferencias significativas entre los hábitats ($\chi^2= 1.7$, g.l.= 4, ns), ni entre los estadios de vida dentro de cada hábitat (planicie de inundación, $\chi^2=1.2$, g l = 3, ns; lomerio, $\chi^2 = 0.5$, g l.= 3, ns).

CUADRO 2.2 Frecuencia de especies categorizadas por su estado sucesional y su presencia en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. T = Tolerantes a la sombra; I = intolerantes a la sombra. Los valores entre paréntesis indican las proporciones relativas. Total, son las proporciones considerando todos los estadios

ESTADIO	PLANICIE DE INUNDACIÓN		LOMERIO	
	I	T	I	T
PLA	17 (0.20)	67 (0.80)	18 (0.18)	83 (0.82)
JUV	16 (0.17)	78 (0.83)	19 (0.17)	91 (0.83)
BRI	27 (0.22)	94 (0.78)	29 (0.20)	115 (0.80)
ADU	21 (0.21)	80 (0.79)	21 (0.19)	91 (0.81)
TOTAL	44 (0.24)	136 (0.76)	43 (0.22)	153 (0.78)

De la misma manera, en ambos hábitats predominaron las especies del subdosel, y su proporción se mantuvo prácticamente constante en todos los estadios. En plántulas, juveniles y brinzales la proporción de especies del dosel fue ligeramente menor a la proporción de especies del sotobosque, pero a nivel de adultos aumentó sensiblemente la proporción de especies del dosel y disminuyeron las del sotobosque (Cuadro 2.3). La frecuencia de especies con diferente posición en el dosel difirió significativamente entre hábitats ($\chi^2= 22.2$, g.l.= 3, $P < 0.001$), y entre los estadios de vida dentro de ambos hábitats (planicie de inundación, $\chi^2= 26.4$, g.l.= 6, $P > 0.001$; lomerio, $\chi^2= 28.3$, g.l.= 6, $P > 0.001$).

CUADRO 2.3 Frecuencia de especies categorizadas por la posición que guardan en el dosel dentro de dos hábitats de la región de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. 1= especies del sotobosque (5 a 12 m), 2= especies del subdosel (>12 m, <20 m); 3= especies del dosel (>20 m). Los valores entre paréntesis indican las proporciones relativas. Total, proporciones considerando todos los estadios.

ESTADIO	PLANICIE DE INUNDACIÓN			LOMERIO		
	1	2	3	1	2	3
PLA	28 (0.34)	30 (0.37)	24 (0.29)	27 (0.26)	54 (0.52)	22 (0.21)
JUV	34 (0.37)	36 (0.39)	22 (0.24)	30 (0.28)	56 (0.52)	21 (0.20)
BRI	41 (0.34)	50 (0.42)	28 (0.24)	41 (0.29)	67 (0.48)	31 (0.22)
ADU	12 (0.12)	39 (0.40)	47 (0.48)	10 (0.10)	49 (0.46)	46 (0.44)
TOTAL	46 (0.26)	72 (0.41)	59 (0.33)	45 (0.24)	82 (0.44)	60 (0.32)

ESTRUCTURA REGENERATIVA DE LA COMUNIDAD

i. Estructura de tamaños

Considerando a todos los individuos registrados en los estadios de vida iniciales (plántulas, juveniles y brinzales) se obtuvieron las distribuciones de frecuencias de sus alturas, observándose que en ambas hábitats las mayores frecuencias se presentaron entre los 100 y los 300 cm; y que las alturas >600 cm prácticamente no estuvieron representadas. Así mismo se observó que las frecuencias de lomerío fueron mayores en todas las categorías de altura (Fig. 2. 3), por lo que estas distribuciones difirieron significativamente entre hábitats ($\chi^2= 98.3$, g.l.=9, $P<0.0001$). Por estadio del ciclo de vida, las alturas promedio de ambos hábitats fueron similares en plántulas (planicie de inundación, 22.1 cm, intervalo de 20.7 a 23.2; lomerío, 22.1 cm, intervalo de 19.5 a 23.7) y las distribuciones de frecuencias mostraron diferencias significativas ($\chi^2= 10.1$, g.l.= 3, $P<0.01$); las alturas promedio también fueron semejantes en los juveniles (planicie de inundación, 100.9 cm, intervalo de 95.8 a 109.3; lomerío, 103.4 cm, intervalo de 100.9 a 106.5), pero las distribuciones de frecuencias no difirieron significativamente ($\chi^2= 8.4$, g.l.= 5, ns). En los brinzales la altura promedio fue mayor en el lomerío (planicie de inundación, 317.6 cm, intervalo de 303.4 a 328.8; lomerío, 347.5, intervalo de 329.2 a 367.5) y también las distribuciones difirieron significativamente ($\chi^2= 48.3$, g.l.= 7, $P<0.0001$). Finalmente, las alturas del dosel presentaron diferencias significativas entre hábitats ($\chi^2= 338.2$, g.l.=7, $P < 0.0001$), al respecto, es importante destacar que no se trata de alturas de los árboles encontrados dentro de la parcela, razón por la cual no se habla de altura de los árboles adultos.

ii. Área basal

Considerando a todos los individuos con $dap \geq 1$ cm, el área basal fue mayor en la planicie de inundación. Con base en los estadios de vida, el área basal fue mayor en el lomerío para los estadios de juvenil y brinzal, pero no para los adultos (Cuadro 2. 4). La distribución de frecuencias del área basal mostró diferencias significativas entre hábitats ($\chi^2= 64.1$, g.l.= 7, $P < 0.0001$). Las mayores frecuencias de área basal se presentaron en las categorías correspondientes a individuos juveniles y brinzales, y las menores en los adultos. De los adultos, las frecuencias más altas se presentaron en las categorías de 25 a 50 cm² y las más bajas en las categorías >100 cm² (Fig. 2. 4).

CUADRO 2. 4 Área basal (m²/ha) total y por estadio del ciclo de vida en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. Se consideran sólo individuos con dap \geq 1 cm. El tamaño de muestra por estadio de vida y hábitat fue: planicie de inundación, 117 individuos juveniles (JUV), 1540 brnzales (BRI) y 553 adultos (ADU); lomerío, 205 individuos juveniles, 2494 brnzales y 689 adultos.

	PLANICIE DE INUNDACIÓN				LOMERIO			
	JUV	BRI	ADU	TOT	JUV	BRI	ADU	TOT
TOTAL	0.021	1.50	31.62	33.13	0.031	1.99	21.66	23.69

ABUNDANCIA, RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE ESPECIES ARBÓREAS

La densidad (número de individuos m⁻²) fue mayor en el hábitat de lomerío para todos los estadios del ciclo de vida, pero sólo existieron diferencias significativas entre los juveniles y los brnzales de ambos hábitats, (Mann-Whitney, $U = 0$, $p < 0.05$). Del mismo modo, en el lomerío la riqueza de especies fue mayor, en todas las fases del ciclo de vida (Cuadro 2.5), pero a diferencia de la densidad, todos los estadios mostraron diferencias significativas en la riqueza de especies (Mann-Whitney, $U = 0$, $p < 0.05$). Respecto al número de individuos por especie se observó que en todos los estadios la planicie de inundación, y solamente en los adultos del lomerío, la mayoría de las especies estuvieron representadas sólo por uno o dos individuos, y por lo tanto, muy pocas especies presentaron alta densidad. En las plántulas, juveniles y brnzales de lomerío aproximadamente el 50% de las especies tuvieron cuatro o más individuos (Fig. 2. 5). En ambos hábitats la distribución de frecuencias del número de individuos por especie mostró diferencias significativas entre los diferentes estadios (planicie de inundación, $\chi^2 = 45.4$, g.l.=24, $P = 0.005$; lomerío, $\chi^2 = 50.1$, g.l.=24, $P = 0.001$). La diversidad de especies (índice de Shannon, H') fue mayor en el lomerío para los estadios de plántula, juvenil y brnzal, pero en los adultos la diversidad fue mayor en la planicie de inundación. Los mismos resultados se presentaron para la equitatividad (Cuadro 2.5). Al comparar la diversidad entre estadios se observó que existieron diferencias significativas entre las plántulas de ambos hábitats ($t = 4.9$, g.l.=1986, $P < 0.001$), entre los juveniles ($t = 6.7$, g.l.=1704, $P < 0.0001$), entre los brnzales ($t = 15.8$, g.l.=2767, $P < 0.0001$); y entre hábitats ($t = 11.8$, g.l.=7355, $P < 0.0001$), pero no entre los adultos ($t = 1.8$, g.l.=1222, ns).

CUADRO 2. 5 Síntesis cuantitativa de las especies arbóreas en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. Densidad (DE= número de individuos m⁻²), riqueza (RI= número de especies registradas 0.5ha⁻¹), densidad de especies (DR= número de especies m⁻²), diversidad (Shannon = H') y equitabilidad (J') de especies. Promedios considerando los tres sitios ± un error estándar.

	PLANICIE DE INUNDACIÓN				LOMERÍO			
	PLA	JUV	BRI	ADU	PLA	JUV	BRI	ADU
DE	2.6 ± 0.3	0.6 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.04 ± 0.03	3.0 ± 0.7	0.7 ± 0.2	0.4 ± 0.1	0.05 ± 0.05
RI	48.7 ± 1.0	55.3 ± 1.2	71.3 ± 1.4	56.3 ± 1.7	63 ± 1.2	72.3 ± 1.6	103 ± 0.8	60.3 ± 2.5
DR	0.4 ± 0.1	0.1 ± 0.05	0.04 ± 0.03	0.01 ± 0.02	0.5 ± 0.1	0.1 ± 0.07	0.05 ± 0.02	0.01 ± 0.03
H'	4.67	5.27	5.02	5.68	5.17	5.81	6.01	5.56
J'	0.73	0.80	0.72	0.85	0.76	0.85	0.84	0.81

DISCUSIÓN

COMPOSICIÓN FLORÍSTICA

Se ha propuesto que a nivel continental la diversidad de especies es el resultado de fenómenos histórico - evolutivos y biogeográficos (por ejemplo, Gentry 1982a; Prance 1982), por lo que las selvas húmedas neotropicales comparten un acervo taxonómico común. Los resultados del presente estudio confirman lo anterior, ya que las familias con mayor número de especies no sólo fueron muy semejantes entre los hábitats estudiados ($S = 86.8$), sino que la semejanza se presentó con otros sitios (Anexo B). Además se ha postulado que la diversidad de especies y la composición florística a nivel regional y local está determinada por factores ecológicos (Gentry 1990) entre los que se mencionan las características edáficas y/o topográficas (por ejemplo, Hubbell y Foster 1986; Medina 1983). Los hábitats estudiados en el presente trabajo difieren tanto en topografía como en sus características edáficas (Cuadro 1; Siebe et al. 1994), lo que puede explicar la menor diferencia florística entre las especies de ambos hábitats ($S = 69.7$), confirmando con ello la importancia de dichos factores ecológicos.

Se esperaba una alta semejanza florística entre las plántulas y los adultos, debido a que las primeras son producidas por los árboles adultos; pero no se presentó esto en ninguno de los hábitats (planicie de inundación, $S = 40.6$; lomerío, $S = 33.9$). Lo anterior puede asociarse a tres posibles causas: 1) los censos de la vegetación fueron realizados durante la época de secas (1 - 12 de mayo), por lo que las plántulas censadas tenían al menos 6 meses de vida, habiendo pasado el periodo de fructificación y de mayor mortalidad (Carabias-Lillo y Guevara 1985; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985), 2) que en estos sitios la lluvia de semillas alóctona tenga un papel relevante (Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993); 3) que el año de evaluación no haya coincidido con los de fructificación de la mayoría de las especies (Schupp 1990).

El predominio de las especies tolerantes a la sombra o clímax, en ambos hábitats, es un indicador de que en las selvas húmedas la mayoría de las especies tienen adaptaciones para germinar y establecerse en sitios sombreados o de escasa luz (Budowski 1965, 1970, Ng 1978), que son las condiciones prevalecientes en el piso de las selvas (Chazdon y Fetcher 1984; Denslow et al. 1990). Este predominio de las especies tolerantes también se ha reportado en otras selvas (Faber-Langendoen y Gentry 1991). La razón de que los porcentajes de especies tolerantes e intolerantes a la sombra se mantuvieran prácticamente sin cambios entre los estadios iniciales puede estar asociado a que los estadios puedan ser solamente reflejo de cohortes que van creciendo y sustituyendo paulatinamente a las especies que mueren. Esto es, se trata de especies que ya se han establecido, y como consecuencia sus tasas de mortalidad disminuyen (Clark y Clark 1991; DeSteven 1994; Osunkoya et al. 1993), situación que puede confirmarse por el hecho de que las especies pueden permanecer en crecimiento suspendido durante largos periodos (Córdova-Casillas 1985; Hubbell y Foster 1990; Lieberman et al. 1985). Sin embargo, esto es poco probable ya que debe considerarse que los requerimientos ambientales de las especies pueden variar a través de su ciclo de vida (Clark y Clark 1992; Clark et al. 1993; Martínez-Ramos 1994), y que las especies pueden demandar altos niveles de luz para completar todo su ciclo de vida (Hartshorn 1978). Probablemente, entonces, las proporciones de especies tolerantes e intolerantes de los estadios iniciales sean el resultado de una sobresimplificación de los gremios, por lo que esta clasificación no debe ser considerada de manera rígida e inflexible (Martínez-Ramos y Samper 1998).

ESTRUCTURA

Se ha propuesto que en las selvas húmedas las especies presentan diferente altura potencial máxima, lo que se refleja en la formación de estratos arbóreos o estratificación vertical de la comunidad arbórea (Ashton y Hall 1992; Koike y Syahbuddin 1993). Así mismo, se ha propuesto que las diferencias en la altura potencial máxima son el resultado de las adaptaciones que las especies presentan para explotar los recursos a diferentes niveles de altitud (Oliveira-Filho et al. 1996, Valencia et al. 1994). Los resultados del presente trabajo no apoyan la idea de la formación de estratos, pues los resultados de las distribuciones de frecuencias de alturas y del área basal indican que se trata de una estructura vegetal continua más que de estratos diferenciados. Esta situación también se ha registrado en otra selva húmeda mexicana (Popma et al. 1988). Sin embargo, aunque no se detectó la presencia de estratos los resultados del presente trabajo parecen confirmar la propuesta de la repartición vertical como adaptación para explotar los recursos a distintos niveles de altitud, aunque en nuestro caso se trata de familias no de especies, ya que las familias *Rubiaceae*, *Piperaceae*, *Malvaceae*, *Myrtaceae* y *Palmae* presentaron muy altas densidades en los estadios

iniciales - plántulas, juveniles y brinzales -, pero estuvieron muy pobremente representadas, o no lo estuvieron, en los adultos (Anexo A).

Las diferencias significativas entre las distribuciones de frecuencias de la posición en el dosel, tanto entre hábitats como entre los estadios, se debieron al fuerte aumento de las especies del dosel en los adultos, lo que se percibió en que al excluir dicho estadio del análisis no existieron diferencias significativas entre hábitats ($\chi^2= 0.2$, g.l.= 2, ns) ni entre estadios (planicie de inundación, $\chi^2= 1.2$, g.l.=4, ns; lomerío, $\chi^2= 0.7$, g.l.= 4, ns). Los resultados anteriores no coinciden con lo reportado por Faber-Langendoen y por Gentry (1991), ya que ellos encontraron que en la composición de los estadios juveniles predominaban especies del dosel y emergentes.

Se ha encontrado que los sitios de ligera pendiente presentan mayor densidad de árboles y menor altura que los sitios planos; y que en los sitios planos la disminución en la densidad de árboles está asociada al aumento en área basal aportada por árbol (Herwitz y Young 1994; Kapos et al. 1990; Korning y Balslev 1994). Korning y Balslev (1994) suponen que en sitios planos predomina la fase madura sobre la constructiva (*sensu* Whitmore 1984) y que en sitios de ligera pendiente ocurre lo contrario. En las hábitats estudiadas también los sitios planos (planicie de inundación) presentaron menor densidad de árboles, porcentajes más altos en las mayores categorías de área basal y mayor área basal total con respecto a los sitios de pendiente (lomerío). Las diferencias entre los hábitats estudiadas fueron semejantes a las reportadas en los estudios referidos previamente (Anexo C). De la misma manera, Bongers et al. (1988) encontraron en la selva de Los Tuxtlas, México, valores de área basal semejantes a los de planicie de inundación; ellos asocian sus resultados con la relativa estabilidad del sitio, que a su vez es consecuencia de la baja frecuencia de caída de árboles. Para este estudio, las diferencias entre los hábitats respecto a la densidad de árboles y al área basal parece estar básicamente determinada por las características edáficas (Siebe et al. 1994); pues los suelos de planicie de inundación, profundos y ricos en nutrimentos favorecen el desarrollo vegetal y la mayor estabilidad, mientras que los suelos someros y con menos nutrimentos del lomerío, asociados a la pendiente propia de ellos, pueden encontrarse entre las causas que provoquen una mayor caída de árboles y, como resultado, un hábitat menos estable con una mayor proporción de su área en fase constructiva (*sensu* Whitmore 1984); resultados que amplían y ratifican las propuestas de Bongers et al. (1988) y de Korning y Balslev (1994).

ABUNDANCIA, RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE ESPECIES ARBÓREAS

Los resultados de abundancia, riqueza y diversidad de especies arbóreas apoyan la propuesta de la hipótesis de diferenciación de nichos (Grubb 1977) ya que el hábitat más heterogéneo en recursos edáficos (lomerío, Cuadro 1; Siebe et al. 1994) presentó valores más altos en las variables

mencionadas. La menor abundancia, riqueza y diversidad de especies arbóreas registrada en los estadios iniciales de la planicie de inundación parecen estar asociadas, en gran medida, a la estructura de la comunidad, menos árboles de mayor *dap* producen un dosel más alto y homogéneo el cual puede reducir los niveles de luz que ingresan al sotobosque (Chazdon y Fetcher 1984), y consecuentemente disminuir la germinación y el establecimiento de plántulas y juveniles (Budowski 1965), así como limitar la transición entre estadios (Clark et al. 1993). También puede ocurrir que los adultos incorporen la mayoría de los nutrientes, volviéndolos limitantes para los estadios iniciales. En cambio, el dosel más bajo y heterogéneo de lomerío posibilita el ingreso de luz al sotobosque, y por ende, permitiría, por un lado, mayor germinación y establecimiento de plántulas y juveniles (Budowski 1965), y por el otro, la transición de estas fases a la de brinzal, así como el desarrollo de éstos últimos (Córdova-Casillas 1985; Hartshorn 1978).

Como se ha reportado para otras selvas húmedas (Foster 1990; Foster y Hubbell 1990, Gentry 1990; Hubbell y Foster 1983; Valencia et al. 1994), la alta diversidad de especies registrada a nivel de adultos en este estudio también está determinada por la alta equitabilidad, pues un alto porcentaje de especies estuvieron representados por un sólo individuo (planicie de inundación, 35.3%; lomerío, 38.6%); y casi dos terceras partes de las especies de uno a cuatro individuos (Planicie de inundación, 67.2%; lomerío, 60.4%). Sin embargo, la causa de que no ocurriera lo mismo en los estadios iniciales puede asociarse a que los recursos limitantes (Clark et al. 1993; Clark y Clark 1992) y/o las condiciones ambientales (Kira y Joda 1989; Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1996) sean diferentes para cada estadio, por lo que el ser abundante en un estadio no implica que lo serán en los estadios precedentes o subsecuentes, donde las condiciones pueden tornarse restrictivas. Lo anterior puede ser confirmado mediante una revisión de las especies más abundantes en cada estadio (Anexo A). En el sotobosque de la planicie de inundación dominaron *Chamaedorea tepejilote*, *Rinorea guatemalensis* y *Ampelocera hotteii*; así mismo, se presentó una alta abundancia de la especie pionera *Acalypha diversifolia* (*sensu* Whitmore 1975), la cual forma manchones monoespecíficos (obs. pers.). Entre los árboles con $dap \geq 10$ cm, las especies más abundantes fueron *Guarea glabra*, *Dialium guianense* y *Ampelocera hotteii*; ésta última estuvo bien representada en todos los estadios. El sotobosque del lomerío estuvo dominado por *Chamaedorea concolor*, por *Guarea excelsa* y por distintas especies del género *Psychotria*, especialmente por *P. brachiata*; en los adultos las especies con mayor abundancia fueron *Dialium guianense*, *Guarea excelsa* y *Cupania dentata*. Las dos primeras estuvieron bien representadas en todos los estadios y la última sólo en brinzales y adultos. La alta densidad de palmas del sotobosque es característica de las selvas tropicales (por ejemplo, Bongers et al. 1988; Gentry 1988a).

El área basal día planicie de inundación mostró resultados similares a los de otras selvas, pero el área basal del lomerío se encontró entre los valores más bajos (planicie de inundación, 31.6 m² ha⁻¹; lomerío, 21.7 m² ha⁻¹; promedio de otros sitios = 33.7 ± 2.6 m² ha⁻¹, N = 18). Comparado con los resultados obtenidos en otras selvas húmedas la densidad de ambos hábitats fue muy baja (planicie de inundación, 369 individuos ha⁻¹, lomerío, 459 individuos ha⁻¹; promedio de otros sitios 665.7 ± 67.5 individuos ha⁻¹, N = 22) y lo mismo ocurrió con la riqueza de especies (planicie de inundación, 56.3 especies ha⁻¹; lomerío, 60.3 especies ha⁻¹; promedio de otras selvas = 141.5 ± 25.4, N = 15). Respecto a la diversidad, la día planicie de inundación fue similar a la reportada para las selvas africanas (planicie de inundación, H' = 5.66; África, H' = 5.95, N = 5) y la del lomerío fue mayor a la día planicie de inundación y semejante a la registrada en las selvas húmedas neotropicales y asiáticas (lomerío, H' = 6.16; promedio en las neotropicales, H' = 6.33, N = 33; promedio en las asiáticas, H' = 6.29, N = 1) e inferior a las Australianas (promedio, H' = 6.95, N = 2), datos reportados por Gentry (1988b). Sin embargo, en su trabajo Gentry (1988b) considera todas las formas de vida, lo que incrementa considerablemente los resultados de diversidad; por ejemplo, al incluir las lianas en la composición florística, éstas representan el 22% de las especies (Gentry 1982b); mientras que en el presente trabajo sólo se evaluaron las especies arbóreas. Lo anterior nos lleva a considerar, por una parte, que las comparaciones con otras selvas deben ser realizadas con suma cautela, debido a las diferentes técnicas de muestreo empleadas, formas de vida consideradas, tamaños, etc. que influyen ampliamente en las diferencias entre los resultados; y por otro lado, la necesidad de estandarizar la metodología empleada para los censos de vegetación, idea que ha sido propuesta previamente (Bongers et al. 1988; Gentry y Dodson 1987; Gentry y Emmons 1987). No obstante, pocos avances se han realizado al respecto, por lo que es necesario que se definan éstas técnicas para llegar finalmente a la detección de patrones, si éstos existen, en las comunidades vegetales.

MANTENIMIENTO DE LA DIVERSIDAD

Hubbell y Foster (1986; 1990) propusieron que el reemplazo de árbol por árbol es el mecanismo mediante el cual se mantiene la diversidad de las especies arbóreas; aunado a lo anterior, Martínez-Ramos (1985, 1994) mencionó que la formación de claros promueven dicho reemplazo; pues su formación es impredecible en el espacio y en el tiempo. Lo anterior trae como resultado que los reemplazos ocurran por las especies que estén en el momento preciso y en el sitio exacto, proceso semejante a un juego de lotería (Sale 1977). Por lo tanto, de los resultados de semejanza florística entre estadios de vida, (la menor semejanza se presentó en la comparación entre adultos y estadios iniciales) y de que la mayoría de las especies presentaron densidades poblacionales muy bajas, es

posible inferir que las posibilidades de reemplazos heteroespecíficos son altas en ambos hábitats, y que por lo tanto la diversidad en ellos puede ser mantenida en el largo plazo. Lo anterior también es confirmado por que en los estadios iniciales la mayoría de las especies sólo estuvieron presentes en unos cuantos cuadros, por ejemplo, en planicie de inundación, aproximadamente el 30% de las especies sólo se registraron en un cuadro, casi el 50% en dos cuadros y aproximadamente el 60% en cuatro cuadros de los 120 que fueron censados por hábitat. En lomerío, casi el 20% fueron registradas en un cuadro, el 35% en dos y el 50% en cuatro, aunque en este hábitat las diferencias entre los estadios fue mayor (Fig. 2.6)

CONCLUSIONES

- ❖ Predominaron las especies tolerantes a la sombra en todos los estadios de ambos hábitats, reflejo de las adaptaciones de estas especies para germinar, establecerse y crecer en el sotobosque. Sin embargo, esta clasificación no debe considerarse rígida e inflexiblemente, ya que las especies pueden cambiar sus requerimientos ambientales a través de su ciclo de vida.
- ❖ A nivel familia parece existir una repartición del espacio vertical, probablemente como resultado de adaptaciones para explotar los recursos a diferentes alturas; lo que se deduce a partir de la gran abundancia en los estadios iniciales de familias como *Rubiaceae*, *Piperaceae*, *Malvaceae* y *Myrtaceae*, y de su escasa o nula representación a nivel adulto.
- ❖ Probablemente las diferencias entre los hábitats estudiados, en abundancia, riqueza y diversidad de especies, sean el resultado de las diferentes condiciones edáficas y topográficas que presentan.
- ❖ La mayor diversidad de especies registrada en todos los estadios de lomerío parece ser el resultado de un mayor ingreso de luz al sotobosque; producto, a su vez, de un dosel heterogéneo.
- ❖ La diversidad de los estadios iniciales de la planicie de inundación parece estar determinada por la baja cantidad de nutrimentos; los adultos los acaparan, y/o por la competencia radicular con los adultos; o bien que en este hábitat la presencia de un dosel más alto y homogéneo impida el paso de luz y reduzca la germinación y establecimiento de plántulas y juveniles.
- ❖ La baja semejanza florística entre adultos y estadios iniciales, el número de individuos por especies, así como el número de especies presentes por cuadro, permiten postular que los reemplazos heteroespecíficos pueden ocurrir frecuentemente, por lo que en ambos hábitats la diversidad de las especies arbóreas pueda ser mantenida en el largo plazo.
- ❖ En comparación con otras selvas, los hábitats estudiados presentaron baja densidad y riqueza de especies, pero valores semejantes en área basal y diversidad.

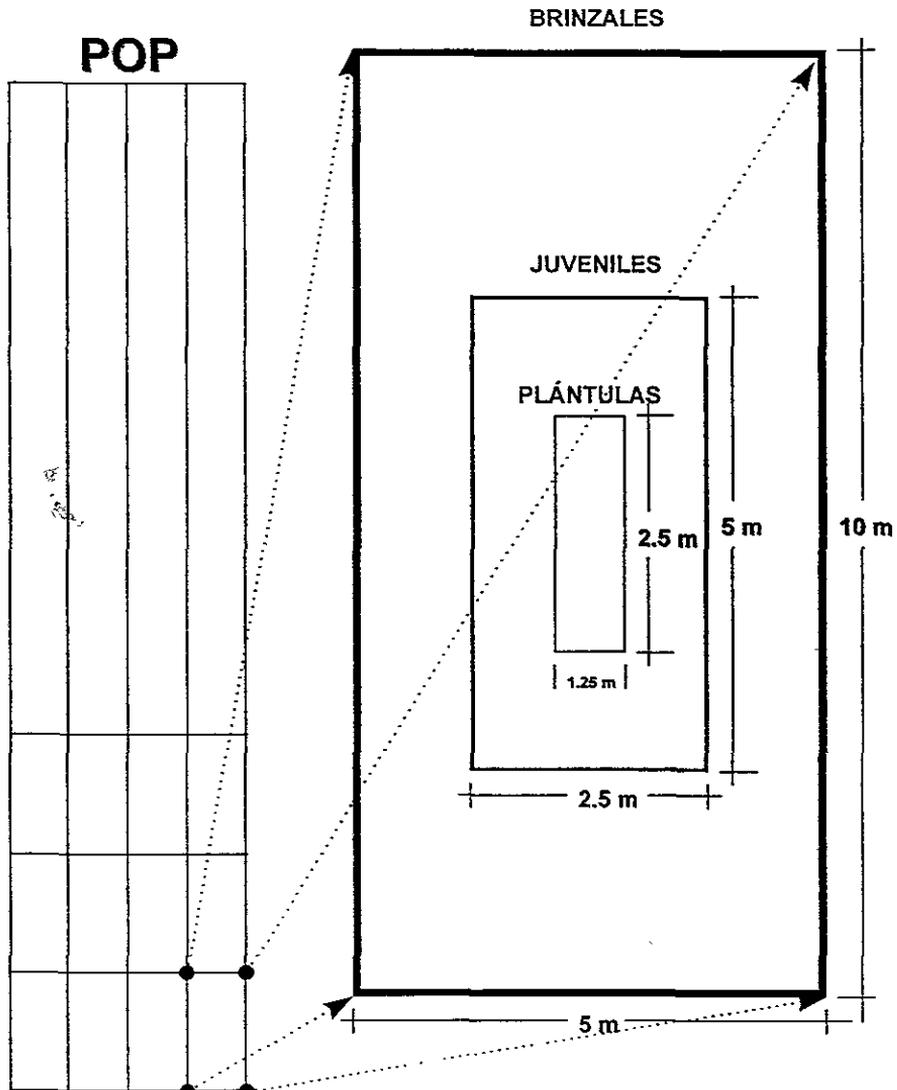
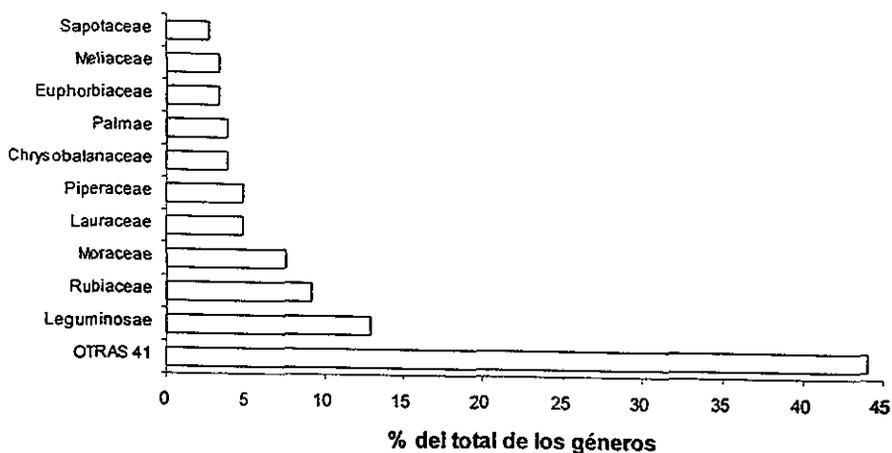


FIGURA 2. 1 Metodología empleada para los censos de vegetación en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. POP = parcela de observación permanente. Plántulas (alturas entre 10 y 50 cm); juveniles (>50 cm de altura y <1 cm de dap); y Brinzales (> 1 cm y <5 cm de dap), adultos (\geq 10cm de dap), censados en toda la parcela.

PLANICIE DE INUNDACIÓN



LOMERIO

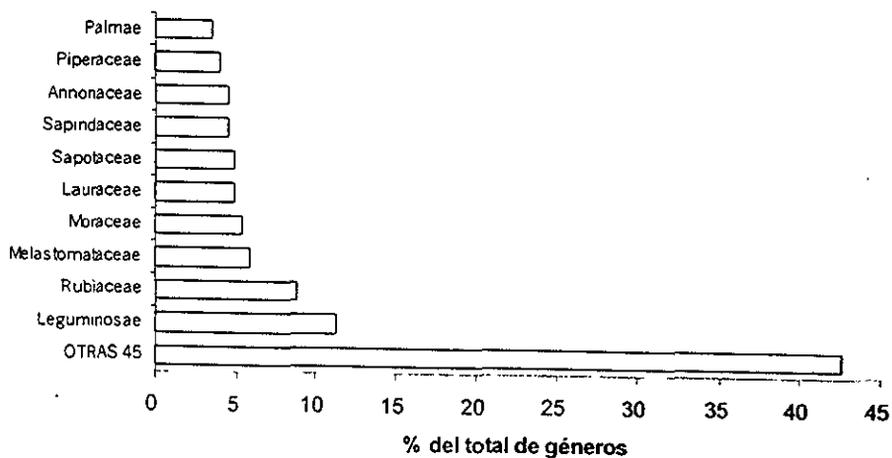


FIGURA 2. 2 Familias con el mayor aporte de especies en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México

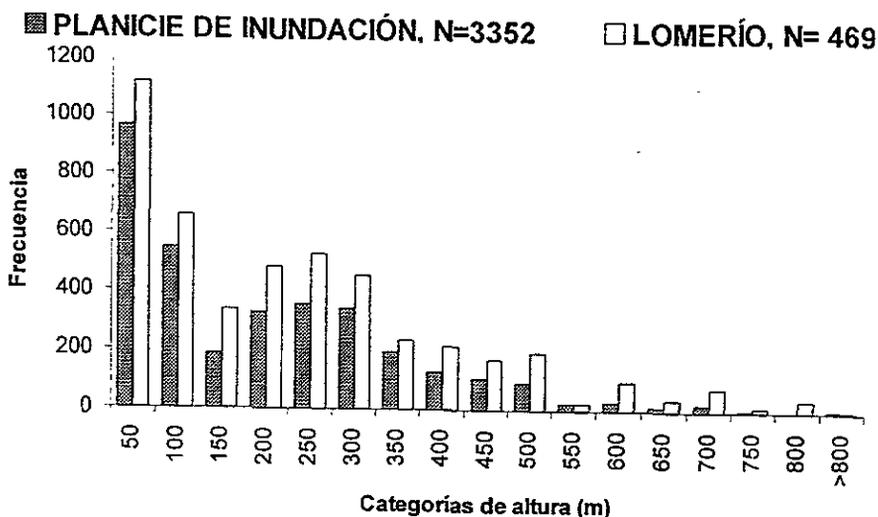


FIGURA 2. 3. Frecuencia de las alturas presentes en los estadios iniciales (plántulas, juveniles y brinzales) de dos hábitats de la Selva Lacandona (Chiapas), México.

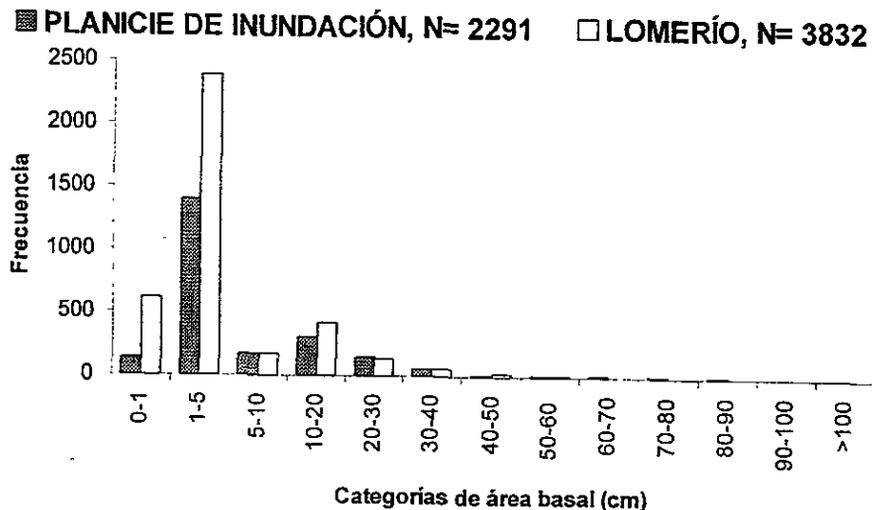


FIGURA 2. 4 Frecuencia de las áreas basales registradas en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.

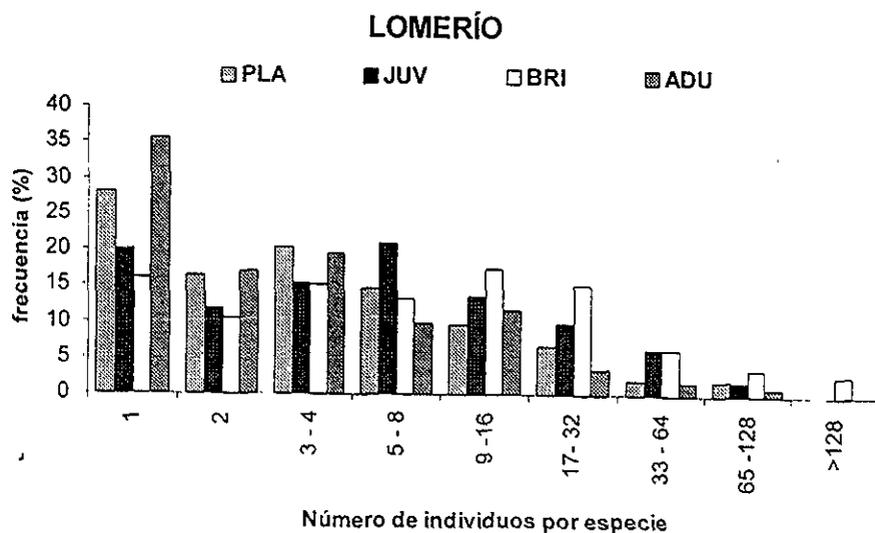
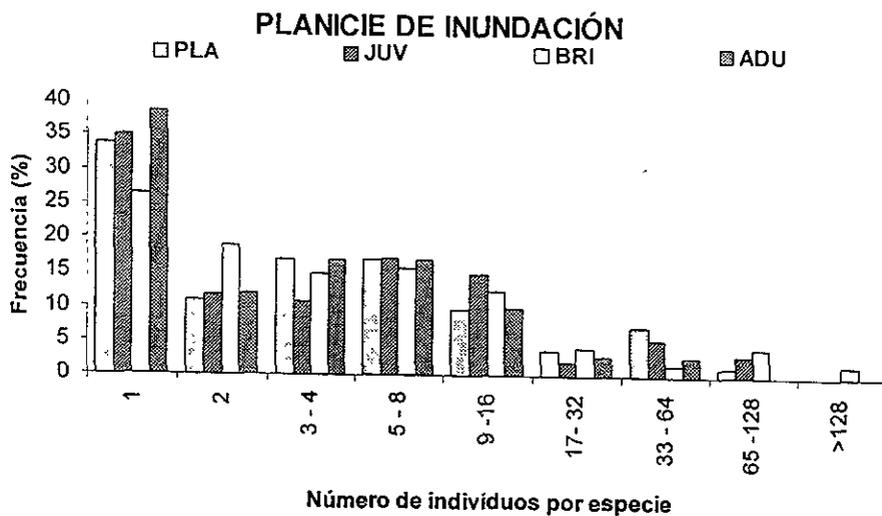


FIGURA 2. 5 Número de individuos por especies en cada estadio del ciclo de vida en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.

PLA= (>10 cm, <50 cm de altura); JUV= (>50 cm de altura y <1 cm de dap); BRI= (>1 cm de dap y < 5 cm de dap); ADU = adultos (≥ 10 cm de dap).

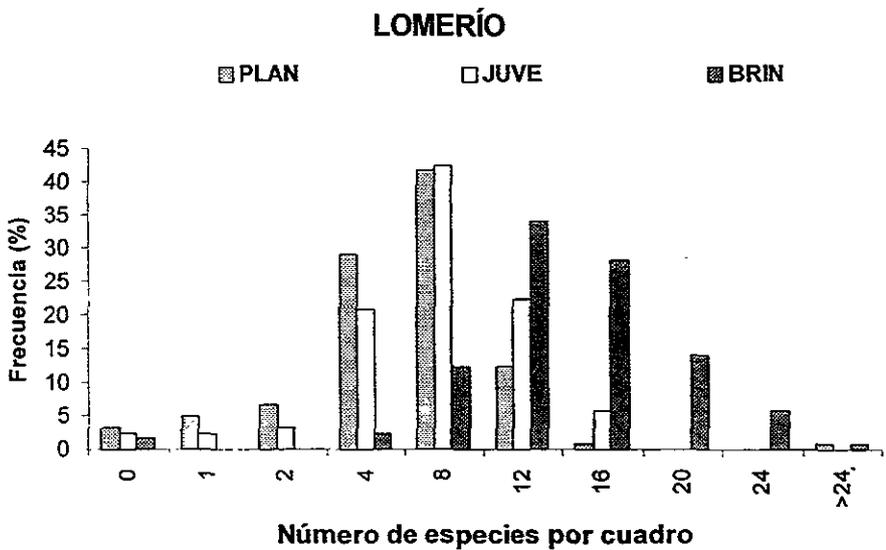
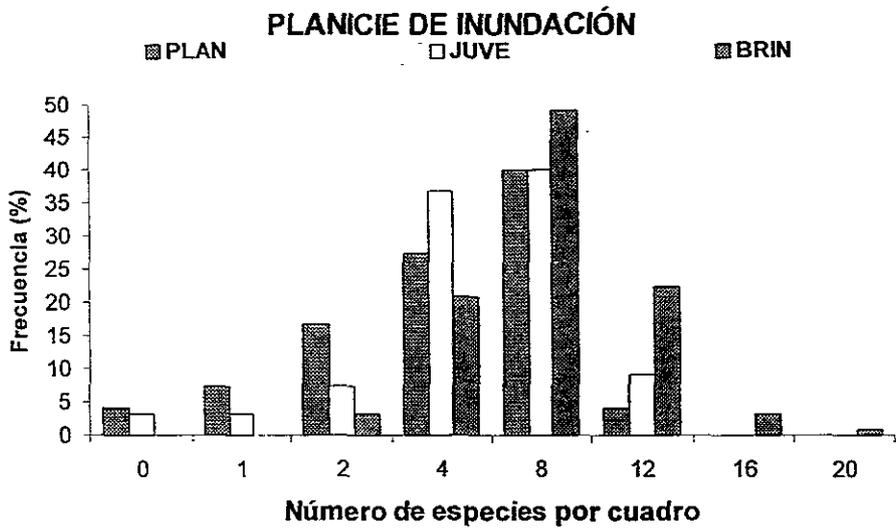


FIGURA 2. 6 Número de especies presentes por cuadro en cada estadio del ciclo de vida en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. PLA= (>10 cm, <50 cm de altura); JUV= (>50 cm de altura y <1 cm de dap); BRI= (>1 cm de dap y < 5 cm de dap).

CAPÍTULO III

CARACTERIZACIÓN DEL AMBIENTE LUMÍNICO Y SU RELACIÓN CON EL RÉGIMEN DE DISTURBIO EN DOS HÁBITATS DE CHAJUL, SELVA LACANDONA (CHIAPAS), MÉXICO

RESUMEN

Se determinaron los niveles de luz del sotobosque de dos hábitats (planicie de inundación y lomerío) de la región de Chajul, Chiapas, México, así como su relación con el régimen de disturbio (evaluado a través del número total de árboles caídos y del coeficiente de variación de las alturas del dosel, CVA). Se eligieron tres sitios de 0.5 ha en cada hábitat; dentro de cada sitio se tomaron 40 fotografías hemisféricas a 1 m de altura en puntos elegidos al azar; las fotografías fueron digitalizadas y de ellas se obtuvo la luz directa e indirecta de cada punto a través del programa CANOPY; además, se calculó el coeficiente de variación (CVD), como medida de heterogeneidad del ambiente lumínico

Las evaluaciones del régimen de disturbio mostraron resultados opuestos, con base en el CVA, el intervalo de heterogeneidad fue más amplio entre los sitios de planicie de inundación (planicie de inundación, CVA de 24.9 a 59.6%, lomerío, de 43.8 a 51.8%); basándose en el número de árboles caídos los sitios de lomerío presentaron el gradiente de heterogeneidad mayor, (planicie de inundación, de 17 a 38 árboles caídos; lomerío, de 32 a 63). Las diferencias en el régimen de disturbio se explican por que los métodos empleados evalúan distintas escalas; el CVA es un estimador de la heterogeneidad de los sitios, permite realizar comparaciones entre ellos y con otros hábitats; el número de árboles caídos ofrece información de lo que ocurre dentro de los sitios, por lo que permite inferir su dinámica. Ambas evaluaciones deben ser consideradas de manera complementaria.

Los promedios de luz directa (planicie de inundación, 15.1%, lomerío 15.0%) e indirecta (planicie de inundación, 13.0%; lomerío, 13.2%) fueron muy similares en ambos hábitats. El intervalo de luz directa fue mayor entre los sitios de lomerío, (planicie de inundación, 13.8 a 17.3%; lomerío, 10.5 a 20.9%). Estos niveles de luz directa fueron de 2 a 4 veces mayores que los que se suponen característicos de las selvas húmedas (1 a 5%). La causa de ello es que el valor de 1 a 5% se refiere solamente a sitios de sombra o bajo el dosel, mientras que en el presente estudio se incluyeron tanto puntos ubicados en fase de claro como puntos en bosque maduro. La heterogeneidad de la luz directa fue mayor entre los sitios de lomerío (planicie de inundación, CVD = 48.3, intervalo de 41.1 a 51.4; lomerío, CVD = 53.0, intervalo de 33.2 a 55.3), lo que probablemente se asocie a que este hábitat presentó un mayor número de árboles caídos de manera reciente y mayor pendiente. La correlación entre la cantidad de luz directa e indirecta fue alta en todos los sitios de ambos hábitats (planicie de inundación, $r^2 = 0.67, 0.64, \text{ y } 0.84$; lomerío, $r^2 = 0.80, 0.73, \text{ y } 0.51$, para los sitios 1, 2, y 3, respectivamente, $P < 0.01$ en todos los sitios de planicie de inundación y $P < 0.01$ sólo en el sitio 3 de lomerío).

La correlación entre cantidad de luz directa y altura del dosel circundante fue muy baja y no

significativa (planicie de inundación, $r^2 = 0.16, 0.19, \text{ y } -0.2$; lomerío, $r^2 = -0.23, 0.16, \text{ y } -0.05$, para los sitios 1, 2, y 3, respectivamente); entonces la cantidad de luz está determinada por la densidad de follaje o por el índice de área foliar más que por la altura del dosel. En planicie de inundación la correlación entre CVA-CVD fue baja y no significativa ($r^2 = 0.27$) y en el lomerío la correlación fue alta ($r^2 = 0.97$) pero no significativa ($P = 0.16$). La alta correlación en los sitios de lomerío puede ser resultado del escaso intervalo en el CVA registrado en este hábitat, o de la pendiente de los sitios, ya que el programa CANOPY supone que los sitios son planos.

Se sugiere que la metodología propuesta en este trabajo ofrece una mejor caracterización del ambiente lumínico del sotobosque que la derivada de la comparación claro - bosque maduro. Con el método empleado en este estudio puede deducirse el efecto de variables como los árboles caídos recientemente y las diferencias en la apertura del dosel sobre los niveles de luz de cada sitio. Además, los resultados del presente estudio indican que la diferenciación claro - sitio maduro puede ser muy limitada ya que entre sitios maduros, y dentro de ellos, existe alta variabilidad; también indican que la cantidad de luz está determinada por la densidad del follaje.

INTRODUCCIÓN

La luz es uno de los recursos más importantes para el establecimiento, sobrevivencia y reproducción de las plantas (Chazdon et al. 1996; Kitajima 1996, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984), y sus efectos sobre la vegetación varían en función de la longitud de onda (Ballaré et al. 1988; Fenner 1985). Incluso se ha postulado a la luz como una explicación de la existencia de los estratos arbóreos en las comunidades vegetales (Terborgh 1985). La cantidad de luz que llega al dosel, así como la que lo atraviesa y llega al sotobosque están influenciadas por múltiples factores (Canham 1988; Endler 1990, 1993; Lee 1985; Pearcy 1989); por lo que son sumamente variables (Brown 1993; Rich 1988). Además, los niveles de luz en el piso de las selvas son muy bajos (1 a 5 % del total que llega a un sitio abierto; Chazdon y Fetcher 1984; Chiarello 1984). Estos niveles de luz son alterados por la caída de árboles o la formación de claros (Bazzaz 1979; Kira y Joda 1989). Los efectos de la formación de claros varían en el espacio y a través del tiempo; en el espacio, las variaciones aumentan al ampliar la escala de evaluación desde puntos hasta comunidades o regiones (Forman y Godron 1981), conformando un mosaico heterogéneo en el cual privan distintos niveles de luz (Brown 1993; Denslow et al. 1990; Whitmore et al. 1993), y a través del tiempo, porque se trata de un fenómeno azaroso e impredecible (Carey et al. 1994; Jans et al. 1993; Martínez-Ramos 1985).

Las evaluaciones de los niveles de luz se han realizado a través de fotos hemisféricas, de sensores fotoelectrónicos, o de ambos, los datos obtenidos se han asociado a programas de cómputo permitiendo un manejo rápido y eficiente de la información (Pearcy 1989; Rich 1988). También se han elaborado modelos para determinar la cantidad de luz que incide sobre algún punto (Canham 1988), o para simular la penetración de luz difusa a través de doseles estructuralmente complejos (Koop y Sterck 1994). El uso de modelos se ha extendido a otras áreas como la agricultura, donde se ha intentado estimar el nivel de competencia que se presenta por este recurso entre las especies cultivadas y las arvenses (Beyschlag et al. 1990; Rye et al. 1990).

En selvas húmedas los trabajos en torno al régimen lumínico básicamente se han enfocado a determinar y cuantificar las diferencias entre los niveles de luz de sitios sombreados o del sotobosque contra los que se presentan en sitios abiertos o claros naturales y/o artificiales de diferentes tamaños (por ejemplo, Barton et al. 1989; Brown 1993; Chazdon y Fetcher 1984; Denslow et al. 1990; Lee 1989; Raich 1988, Rich et al. 1993; Turton 1988); además, se han analizado las respuestas fisiológicas que la luz desencadena en las especies, especialmente sobre la germinación (Raich y Gong 1990; Turner 1990; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984, 1996) y sobre la aclimatación fotosintética de las hojas a sitios abiertos y de sombra (ver revisión en Chazdon et al. 1996). Los resultados muestran que existe una alta variabilidad tanto en espacios reducidos (Oberbauer et al.

1988, 1989) como a lo largo de los transectos (Becker y Smith 1990), que las variaciones diarias, mensuales y estacionales son considerables (Rich et al. 1993), que dichas variaciones son mayores en el sotobosque que en los sitios abiertos (Calvo-Irabien 1997), que claros con iguales características pueden presentar distintos niveles de luz (Brown 1993), que algunas especies muestran amplia variabilidad en sus respuestas de germinación (Orozco-Segovia et al. 1987, 1993; Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes 1989; Vázquez-Yanes et al. 1990; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1990), y que difieren en su anatomía foliar en respuesta al ambiente fotosintético (Freeden et al. 1991; Kitajima 1994; Newell et al. 1993; Reich et al. 1991, 1994; Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1991; Turnbull 1991; Turnbull et al. 1993; Wayne y Bazzaz 1993).

Las evaluaciones de los niveles de luz del sotobosque fundamentalmente se han realizado a lo largo de transectos cuyas longitudes van de algunas decenas de metros hasta 1 km. (Becker y Smith 1990; Fernández y Fetcher 1991; Lee 1987; Smith et al. 1992; Turton 1992). Respecto al tiempo, las evaluaciones se han llevado a cabo en una sola ocasión (Dirzo et al. 1992; Galo et al. 1992); durante algunas semanas (Chazdon y Fetcher 1984; Oberbauer et al. 1989), hasta uno o varios años (Brown 1993; Raich 1988; Rich et al. 1993; Turton 1988; Whitmore et al. 1993). También se ha evaluado el efecto del borde sobre el nivel de luz que impera en el sotobosque adyacente (Galo et al. 1992).

Hasta ahora, entonces, debido a los múltiples métodos empleados en las evaluaciones de luz del sotobosque, los estudios ofrecen pocas posibilidades para cotejar resultados entre sitios, entre hábitats o entre diferentes regiones. Además, no se ha caracterizado el ambiente lumínico de las diferentes fases de regeneración que conforman las comunidades arbóreas y tampoco se ha explorado el efecto del régimen de disturbio sobre los niveles de luz. Por ello, los objetivos de este trabajo son: a) proponer una metodología para caracterizar el ambiente lumínico del sotobosque, y la heterogeneidad del mismo, de manera que abarque las distintas fases de regeneración; b) evaluar el régimen de disturbio (a través del número de árboles caídos, ARC de aquí en adelante, y del coeficiente de variación de las alturas del dosel, referido como CVA en el trabajo); y c) explorar el efecto del régimen de disturbio sobre los niveles de luz del sotobosque. Con base a la bibliografía consultada, se espera que a mayor número de árboles caídos le corresponda mayor CVA; de igual manera, se espera que a mayor heterogeneidad le corresponderá mayor heterogeneidad en el recurso lumínico.

MATERIAL Y MÉTODO

SISTEMA DE ESTUDIO

En un área aproximada de 10 km², en las tierras bajas (<250 msnm) se seleccionaron dos hábitats:

1) plano y aluvial, llamado de aquí en adelante **planicie de inundación**; y 2) lomeríos bajos (<80 msnm) llamados de aquí en adelante **lomerío** (Fig. 1. 1). En cada hábitat se seleccionaron tres sitios y en cada sitio se estableció una parcela de observación permanente (POP) de 20 x 250 m, delimitada por estacas de aluminio colocadas a intervalos de 10 m (Fig. 3. 1) En ambos hábitats se pretendió tener representado un gradiente de heterogeneidad del dosel, de forma tal que la elección de las parcelas se realizó con el propósito de que difirieran en términos del régimen de disturbio.

RÉGIMEN DE LUZ

Cada parcela fue subdividida en 100 cuadros de 50 m² (5 X 10 m) delimitados por estacas de aluminio (Fig. 3. 1). Dentro de la parcela se eligieron 40 pares de puntos al azar a manera de coordenadas cartesianas, las intersecciones correspondientes fueron referidas al centro del cuadro respectivo donde se tomó una fotografía a 1 m de altura (marcado como LUZ en la Fig. 3. 1). Antes de cada fotografía se niveló la cámara horizontal y verticalmente (es decir, perpendicular y paralela al piso de la selva, respectivamente), la parte superior del cuerpo de la cámara fue orientada al norte, checándose nuevamente la altura. Las fotografías fueron tomadas con una extensión o "chicote" de 1.5 m de longitud para evitar movimientos de la cámara. La abertura siempre fue baja (generalmente $f = 5.6$); determinada por el exposímetro propio de la cámara, la velocidad siempre fue de 1/125 y enfocada al infinito. Las fotografías fueron numeradas automáticamente por la cámara para ubicar el norte y registrar la parcela y sitio donde fue tomada. Además, las fotografías fueron tomadas de 6:00 a 7:30 AM y de 17:45 a 18.00 PM, o bien cuando el cielo se encontraba nublado, para evitar el ingreso de luz directa durante las tomas (Pearcy 1989). Se utilizó una cámara Olympia con lente de ojo de pescado Sigma y película Kodak TMAX blanco y negro, ASA 400.

Con la longitud propia del sitio de estudio (16° 05') se obtuvieron los programas SUN y SKY, así como sus respectivos archivos para configurar el programa CANOPY al área de Chajul (Rich 1988) Las películas fueron reveladas y los negativos digitalizados a través del programa CANOPY para obtener la proporción de luz directa e indirecta de cada punto. Estos valores se presentan como porcentajes respecto del total de luz que incide sobre el dosel o en un sitio abierto, cada uno de los negativos fue digitalizado dos y hasta tres veces para verificar la congruencia de los resultados.

RÉGIMEN DE DISTURBIO

Número de árboles caídos

Dentro de cada parcela se registró el número de árboles caídos, anotando hasta donde fue posible el estado de descomposición, tipo de caída, y diámetro. Los tipos de caída de árboles fueron clasificados como desenraizado (D), roto en algún punto del tronco (R) y muerto en pie (M). El estado de descomposición "1" se refirió a árboles recién caídos con la corteza intacta y con ramas y hojas

frescas; el "2" a árboles cuya corteza se desprendía fácilmente o ya había caído; el "3" a troncos con estado de descomposición muy avanzado, de modo que su pared podía perforarse en cualquier punto; y el "4" a troncos que se deshacían al pisarlos o que sólo existían trazas de ellos.

Alturas del dosel

Cada parcela fue subdividida en una cuadrícula de 5 X 5 m, y en cada esquina de estos cuadros (marcado por la letra A en la Fig. 3. 1) se midió la altura máxima del dosel mediante un telémetro (Ranging opti-meter 120, 620. Ranging Inc. USA), el telémetro se ajustó diariamente antes de realizar las mediciones.

ANÁLISIS DE DATOS

Con los registros de luz directa e indirecta de cada parcela se obtuvo el promedio, la distribución de frecuencias y el coeficiente de variación (CVD, para luz directa y CVI para indirecta, de aquí en adelante). Este coeficiente se consideró como medida de heterogeneidad del recurso, además, permite realizar comparaciones entre muestras o entre sitios (Goldstein 1964). Los mismos parámetros fueron obtenidos para las alturas del dosel, llamándose, de aquí en adelante, CVA al coeficiente de variación de las alturas del dosel. El número de árboles caídos será referido como ARC. La relación entre las formas de evaluación del régimen de disturbio fue obtenida a través del análisis de regresión de Pearson (Magurran 1988). El mismo análisis se realizó para determinar la relación entre la heterogeneidad del recurso lumínico (CVD) y el régimen de disturbio (CVA) para cada parcela. Además, dentro de cada parcela se evaluó la relación entre la cantidad de luz en cada punto y la altura del dosel circundante, a través del análisis de correlación por rangos. La altura del dosel circundante se obtuvo del promedio de los dos puntos más próximos a cada coordenada donde fue tomada la foto (marcados en la Fig. 3. 1 como A1 y A2).

RESULTADOS

RÉGIMEN DE LUZ

En los sitios de la planicie de inundación los promedios de luz directa fueron similares, mientras que entre los sitios de lomerío las diferencias fueron casi del doble, por lo que el gradiente de heterogeneidad (CVD) fue más amplio (Cuadro 3.1). En ambos hábitats, 66 de los 120 de los puntos evaluados (55%) presentaron niveles de luz directa $\leq 15\%$, en planicie de inundación sólo 3 de los 120 puntos (2.5%) presentaron niveles de luz $\leq 5\%$, y en lomerío 10 de 119 puntos (8.4%) se encontraron en el mismo nivel (Fig. 3.2). Respecto a los sitios, todos los de la planicie de inundación presentaron niveles de luz $\leq 5\%$ en sólo 1 de los 40 puntos evaluados (2.5%), en tanto que en los sitios de lomerío el intervalo fue de 0 a 5 de los puntos (0 a 17.95%). Así mismo, en los sitios de planicie de inundación sólo los sitios 2 y 3 presentaron niveles de luz directa $\geq 30\%$; mientras que en

los sitios de lomerío sólo los sitios 1 y 2 tuvieron niveles de luz $\geq 30\%$ (Fig. 3.3). No existieron diferencias significativas entre los hábitats en las distribuciones de frecuencia de los niveles de luz directa ($\chi^2 = 8.5$, g. l.=8, ns), pero si existieron diferencias entre los sitios de ambos hábitats, (planicie de inundación, $\chi^2 = 28.4$, g. l.= 16, $P=0.03$, lomerío, $\chi^2 = 47.4$, g. l.= 14, $P<0.01$). La mediana y el promedio fueron muy similares en ambos hábitats y en todos los sitios (Cuadro 3.1)

CUADRO 3. 1 Descripción de la heterogeneidad y de los niveles de luz directa en el sotobosque de dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. PROM= Promedio, CVD= coeficiente de variación de la luz directa, MED= mediana, MÍN= mínimo valor registrado; MÁX= máximo valor registrado, S= Sitios de cada hábitat, HAB= hábitat.

	PLANICIE DE INUNDACIÓN				LOMERÍO			
	S1	S2	S3	HAB.	S1	S2	S3	HAB.
PROM	13.8	14.1	17.4	15.1	13.5	10.5	20.9	15.0
CVD	41.1	45.8	51.4	48.3	55.6	51.8	33.2	53.0
MED	12.8	14.4	15.6	14.1	12.4	9.4	21.8	13.9
MÍN	1.4	3.5	1.8	1.4	2.5	1.9	6.6	1.9
MÁX	24.9	33.2	49.8	49.8	37.5	24.3	33.6	37.5

Los resultados de luz indirecta fueron muy semejantes a los de la luz directa en ambos hábitats (Fig. 3.2), lo que se apreció en la alta correlación existente entre ambas variables (planicie de inundación, $r^2 = 0.67$; 0.66 ; y 0.84 ; lomerío, $r^2 = 0.81$, 0.73 ; y 0.51 , para los sitios 1, 2 y 3, respectivamente); además, en el caso de la planicie de inundación todas las correlaciones fueron significativas (sitio 1, g.l.= 38, $P=0.01$; sitio 2, g.l.= 38, $P=0.02$; sitio 3, g.l.=38, $P>0.01$), y en lomerío, sólo en el sitio 3 la correlación fue significativa (g.l.= 38, $P=0.02$). Se repitieron los patrones observados para la luz directa (Cuadro 3.2), promedios similares entre los sitios de planicie de inundación y gradiente de heterogeneidad más amplio entre los sitios de lomerío, las distribuciones de frecuencias cambiaron ligeramente, especialmente en la planicie de inundación, en los porcentajes de luz indirecta $\leq 5\%$ (Fig. 3.4). Las frecuencias de luz indirecta no presentaron diferencias significativas entre los hábitats ($\chi^2 = 5.4$, g.l.=7, ns), ni entre los sitios del hábitat de planicie de inundación ($\chi^2 = 11.6$, g.l.=12, ns); pero si entre los sitios de lomerío ($\chi^2 = 55.1$, g.l.=14, $P<0.001$). Nuevamente, la mediana y el promedio fueron semejantes en todos los sitios.

CUADRO 3. 2 Descripción de la heterogeneidad y de los niveles de luz indirecta del sotobosque de dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. PROM= Promedio, CVI= coeficiente de variación de la luz indirecta, MED= mediana, MIN= mínimo valor registrado; MÁX= máximo valor registrado, S= Sitios de cada hábitat, HAB= hábitat.

	PLANICIE DE INUNDACIÓN				LOMERÍO			
	S1	S2	S3	HAB.	S1	S2	S3	HAB.
PROM	12.9	11.6	14.5	13.0	11.6	10.5	17.6	13.2
CVI	38.5	43.6	46.0	44.0	60.3	60.3	30.1	52.4
MED	12.8	10.8	13.3	11.9	10.6	9.2	17.7	12.0
MIN	2.5	3.8	4.4	2.5	2.3	1.7	6.0	1.7
MÁX	23.6	27.4	32.9	32.9	39.3	35.1	33.9	39.3

RÉGIMEN DE DISTURBIO

Árboles caídos

Los sitios de lomerío presentaron un mayor número de árboles caídos; el estado de descomposición de los mismos fue sumamente variable entre los sitios de lomerío y ligeramente más homogéneo entre los de planicie de inundación (Cuadro 3. 3). Los estados de descomposición no mostraron diferencias significativas entre los sitios de planicie de inundación ($\chi^2 = 6.5$, g.l.=6, ns); pero sí entre los de lomerío ($\chi^2 = 21.0$, g.l.=6, $P=0.002$).

CUADRO 3. 3 Número de árboles caídos (ARC) y estado de descomposición de los mismos en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. Estado de descomposición: 1= troncos recién caídos con la corteza intacta y con las ramas y hojas frescas; 2= árboles con corteza fácilmente desprendible o sin ella; 3= troncos con estado de descomposición muy avanzada, en cualquier punto se puede perforar la pared del tronco; y 4= troncos que se deshacen al pisarlos o sólo existen trazas de ellos. S= Sitios de cada hábitat. Valores entre paréntesis = proporciones de cada categoría.

	PLANICIE DE INUNDACIÓN			LOMERÍO		
	S1	S2	S3	S1	S2	S3
ARC	18	38	17	63	38	32
1	2 (11.76)	5 (13.15)	2 (11.76)	21 (36.84)	7 (18.42)	1 (3.13)
2	7 (41.17)	14 (36.84)	4 (23.53)	18 (31.58)	7 (18.42)	11 (34.38)
3	6 (35.29)	11 (28.94)	9 (52.94)	14 (24.56)	18 (47.37)	18 (56.25)
4	2 (11.76)	8 (21.05)	2 (11.76)	4 (7.02)	6 (15.79)	2 (6.25)

En los sitios de planicie de inundación predominaron los árboles desenraizados y los muertos en pie fueron los menos representados, excepto para el sitio 3; en cada uno de los sitios de lomerío predominó un tipo de caída distinto (Cuadro 3. 4). Los sitios de planicie de inundación no presentaron diferencias significativas en los tipos de caída ($\chi^2 = 5.8$, g.l.= 4, ns); pero sí los sitios del lomerío ($\chi^2 = 18.1$, g.l.= 4, $P=0.001$).

CUADRO 3. 4 Forma de caída de los árboles muertos en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. D= desenraizado; M= muerto en pie ; y R= roto en algún punto del tronco S= Sitios en cada hábitat. Valores entre paréntesis = proporciones de cada categoría.

	PLANICIE DE INUNDACIÓN			LOMERÍO		
	S1	S2	S3	S1	S2	S3
D	8 (47.1)	24 (63.2)	8 (47.1)	34 (59.6)	11 (29.7)	8 (25.0)
M	2 (11.8)	3 (7.9)	5 (29.4)	7 (12.3)	11 (29.7)	16 (50.0)
R	7 (41.1)	11 (28.9)	4 (23.5)	16 (28.1)	15 (40.6)	8 (25.0)

En general, los diámetros de los troncos caídos fueron mayores en los sitios de planicie de inundación (planicie de inundación = 32.8 ± 2.5 , N = 79; lomerío = 26.4 ± 2.4 , N = 126, promedio \pm error estándar). En los sitios de planicie de inundación más de las dos terceras partes de los árboles caídos presentaron diámetros >17 cm; y sólo en el sitio 2 fueron registradas categorías diamétricas menores a 9 cm. Los sitios de lomerío fueron muy variables, por ejemplo, casi el 50% de los árboles caídos del sitio 1 presentaron categorías diamétricas <16 cm, en el sitio 3 más del 50% estuvo comprendido entre 9 y 16 cm; en el sitio 2 sólo el 31.4% estuvo dentro de la categoría <16 cm y fue el único sitio que presentó árboles caídos con diámetros <128 cm (Cuadro 3. 5). Las frecuencias de las categorías diamétricas mostraron diferencias significativas entre los sitios del lomerío ($\chi^2= 22.6$, g.l.= 12, P=0.03), pero no entre los de la planicie de inundación ($\chi^2= 5.8$, g.l.= 10, ns).

CUADRO 3. 5 Categorías diamétricas de los árboles caídos (evaluados a 130 cm de la base) en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. S = Sitios en cada hábitat.

(cm)	PLANICIE DE INUNDACIÓN			LOMERÍO		
	S1	S2	S3	S1	S2	S3
2 - 4	-	1 (2.70)	-	2 (3.64)	-	-
5 - 8	-	1 (2.70)	-	6 (10.91)	-	1 (3.70)
9 - 16	3 (17.65)	10 (27.02)	4 (25.0)	18 (32.73)	11 (31.43)	14 (51.85)
17 - 32	5 (29.41)	11 (29.73)	7 (43.75)	18 (32.73)	16 (45.71)	8 (29.63)
33 - 64	8 (47.06)	12 (32.43)	3 (18.75)	9 (16.36)	1 (2.86)	3 (11.11)
65 - 128	1 (5.88)	2 (5.41)	2 (12.5)	2 (3.64)	5 (14.29)	1 (3.70)
> 128	-	-	-	-	2 (5.71)	-

En resumen, los sitios de la planicie de inundación presentaron resultados similares en las diferentes evaluaciones de los árboles caídos, y esta semejanza fue mayor entre los sitios 1 y 3. Los sitios de lomerío fueron sumamente contrastantes, situación que se confirma al presentarse diferencias significativas en todas las variables evaluadas.

Alturas del dosel

De manera análoga a los resultados obtenidos en los niveles de luz, la mediana y el promedio de las alturas del dosel fueron muy similares en todos los sitios de ambos hábitats. La altura promedio del dosel fue mayor en la planicie de inundación, y entre sus sitios se obtuvo un gradiente más amplio en el coeficiente de variación y en las alturas promedio. Los sitios de lomerío presentaron resultados similares en las alturas promedio y en el CVA. En todos los sitios de ambos hábitats, al aumentar la altura promedio se redujo el CVA (Cuadro 3. 6).

CUADRO 3. 6 Régimen de disturbio evaluado a través de las alturas del dosel en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. PROM= Altura promedio del dosel, CVA= coeficiente de variación de las alturas del dosel, MED= mediana, MIN= altura mínima registrada; MAX= altura máxima registrada, S= Sitios en cada hábitat.

	PLANICIE DE INUNDACIÓN				LOMERÍO			
	S1	S2	S3	HAB.	S1	S2	S3	HAB.
PROM.	27.9	15.9	23.8	22.5	13.8	14.8	17.0	15.2
CVA	24.9	59.6	46.3	46.8	51.8	50.3	43.8	49.1
MED	29.4	16.3	26.5	24.8	13.9	15.1	17.6	15.2
MIN	1.8	0	0	0	0	0.6	0	0
MAX	40.9	36.3	40.7	40.9	33.3	35.7	33.4	35.7

En el hábitat de lomerío, las alturas comprendidas entre 15 y 25 m presentaron las frecuencias más altas, registrándose pocos puntos con alturas superiores a 30 m, en tanto que en la planicie de inundación los porcentajes más altos se ubicaron entre 25 y 35 m; además, sólo en la planicie de inundación se registraron alturas >40 m, lo que explica las mayores alturas promedio de este hábitat. En ambos hábitats muy pocos puntos se encontraron en fase de claro (≤ 2 m, *sensu* Brokaw 1982a), 2.9% en planicie de inundación (24 de 825 puntos) y 3% en lomerío (25 de 823, Fig. 3.5). Respecto a los sitios, en la planicie de inundación se observó que en el sitio 2 todas las categorías de altura presentaron porcentajes similares, este sitio no presentó alturas >35 m; las diferencias entre los sitios 1 y 3 se deben a que el sitio 3 exhibió mayores porcentajes en las alturas comprendidas entre 0 y 10 m. En lomerío, todos los sitios presentaron una distribución de frecuencias de altura que se aproxima a la normal, para los sitios 1 y 2 las mayores frecuencias se ubicaron entre alturas >10 y <20 m, y en el sitio 3 entre alturas >20 y <25 m (Fig. 3. 6). La distribución de frecuencias de las alturas del dosel mostró diferencias significativas entre los hábitats ($\chi^2 = 366.6$, g.l.= 9, $P < 0.001$), así como entre los sitios de ambos hábitats (planicie de inundación, $\chi^2 = 219.8$, g.l.=18, $P < 0.001$; lomerío, $\chi^2 = 59.6$, g.l.=16, $P < 0.001$).

La correlación entre ARC - CVA fue más estrecha entre los sitios de lomerío ($r^2 = 0.73$, ns); y

menos fuerte para los sitios de planicie de inundación ($r^2 = 0.63$, ns). Sin embargo, al considerar el gradiente en el número de árboles caídos, éste fue mayor en lomerío (planicie de inundación, 17 a 38; lomerío, 32 a 63 árboles caídos), pero si se toma como base el CVA, el gradiente fue mayor en la planicie de inundación (24.9 a 59.6; lomerío, 43.8 a 51.8)

RELACIÓN LUZ - RÉGIMEN DE DISTURBIO

La correlación entre el régimen de disturbio y la heterogeneidad del recurso lumínico (regresión CVA - CVD) casi fue nula en los sitios de planicie de inundación ($r^2 = 0.27$), y fue alta entre los sitios de lomerío ($r^2 = 0.97$); pero en ninguno de los casos fue significativa. La cantidad de luz directa y la altura del dosel circundante en cada uno de los cuarenta puntos evaluados por parcela estuvo pobremente correlacionada y no significativa (regresión por rangos) en ninguno de los sitios (planicie de inundación, $r^2 = 0.16, 0.19$, y -0.2 ; lomerío, $r^2 = -0.23, 0.16$, y -0.05 para los sitios 1, 2 y 3 respectivamente).

DISCUSIÓN

RÉGIMEN DE DISTURBIO

Dos hechos destacaron del análisis del número de árboles caídos: 1) la baja frecuencia de caída en los sitios del hábitat de planicie de inundación (excepto el sitio 2), respecto a la frecuencia de caída en los sitios de lomerío, situación que también se ha registrado en otros trabajos (Clark et al. 1996; Jans et al. 1993; Kapos et al. 1990); y 2) la alta heterogeneidad registrada en las características del número de árboles caídos en los sitios de lomerío; lo que nos lleva a considerar que este hábitat presenta una mayor heterogeneidad de recursos, incluido el lumínico.

No está bien correlacionado el estado de descomposición con el tiempo de caída de los árboles, excepto en los árboles caídos de manera reciente (<1 año), que corresponden al estado de descomposición 1. Esto se debe a que los árboles pioneros o intolerantes a la sombra difieren en densidad de madera con los tolerantes (Budowski 1965, 1970; Hartshorn 1980; Saldarriaga y Luxmoore 1991; Whitmore 1975), por lo que su tasa de descomposición es más rápida y, consecuentemente, árboles caídos durante el mismo tiempo pueden presentar estados de descomposición completamente diferentes. Por lo tanto la heterogeneidad de los recursos en el sotobosque sólo está relacionada con los árboles caídos recientemente, los cuales presentaron mayor variación entre los sitios de lomerío, confirmándose que el sotobosque de este hábitat presenta una mayor heterogeneidad de recursos.

Los tipos de caída y el diámetro de los troncos caídos son determinantes para la futura

composición de especies dentro de un sitio (Clark 1990; Martínez-Ramos 1994; Sousa 1984; Uhl et al. 1988). Se ha propuesto que los árboles caídos por desenraizamiento ofrecen una mayor cantidad de microhábitats y por lo mismo incrementan la diversidad de especies (Brandani et al. 1988; Núñez-Farfán y Dirzo 1988; Orians 1982; Yamamoto 1992b). De igual forma, se ha mencionado que la caída de grandes árboles (mayores diámetros) o la caída múltiple, facilita el ingreso de especies pioneras principalmente, mientras que la caída de ramas y árboles pequeños promueve el crecimiento de las especies tolerantes del sotobosque (Martínez-Ramos 1994; Uhl et al. 1988; Whitmore 1978, 1989a, b). Por lo tanto, en los sitios de planicie de inundación podemos esperar que se abran claros de mayor tamaño, en los que predomine la presencia de especies pioneras, y que con ello mantengan su representación en la composición florística de estos sitios; además, en este hábitat la diversidad de especies puede estar fuertemente asociada y promovida por la mayor proporción de árboles caídos por desenraizamiento. En cambio, en todos los sitios de lomerío los resultados mostraron una enorme variación, por lo que se espera que la diversidad de especies sea mayor que la del hábitat de planicie de inundación, debido a la mayor heterogeneidad de recursos (Connell 1978; Hubbell 1979; Martínez-Ramos 1985; Sale 1977); así mismo, también se esperaría que la diversidad presente mayores diferencias entre los sitios de este hábitat.

Resumiendo, en el número total de árboles caídos están incluidas una gran cantidad de variables, las cuales tendrán un diferente impacto sobre el dosel. Por ejemplo, el efecto sobre el dosel de los árboles caídos con estados de descomposición 2, 3 y 4 puede ser mínimo, e incluso ya no ser apreciable. De igual forma los árboles muertos en pie impactan mínimamente el dosel, en comparación con los desenraizados y los rotos en algún punto del tronco; además, en el presente estudio se incluyeron categorías diamétricas ≥ 2 cm, y el efecto sobre el dosel está fuertemente influido por el diámetro de los árboles caídos (Clark 1990). Las afirmaciones anteriores explican, por un lado, la ausencia de una relación estrecha entre los resultados de las evaluaciones del régimen de disturbio; y por otra parte, reafirman que la idea que subyace a los árboles caídos es la dinámica de formación de claros (*sensu* Brokaw 1982a; Martínez-Ramos 1985, 1994; White y Pickett 1985); razón por la cual los resultados de este trabajo sobre el número de árboles caídos tienen escasa comparabilidad con los registrados para otras selvas húmedas (ver revisiones en Bongers et al. 1988; Clark 1990). Además, la comparación entre las evaluaciones del régimen de disturbio debería realizarse entre el CVA y los árboles caídos con estado de descomposición 1, y aún en estos últimos los tipos de caída y los diámetros de los troncos pueden provocar resultados diferentes como ocurrió entre los sitios 1 y 3 de planicie de inundación, donde ambos presentaron resultados similares en el número total de árboles caídos y en los árboles caídos de manera recientemente, pero el CVA del

sitio 3 fue casi del doble. Otro método puede ser considerar la altura promedio de los sitios, ya que en ambos hábitats se observó que al aumentar la altura promedio disminuyó el CVA; esto es, la altura puede ser interpretada como un indicador de la heterogeneidad del dosel y de la ocurrencia de caída de árboles, hecho especialmente notable en los sitios de lomerío. Conjuntamente, la interpretación de la heterogeneidad, basada en el CVA, debe acompañarse de las distribuciones de frecuencias, pues en ellas apreciamos gráficamente tanto los promedios como la heterogeneidad, detectando, por ejemplo, la causa de las diferencias entre los sitios 1 y 3 de planicie de inundación.

Contra lo que esperaba, sólo en los sitios de lomerío se cumplió que a mayor número de árboles caídos le correspondió mayor CVA, no ocurriendo lo mismo en los sitios de planicie de inundación. La razón de ello es que además de las variables incluidas en el número total de árboles caídos, ambos métodos brindan información a diferentes escalas o sobre diferentes procesos, y por lo tanto pueden manejarse como complementarios. Así, el CVA es un estimador de la heterogeneidad de los sitios, por lo que nos permite evaluar de forma global las diferencias entre ellos (Goldstein 1964), mientras que el número y la descripción de los árboles caídos nos ayudan a entender los procesos que ocurren dentro de los sitios (Lieberman et al. 1985; Pickett y White 1985, Sousa 1984). Esto es, los datos aportados por los árboles caídos enriquecen y completan los resultados del CVA.

RÉGIMEN DE LUZ

En ambos hábitats, los promedios de luz directa evaluados en este trabajo duplicaron o triplicaron los niveles que se mencionan como característicos del sotobosque de las selvas húmedas (1-5%, Chazdon y Fetcher 1984; Chiarello 1984), y de hecho, sólo 3 de los 120 puntos evaluados en el hábitat de planicie de inundación (1 dentro de cada sitio), y 10 de 120 de los puntos del lomerío (5 en los sitios 1 y 2 y ninguno en el sitio 3) cayeron dentro del intervalo mencionado por estos autores. Estas diferencias pueden asociarse a que los estudios referidos y el presente evalúan distintas escalas espaciales y por lo mismo emplean diferentes métodos. Chazdon y Fetcher (1984) determinaron los niveles de luz comparando sitios abiertos o claros contra sitios bajo el dosel o de sombra densa; el valor de 1 a 5% se refiere a los sitios bajo el dosel únicamente, y en los claros, dependiendo del tamaño, se duplicaron y hasta sextuplicaron estos valores. Asociado a lo anterior, en las selvas húmedas la evaluación de los niveles de luz generalmente se ha basado en la comparación claro - bosque maduro (por ejemplo, Barton et al. 1989, Brown 1993; Chazdon y Fetcher 1984; Denslow et al. 1990, Dirzo et al. 1992, Turton 1988). En cambio en este trabajo se evaluaron los niveles de luz de las distintas fases de regeneración natural presentes en cada una de las parcelas, ya que las estimaciones fueron realizadas en puntos elegidos al azar. Es decir, los

promedios obtenidos son el reflejo de niveles de luz tanto de claros como de bosque maduro. Esta metodología fue definida como la caracterización del ambiente lumínico, cubriéndose con ello uno de los objetivos planteados

Asociado a las diferencias en escala, los estudios en torno al régimen lumínico presentan escasa comparabilidad entre sí, debido a que los niveles de luz difieren significativamente cuando son evaluados a diferentes alturas (Clark et al. 1996; Smith et al. 1992), y en otros trabajos los sensores han sido colocados en alturas que van desde 0.25 hasta 2 m (Barton et al. 1989, Chazdon y Fetcher 1984; Denslow et al. 1990; Fernández y Fetcher 1991, Lee 1989; Raich 1988), y las fotos han sido tomadas desde 0.5 hasta 6 m (Becker y Smith 1990, Clark et al. 1993; Galo et al. 1992; Rich et al. 1993; Turton 1992) Respecto a esto último, encontramos que en algunos trabajos se registraron niveles de luz similares a los del presente trabajo, pero emplearon métodos distintos. Así, Kabakoff y Chazdon (1996) encontraron que el DSF promedio debajo de dos árboles que diferían en arquitectura de la copa fue de 10.2 y 13.3%, respectivamente. Dirzo et al. (1992) evaluaron claros de diferente edad y tamaño en una selva mexicana, reportando que la luz directa promedio fue de 11.6%, y Clark et al. (1993) evaluaron en árboles jóvenes de 0.5 a 5 m, el factor global de sitio a través de la fórmula $[GSF = (\text{luz directa} \cdot 0.45) + (\text{luz indirecta} \cdot 0.55)]$, obtuvieron valores de 2 - 11% y mencionaron que sus resultados fueron semejantes a los de otros trabajos reportados, que se trata de sitios relativamente sombreados. Usando la misma ecuación, en el presente trabajo se obtuvo el GSF de ambos hábitats (aunque en el presente estudio no se obtuvo el porcentaje de luz directa e indirecta del sitio, en ambos hábitats los resultados estuvieron positivamente correlacionados, por lo que es muy probable que no cambiarían substancialmente, para el hábitat de planicie de inundación el GSF promedio fue 15.1 (rango 13.8 a 17.3), mientras que en lomerío fue de 15.0 (rango 10.5 a 20.9): lo que nos permite considerar que ambos hábitats están relativamente sombreados (Clark et al. 1993).

De forma semejante, en el presente estudio la cantidad de luz directa estuvo correlacionada con la luz indirecta en todos los sitios de ambos hábitats, reafirmando lo reportado en otros estudios (Becker y Smith 1990; Dirzo et al. 1992; Galo et al. 1992; Turton 1990). Además, en comparación con el estudio de Smith et al. (1992), encontramos que en este trabajo las distribuciones de frecuencias de la luz directa mostraron una distribución que se aproxima a la normal, hecho que coincide con la semejanza entre los promedios y las medianas registradas mientras que ellos reportan que la distribución de esta variable no es normal y por lo tanto, debe usarse como parámetro descriptivo la mediana más que el promedio. Kabakoff y Chazdon (1996) encontraron que ni la densidad ni el área basal están correlacionadas con los niveles de luz. Esta asociación fue confirmada en el presente

trabajo, pues el hábitat de lomerío presentó mayor densidad de individuos y menor área basal (Capítulo II), y a pesar de ello los niveles de luz directa e indirecta fueron muy similares entre ambos hábitats. Los niveles de luz, entonces, parecen estar determinados por el índice de área foliar o la densidad del follaje que se encuentra encima de los puntos evaluados (Baldocchi y Collineau 1994; Calvo-Irabien 1997; Dirzo et al. 1992; Lee 1987; Turton 1992).

El lomerío presentó mayor heterogeneidad del recurso lumínico en el sotobosque (planicie de inundación, 48.2 y 43.8; lomerío, 53 y 52.4, para el CVLD y CVLI, respectivamente). Esto puede ser debido a que en el lomerío se presentó un mayor número de árboles caídos recientemente, y como se apuntó previamente, son estos los que pueden afectar los niveles de luz, y el dosel. Baldocchi y Collineau (1994) mencionaron que el CV a menudo es mayor al 100% tanto en bosques templados como tropicales, pero Turton (1992) encontró que el CV de un mismo sitio, pero evaluado en distintas fechas, varía de 68.8 a 104.9; Calvo-Irabien (1997) encontró que el CV fue de 134% en época de lluvia y de 222% en época de secas; Clark et al. (1993) obtuvieron que el CV evaluado en alturas de 0.5 a 5 m varía de 6.73 a 92.9; de forma análoga, Clark et al. (1996) encontraron que el CV evaluado a 0.6 m fue de 79.4, a 1 m fue igual a 65.3, a 3 m fue de 85.1, y a 6 m fue igual a 118.8%. Al parecer los hábitats evaluados en este estudio son menos heterogéneos que los de otras selvas, pero los datos anteriores nos muestran que la comparación de la heterogeneidad del recurso lumínico, con base en el CV, debe considerar la altura en que fue evaluado así como las fechas y estaciones.

En resumen, se sugiere que la metodología empleada en este estudio permite lograr una mejor caracterización del ambiente lumínico del sotobosque que la resultante de la comparación claro - bosque maduro, pues ofrece las siguientes ventajas: a) abre la posibilidad de obtener la heterogeneidad del recurso, a través del coeficiente de variación, pero también de compararla entre diferentes parcelas, entre hábitats y con otras selvas húmedas; b) permite inferir características propias de cada sitio, como el efecto de la caída de árboles y de la estructura de la vegetación sobre los niveles de luz, por ejemplo, en el sitio 3 de planicie de inundación la caída de un árbol, ocurrida pocos días antes de realizar las evaluaciones, provocó que en este sitio se registraran los mayores niveles de luz de ambos hábitats, y consecuentemente, que aumentaran los promedios. En cambio, el alto promedio de luz directa del sitio 3 de lomerío se debió a que fue el sitio con dosel más abierto, lo que se tradujo en que la heterogeneidad fuera la más baja. Ambas aseveraciones son apreciables en las distribuciones de frecuencias, corroborándose que la interpretación de la heterogeneidad debe acompañarse de las frecuencias; y c) se confirma que la comunidad vegetal no puede ser considerada como un queso suizo (sensu Lieberman et al. 1989), que la división estricta entre claro y selva madura es artificial, pues tanto los claros (Brown 1993; Whitmore et al. 1993) como los sitios

maduros (Oberbauer et al. 1988; Smith et al. 1992; Turton 1992) presentan alta heterogeneidad en el recurso lumínico.

RELACIÓN LUZ - DISTURBIO

Los resultados de este estudio indican que la cantidad de luz directa e indirecta que llega a cualquier punto del sotobosque no guarda relación con la altura del dosel circundante, ya que sitios que se encuentran en fase de claro, con alturas del dosel entre 3 y 7 m, pueden tener niveles de luz semejantes a los que se encuentran en un sitio de fase madura (*sensu* Whitmore 1975, 1978), cuyas alturas son superiores a los 20 m. Esto se debe a que los cambios microclimáticos producidos por la caída de un árbol o formación de un claro desaparecen después de uno o dos años debido al recrecimiento de la vegetación (Bazzaz 1984; Denslow et al. 1990; Fetcher et al. 1985; Rich et al. 1993; Smith et al. 1992; Turton 1992) y al incremento en el índice de área foliar (Dirzo et al. 1992; Fernández y Fetcher 1991). Estos resultados son opuestos a los de Chazdon et al. (1996), quienes encontraron que la altura del dosel estuvo negativamente correlacionada con el factor global de sitio (GSF, $r = -0.3, -0.3, -0.46, \text{ y } -0.45$ para alturas de 0.6, 1, 3, y 5 m, respectivamente, todos los casos $P < 0.01$). Estas diferencias probablemente se asocien a que los sitios difieren en estructura, por ejemplo, ellos encontraron una altura promedio de 23 m, y no encontraron diferencias significativas entre los transectos ubicados en sitios planos y los transectos ubicados en pendiente; mientras que en este trabajo no sólo existieron diferencias significativas entre las alturas de los hábitats, sino también entre los sitios de ambos hábitats, y las alturas promedio de inundación variaron de 15.8 a 27.9 y las de lomerío de 13.9 a 16.8. Además, también puede influir el método usado en cada estudio, ya que en el uso de transectos, las alturas pueden cambiar si los transectos son movidos 10 m a la derecha o a la izquierda como en el caso de los diagramas de perfil (Popma et al. 1988), en tanto que en este estudio se evaluó una parcela de 20 X 250 m.

Como consecuencia de que los niveles de luz no están relacionados con la altura del dosel circundante, es de esperar que los cambios que se den en cada una de estas variables tampoco estarán relacionados; situación que se observó para los sitios de planicie de inundación, donde la correlación entre CVD - CVA fue muy baja. En los sitios de lomerío, a diferencia de los que se presentó en los de planicie de inundación, la relación fue alta, pero no significativa, por lo que estos resultados deben ser considerados con cautela debido al reducido intervalo de heterogeneidad del dosel que se registró en ellos. Además, los niveles de luz pueden estar relacionados con los árboles caídos de manera reciente, (sitio 3 de planicie de inundación), y con características particulares de los sitios, (sitio 3 de lomerío).

CONCLUSIONES

Las comunidades son más que sitios con distintas fases de regeneración, y las mismas fases de regeneración difieren entre sí, por lo que es indispensable contar con métodos de evaluación que consideren a la comunidad como un todo. En este sentido, los resultados del presente estudio mostraron que los promedios de luz directa registrados en el sotobosque de dos hábitats fueron de 15%, con respecto al total de luz que incide en un sitio abierto o sobre el dosel, variando en uno de ellos de 13.8 a 17.3%, y en el otro, de 10.5 a 20.9%. Estos promedios consideran tanto puntos que se encuentran en fase de claro como puntos en bosque maduro, lo que explica que los niveles de luz registrados en el presente estudio fueran 2 a 4 veces mayores al valor de 1 a 5%, reportado como característico del sotobosque de las selvas húmedas, ya que este valor sólo consideró puntos dentro del bosque maduro.

Los niveles de luz en cualquier punto del sotobosque no pueden predecirse con base en la altura del dosel circundante, se sugiere que el índice de área foliar o la densidad de follaje por encima de los puntos evaluados estarán más relacionados con la cantidad de luz. La metodología empleada en el presente estudio permite evaluar no sólo los niveles de luz, sino también la heterogeneidad del recurso lumínico dentro de cada sitio y dentro de cada hábitat, así como la comparación entre sitios y hábitats; también permite inferir las causas de dicha heterogeneidad, como el efecto de la caída de árboles ocurridos recientemente, o como el efecto de doseles muy abiertos. Con base en los resultados obtenidos, se sugiere que la metodología propuesta en este trabajo ofrece una mejor caracterización del ambiente lumínico que la originada de la comparación claro - bosque maduro.

Las estimaciones del régimen de disturbio abordadas en este estudio evalúan escalas diferentes, por lo que arrojaron resultados distintos en el gradiente de heterogeneidad. Los resultados del régimen de disturbio deben ser manejados de manera complementaria; de la misma forma, la interpretación de la heterogeneidad, con base en el coeficiente de variación, debe ir acompañada de las distribuciones de frecuencias

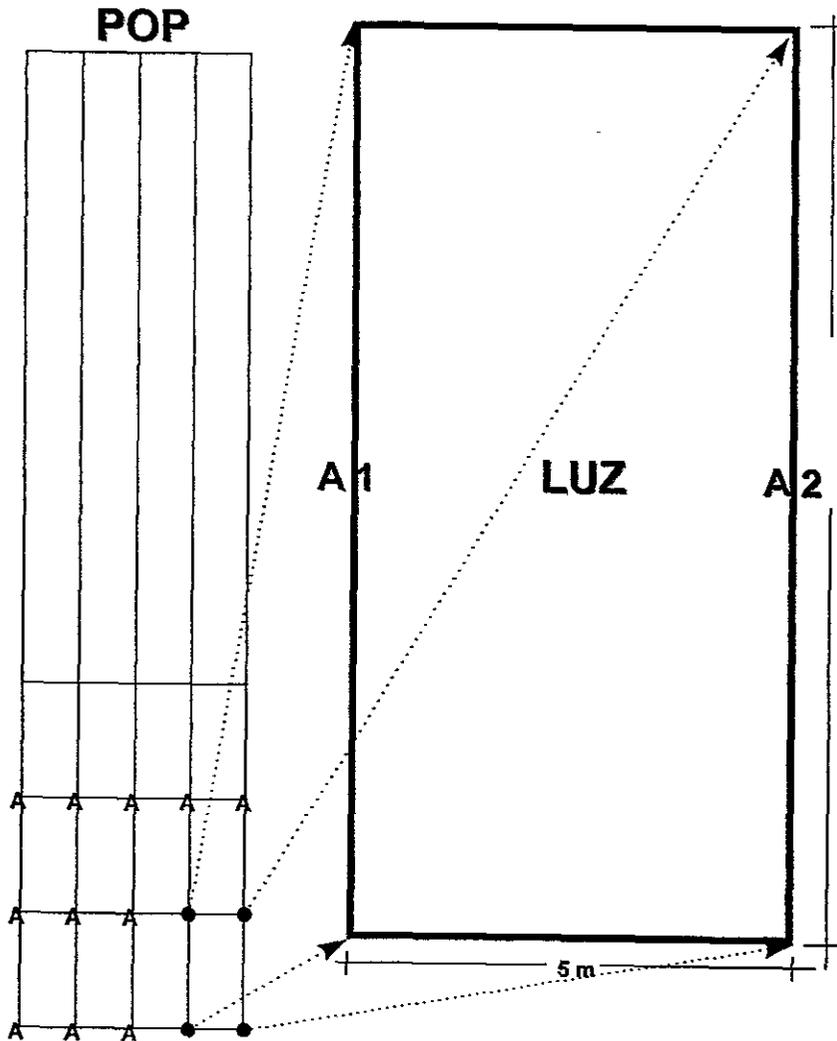


Figura 3.1 Método empleado para evaluar el régimen de disturbio y los niveles de luz en el sotobosque de dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. LUZ = sitio donde fue tomada la fotografía hemisférica a 1 m de altura; A1 y A2 son os puntos de donde se obtuvo la altura del dosel circundante; A= puntos donde fue evaluada la altura del dosel.

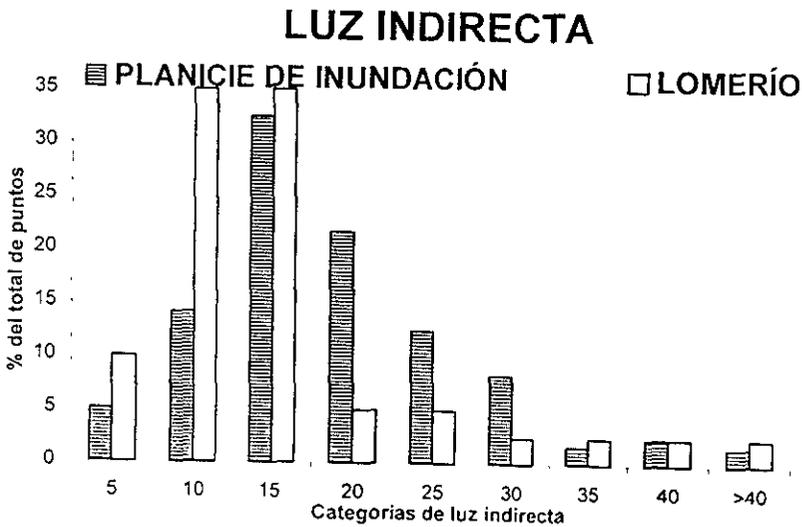
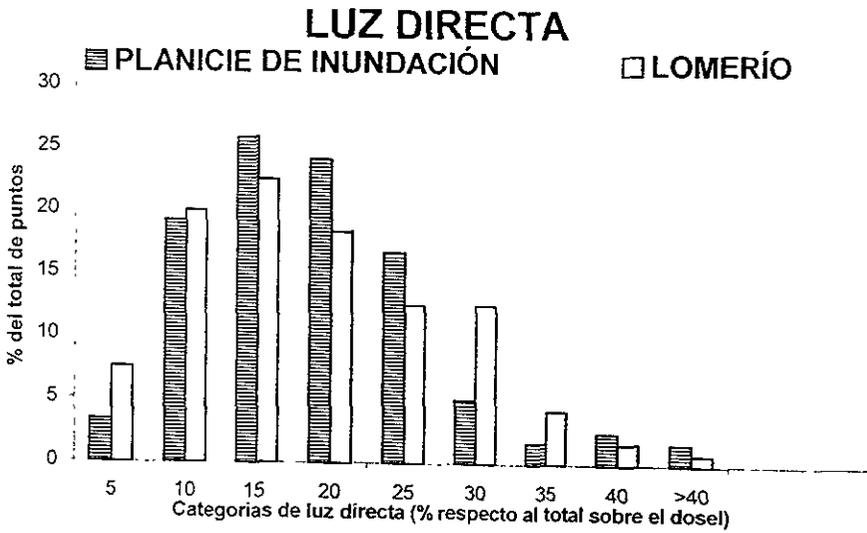


FIGURA 3.2 Niveles de luz directa e indirecta registrados en el sotobosque de dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.

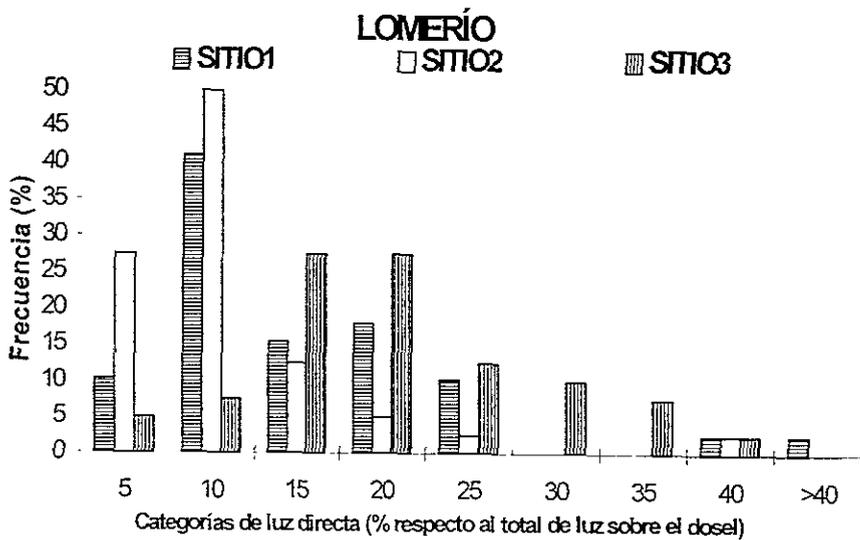
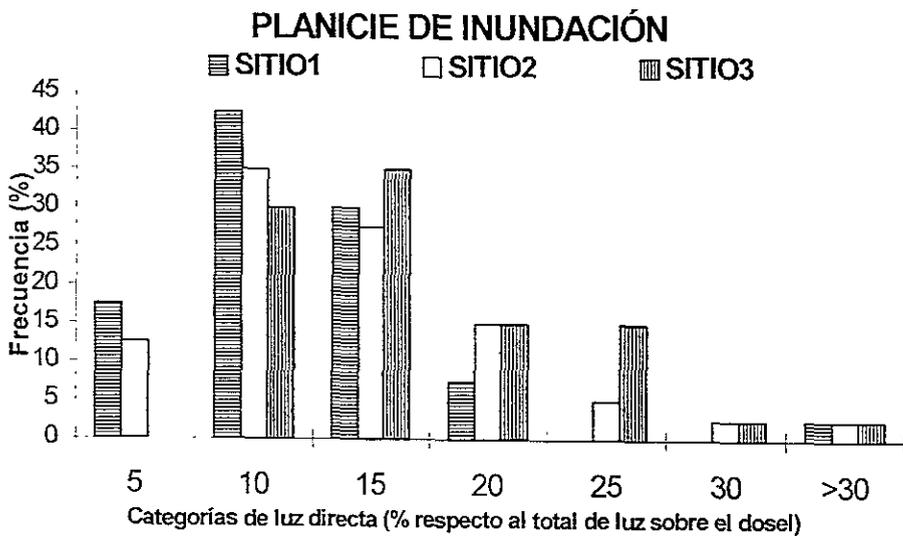


FIGURA 3.3 Niveles de luz directa registrados, por sitio, en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México (S = Sitio)

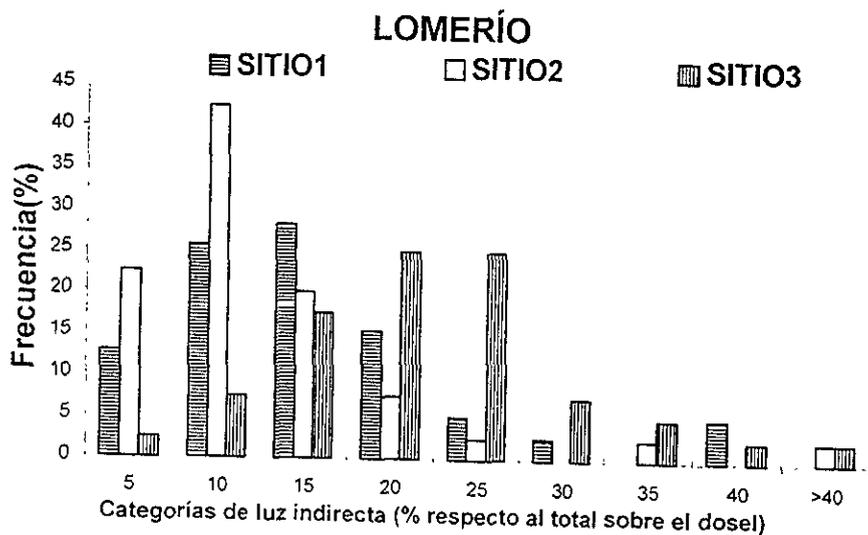
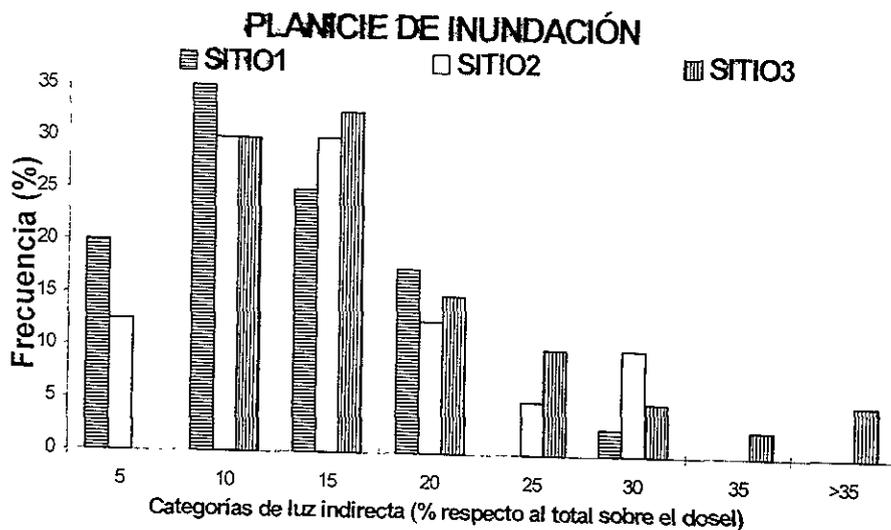


FIGURA 3.4 Niveles de luz indirecta registrados, por sitio, en dos hábitats de Chajul, la Selva Lacandona (Chiapas), México (S = Sitio)

ALTURAS REGISTRADAS POR HÁBITAT

■ PLANICIE DE INUNDACIÓN □ LOWERÍO

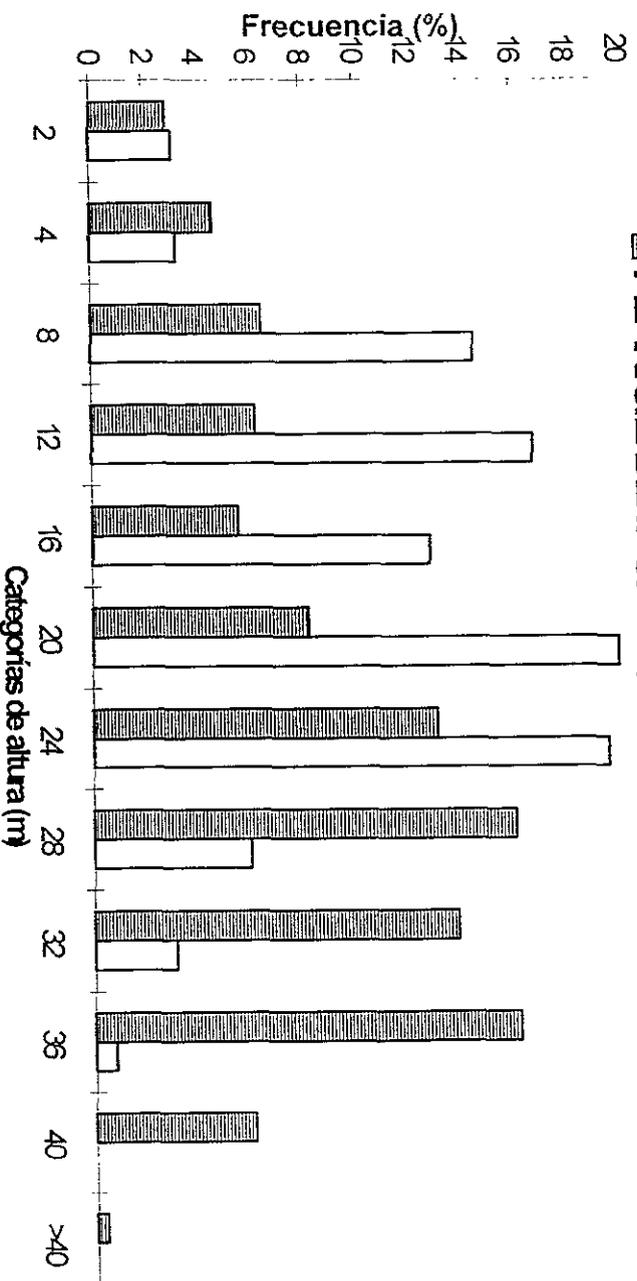


FIGURA 3.5 Frecuencia de las alturas del dosel registradas en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.

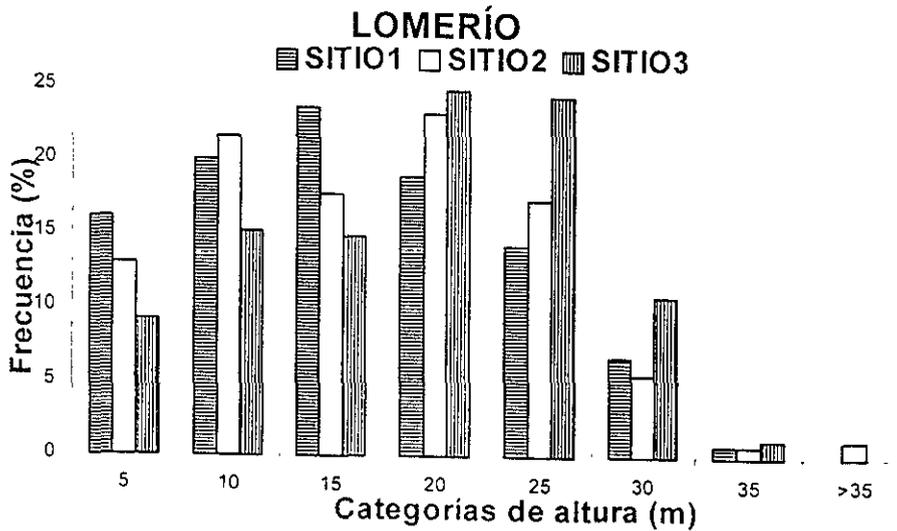
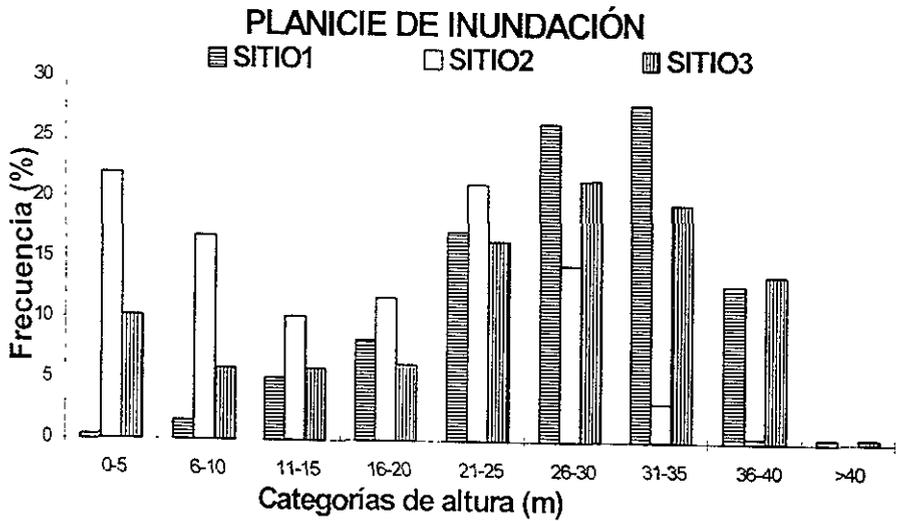


FIGURA 3.6 Frecuencia de las alturas del dosel registradas, por sitio, en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona, Chiapas, México (S = Sitio)

CAPÍTULO IV

INFLUENCIA DE LA HETEROGENEIDAD DEL RÉGIMEN LUMÍNICO Y DEL
RÉGIMEN DE DISTURBIO SOBRE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES
ARBÓREAS A NIVEL PLÁNTULA, JUVENIL Y BRINZAL, EN DOS HÁBITATS
DE CHAJUL, SELVA LACANDONA (CHIAPAS), MÉXICO.

RESUMEN

El presente trabajo evaluó la diversidad de la comunidad arbórea, a nivel plántula (10-50 cm de altura), juvenil (>50 cm de altura, <1 cm dap) y brinzal (1-5 cm de dap), en dos hábitats (aluviones y lomeríos) de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. Cada hábitat estuvo representado por 3 sitios de 0.5 ha. Así mismo, se exploró el efecto de la heterogeneidad del ambiente lumínico (CVD) y del régimen de disturbio (CVA) sobre la diversidad de especies en estos estadios. Además, en el contexto teórico se pretendió dilucidar si las especies son especialistas o generalistas sobre un gradiente de hábitats de luz o de los hábitats formados por el régimen de disturbio.

Para todos los estadios la diversidad de especies fue mayor en el lomerío. La comparación en diversidad entre los hábitats mostró diferencias significativas en los tres estadios ($t = 5.4$ para plántulas, $t = 7.0$ para juveniles, y $t = 15.1$ para brinzales, en todos los casos $P < 0.001$). La comunidad de plántulas estuvo correlacionada alta y significativamente con el CVD y con el CVI (CVD, $r^2 = 0.63$, $P = 0.06$; CVI, $r^2 = 0.70$, $P = 0.04$) y no estuvo correlacionada con el CVA. Las comunidades de juveniles y brinzales estuvieron alta y significativamente correlacionada con el CVA (juveniles, $r^2 = 0.85$, $P = 0.01$, brinzales $r^2 = 0.72$, $P = 0.03$). Los resultados anteriores nos llevan a la conclusión de que la diversidad en cada estadio está determinada por distintas variables y que los requerimientos de las especies varían a través de su ciclo de vida. Además, la altura promedio de los brinzales (>3 m) permitió proponer que el ambiente de luz evaluado en el presente trabajo no tiene efecto sobre esta comunidad y que debe evaluarse dicho ambiente a diferentes alturas a lo largo del perfil vertical de la vegetación.

Los análisis multivariados mostraron que existe una clara separación de los sitios en base al hábitat al que pertenecen, lo que nos sugiere que la evaluación de una sola variable, bajo la idea del principal recurso limitante, puede ser muy restrictiva. Se sugiere que el arreglo de los sitios obtenido a través del análisis de componentes principales es el resultado de la interacción de diferentes variables más que de una sola.

En el contexto teórico, la mayor diversidad se presentó en el hábitat con mayor heterogeneidad de recursos (lomerío); dichos recursos pueden ser no sólo lumínicos, también deben ser incluidos los recursos edáficos y topográficos. Por lo tanto, las especies pueden considerarse especialistas, pero esta "especialidad" varía a través del ciclo de vida, ya que los factores limitantes también cambian a lo largo de su desarrollo; luego entonces, el término especialista debe ser sumamente laxo; o bien, debe ser referido a algún estadio específico.

INTRODUCCIÓN

Las selvas húmedas son los ecosistemas terrestres con mayor diversidad de especies arbóreas (Bongers et al. 1988; Connell 1978; De Steven 1994; Faber-Langendoen y Gentry 1991; Gentry 1988a, b, 1990; Martínez et al. 1994; Valencia et al. 1994), por lo que se ha tratado de dilucidar cuáles son los mecanismos o procesos que han hecho posible el mantenimiento de dicha diversidad. Entre otras causas, el mantenimiento de la diversidad se ha asociado a procesos de mortalidad dependientes de la frecuencia o de la densidad (Connell 1971; Connell et al. 1984; Janzen 1970, 1971), a la diferenciación de nichos (Denslow 1980; Grubb 1977), y a procesos estocásticos (Hubbell 1979; Hubbell y Foster 1986). Además, se ha destacado la importancia de las comunidades de plántulas y juveniles - o regeneración de avanzada - ya que son las que determinarán la futura composición de las comunidades vegetales (Augspurger 1990; Bazzaz 1984; Howe 1990a; Hubbell y Foster 1990; Lieberman et al. 1985; Martínez-Ramos 1994) .

Las especies que conforman la regeneración de avanzada constituyen un alto porcentaje del total presente en la comunidad (Gentry 1982b), pero pocos estudios las han considerado a nivel comunitario (por ejemplo Gentry y Emmons 1987; Hubbell y Foster 1990). En selvas húmedas, los trabajos sobre regeneración se han enfocado principalmente al estadio de plántula (Clark y Clark 1985, 1989), abordándose en menor medida la demografía de juveniles (Córdova-Casillas 1985; Osunkoya et al. 1993). Además, estos estudios generalmente se han centrado en pocas especies y se han realizado durante unos cuantos años (De Steven 1994). Así mismo, se ha propuesto que las comunidades que conforman la regeneración de avanzada son afectadas por la cantidad y calidad de luz (Augspurger 1984; Augspurger y Kelly 1984; Chazdon et al. 1996; Endler 1990; Kitajima 1992, 1996; Terborgh 1985; Uhl et al. 1988; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984, 1996), y que el régimen lumínico puede posibilitar la coexistencia de especies y disminuir las tasas de exclusión competitiva (por ejemplo, Connell 1978; Warner y Chesson 1985), por lo que de cumplirse el principio de que las especies tengan óptimos adaptativos ligeramente diferentes (Giller 1984), los sitios con mayor heterogeneidad de recursos deberán contener mayor número de especies

Las comunidades de plántulas y juveniles también son influidas por la caída de ramas y árboles o formación de claros (Martínez-Ramos 1985, 1994; Sousa 1984; Yamamoto 1992a). Esta formación de claros es, por un lado, una de las principales fuentes de mortalidad en estos estadios (Clark y Clark 1987, 1991, Piñero et al. 1984), pero, por el otro, también produce amplios gradientes de recursos que facilitan la diferenciación de los nichos (Denslow 1980, 1985, 1987; Grubb 1977; Ricklefs 1977) Alternativamente, la formación de claros puede permitir un recambio de especies, en el espacio y a

través del tiempo, semejante a un juego de lotería (p. ej. Hubbell y Foster 1986, 1988, Sale 1977) y por lo tanto evitar la dominancia por unas cuantas especies.

En el presente trabajo se buscó cubrir los siguientes objetivos: 1) evaluar la diversidad de especies arbóreas a nivel plántula (>10 cm y <50 cm de altura), juvenil (>50 cm de altura y <1 cm de diámetro a la altura del pecho; dap = 130 cm) y brnzal (>1 cm y <5 cm de dap), 2) investigar la relación entre la diversidad de cada estadio con la heterogeneidad del recurso lumínico, y 3) investigar la relación entre la diversidad de cada estadio con el régimen de disturbio. El trabajo se llevó a cabo en dos hábitats (planicie de inundación y lomerío) de Chajul, Selva Lacandona, Chiapas, México.

En el contexto teórico, se abordaron algunas de las predicciones sugeridas por la hipótesis de nicho de regeneración para explicar el mantenimiento de la diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas (Denslow 1980; Grubb 1977). Si la formación de claros crea un mosaico de hábitats de luz, se espera que se presenten algunas de las siguientes opciones: a) las especies son especialistas, por lo que al aumentar en los hábitats la heterogeneidad del recurso lumínico y/o la formación de claros, la diversidad aumentará, b) las especies son generalistas y la formación de claros propicia la mortalidad de las especies más abundantes por lo que la diversidad aumenta en los sitios con mayor disturbio; c) las especies son generalistas pero la formación de claros no provoca la mortalidad de las especies más abundantes, por lo que la diversidad se verá reducida a medida que aumente la formación de claros.

MATERIAL Y MÉTODO

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio fue realizado en la Estación de Biología Tropical Chajul, enclavada en la Selva Lacandona (Chiapas), México. Se eligieron dos hábitats: a) lomeríos bajos no inundables (a los que se denominará lomeríos de aquí en adelante), y b) sitios planos y aluviales (a los que se referirá como aluviones). Cada hábitat estuvo representado por tres sitios, y en cada sitio se estableció una parcela de observación permanente (Fig. 2.1).

DIVERSIDAD

En cada parcela se escogieron 40 pares de puntos al azar a manera de coordenadas cartesianas y alrededor de cada uno de los puntos se ubicaron, de manera anidada, tres cuadros. En el interno se registró la identidad taxonómica de todas las plántulas, en el cuadro medio, se registraron todos los juveniles, y en el cuadro externo se registraron todos los brnzales (Fig. 2.1). Se obtuvo el índice de diversidad de Shannon ($H' = -\sum p_i \log_2 p_i$, donde p_i es la proporción de individuos de la especie i respecto al total de la comunidad) y la equitabilidad ($J = H'/H'_{\max}$, H'_{\max} es la diversidad máxima

esperada o $\log_2 S$, S es el número total de especies registrado en la parcela). Para detectar si la diversidad difería significativamente entre estadios, entre hábitats y entre sitios, se realizaron pruebas pareadas de t (Magurran 1988), ajustando el nivel de significancia de acuerdo al número de comparaciones realizadas (a /número de comparaciones). También se obtuvo el índice de Simpson ($1/D$; donde $D = \sum \{n_i (n_i - 1) / (N(N - 1))\}$, n_i = número de individuos en la especie i , y N = número total de individuos).

HETEROGENEIDAD DEL RECURSO LUMÍNICO

En el centro de cada uno de los 40 puntos fue tomada una fotografía hemisférica a 1 m de altura (Fig. 3. 1), obteniéndose la cantidad de luz directa e indirecta a través del programa CANOPY. De los resultados, se obtuvo el coeficiente de variación (referidos como CVD para la luz directa y CVI para la luz indirecta) como medida de la heterogeneidad del ambiente lumínico en cada parcela. Se realizó un análisis de varianza a los resultados de la diversidad y se obtuvieron los residuales; con ellos se realizó una regresión (Pearson) para determinar la relación entre diversidad y coeficientes de variación de la luz, el uso de los residuales fue con el fin de eliminar el efecto del hábitat.

RÉGIMEN DE DISTURBIO

El régimen de disturbio fue evaluado de dos distintas maneras: a) dentro de cada parcela se registró el número total de árboles caídos con $\text{dap} \geq 2$ cm, y b) a través del coeficiente de variación de las alturas del dosel (CVA de aquí en adelante); para ello, las parcelas fueron subdivididas en una cuadrícula de 5 X 5 m y en cada una de las esquinas (Fig. 3. 1) se midió la altura máxima mediante un telémetro (Ranging opti-meter 120, 620. Ranging Inc. USA) y de los resultados se obtuvo el CVA. En este caso, el CVA define la heterogeneidad del dosel y es reflejo de la formación de claros y de la frecuencia con la que se presentan las diferentes fases de la regeneración natural. Al igual que con la heterogeneidad del recurso lumínico, se realizó un análisis de varianza a los resultados de la diversidad y se obtuvieron los residuales; con ellos se realizó una regresión (Pearson) para determinar la correlación entre diversidad y el régimen de disturbio.

RELACIÓN DIVERSIDAD - CVA, DIVERSIDAD - DISTURBIO

La relación fue obtenida a través de análisis estadísticos multivariados. Inicialmente se realizaron análisis de grupos o cluster analysis para detectar si existían patrones de agrupación en cada uno de los estadios.; posteriormente se realizó un análisis de componentes principales con el fin de detectar cual de las variables consideradas explicaba mejor la ordenación de los sitios y, por lo tanto, la diversidad en cada estadio (ter Braak 1987). La clasificación empleada fue jerárquica, la técnica fue

diversa, monotética y se trabajó con una matriz directa "Q" o normal (van Tongeren 1987) Para resaltar las diferencias absolutas entre las comunidades y para no destacar la importancia de las muestras pobres en especies, las matrices no fueron centradas ni estandarizadas (Matteucci y Colma 1982). Para los análisis multivariados y estadísticos se usó el paquete estadístico STATISTICA (StatSoft 1993)

RESULTADOS

DIVERSIDAD DE ESPECIES

El hábitat de lomerío presentó mayor diversidad y equitabilidad de especies en los tres estadios de vida considerados. En planicie de inundación la mayor diversidad se registró en los juveniles, y en el lomerío los brinzales fueron los de más alta diversidad. Para ambos hábitats las plántulas fueron las de menor diversidad (Cuadro 4.1) La diversidad entre hábitats difirió significativamente en todos los estadios del ciclo de vida (plántulas, $t = 5.4$, $g.l. = 1995$, $P < 0.001$, juveniles, $t = 7.0$, $g.l. = 1685$, $P < 0.001$, y brinzales, $t = 15.1$, $g.l. = 2590$, $P < 0.0001$) Al comparar la diversidad entre los diferentes estadios, dentro del mismo hábitat, se observó que ésta difirió significativamente (planicie de inundación, plántulas - juveniles, $t = 6.5$, $g.l. = 1797$, $P < 0.0001$, plántulas - brinzales, $t = 3.9$, $g.l. = 2099$, $P < 0.001$; juveniles - brinzales $t = 2.9$, $g.l. = 2059$, $P < 0.01$; lomerío, plántulas - juveniles, $t = 8.2$, $g.l. = 2058$, $P < 0.0001$; plántulas - brinzales, $t = 12.1$, $g.l. = 1784$, $P < 0.0001$; juveniles - brinzales, $t = 3.6$, $g.l. = 1997$, $P < 0.001$).

CUADRO 4. 1 Diversidad de especies (índice de Shannon, H' , índice de Simpson $1/D$) y equitabilidad (J) registrada por estadio del ciclo de vida y por sitio, en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. PLA= plántulas; JUV= juveniles; BRI= brinzales; TOT= diversidad y equitabilidad por sitio, con base en los tres estadios, S = sitios de cada hábitat.

		PLANICIE DE INUNDACIÓN				LOMERIO			
		PLA	JUV	BRI	TOT	PLA	JUV	BRI	TOT
S1	H'	4.26	4.66	4.34	4.80	4.85	5.49	5.74	5.82
	J	0.74	0.79	0.70	0.73	0.80	0.87	0.86	0.83
	1/D	10.11	12.44	5.99	11.51	15.76	31.02	34.38	38.85
S2	H'	4.12	4.44	4.03	4.64	5.26	5.36	5.49	5.78
	J	0.75	0.79	0.67	0.72	0.88	0.87	0.82	0.84
	1/D	11.1	22.32	20.9	24.16	25.48	31.13	22.97	30.25
S3	H'	4.20	4.99	5.02	5.28	4.36	5.25	5.69	5.62
	J	0.76	0.86	0.80	0.79	0.74	0.87	0.86	0.80
	1/D	8.92	13.93	7.95	12.45	10.69	26.83	36.08	32.58

LUZ

El hábitat de lomerío presentó mayor heterogeneidad en el ambiente lumínico del sotobosque tanto en luz directa como indirecta. También entre los sitios del lomerío el gradiente de heterogeneidad fue mayor (Cuadro 4.2). El Hábitat presentó un efecto significativo sobre la diversidad de plántulas ($F_{1,4}=5.7$, $P=0.07$). La heterogeneidad de la luz directa e indirecta estuvo correlacionada alta y significativamente con la diversidad de plántulas (CVD, $r^2=0.63$, $P=0.06$; CVI, $r^2=0.70$, $P=0.04$); pero la heterogeneidad del dosel y el número de árboles caídos no mostraron correlación con la diversidad de plántulas (CVA, $r^2=0.08$, $P=0.59$; ARC, $r^2=0.02$, $P=0.79$).

CUADRO 4.2 Heterogeneidad de luz directa e indirecta registrada por sitio y por hábitat en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. S = sitios de cada hábitat, CVD = coeficiente de variación de luz directa, CVI = coeficiente de variación de luz indirecta, HAB = resultado de las evaluaciones con base en los tres sitios.

	PLANICIE DE INUNDACIÓN		LOMERIO	
	CVD	CVI	CVD	CVI
S1	41.1	38.5	55.6	60.3
S2	45.8	43.6	51.8	60.3
S3	51.4	46.0	33.2	30.1
HAB	48.3	44.0	53.0	52.4

DISTURBIO

El régimen de disturbio fue mayor en el hábitat de lomerío, tanto en el número total de árboles caídos (ARC) como en el coeficiente de variación de las alturas del dosel (CVA). El intervalo en los resultados del CVA fue mayor entre los sitios de planicie de inundación, pero todos los sitios de lomerío presentaron alta heterogeneidad y poca variación entre ellos; en cambio, el intervalo en ARC fue mayor entre los sitios de lomerío (Cuadro 4.3).

En la diversidad de juveniles el hábitat presentó un efecto significativo ($F_{1,4}=14.5$, $P=0.02$). La diversidad de juveniles sólo estuvo correlacionada alta y significativamente con la heterogeneidad del dosel (CVA, $r^2=0.85$, $P=0.01$). La correlación con la heterogeneidad de la luz directa e indirecta así como con el número de árboles caídos fue baja y no significativa (CVD, $r^2=0.21$, $P=0.36$; CVI, $r^2=0.17$, $P=0.42$; ARC, $r^2=0.36$, $P=0.20$). También en la diversidad de brinzales el hábitat presentó un efecto significativo ($F_{1,4}=15.1$, $P=0.02$); y al igual que con los juveniles, la diversidad de brinzales sólo estuvo asociada alta y significativamente con el CVA ($r^2=0.72$, $P=0.03$), con las demás variables la correlación fue baja y no significativa (CVD, $r^2=0.00$, $P=0.93$; CVI, $r^2=0.00$, $P=0.97$; ARC, $r^2=0.23$, $P=0.33$).

CUADRO 4. 3 Número total de árboles caídos (ARC) y coeficiente de variación de las alturas del dosel (CVA), registrados por sitio y hábitat en Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. S= sitios de cada hábitat; HAB= en los árboles caídos, sólo se sumaron estos; para el CVA se consideraron las alturas registradas en los tres sitios.

	PLANICIE DE INUNDACIÓN		LOMERIO	
	ARC	CVA	ARC	CVA
S1	18	24.9	63	51.8
S2	38	59.6	38	50.3
S3	17	46.3	32	43.8
HAB	73	46.8	133	49.1

ANÁLISIS MULTIVARIADOS

Análisis de grupos

En plántulas y juveniles, los sitios se agruparon formando un continuo más que integrando grupos. Los juveniles presentaron la mayor similitud entre sitios (las distancias euclidianas fueron las más bajas) y los brinzales presentaron la menor similitud, sólo los sitios 1 y 2 de lomerio formaron un grupo, y todos los sitios de planicie de inundación formaron grupos independientes (Fig. 4.1).

Componentes principales

En todos los estadios del ciclo de vida los dos ejes de ordenación segregaron a los sitios con base en el hábitat al que pertenecen, esto es, se formaron dos nubes de puntos y en cada una de ellas se ubicaron los tres sitios de cada hábitat; del mismo modo, en ninguno de los tres estadios el acomodo de las variables evaluadas correspondió con la ordenación obtenida de los ejes. En las plántulas el primer eje explicó el 53.1% de la varianza total, mientras que el segundo eje explicó el 22.5% (Fig. 4.2), en los juveniles el eje 1 explicó el 38.5% de la varianza y el eje 2 el 28.9% (Fig. 4.3), y en los brinzales el primer eje explicó el 40.5% y el segundo el 27.4% de la varianza (Fig. 4.4)

DISCUSIÓN

La topografía y los recursos edáficos fueron más heterogéneos en el lomerio que en planicie de inundación. Esto se traduce en que los hábitats difieran en la estructura vertical de la vegetación (Capítulo II) y consecuentemente, en los niveles de luz y en la heterogeneidad de este recurso así como en el régimen de disturbio (Capítulo III) Por lo tanto, la mayor heterogeneidad de recursos edáficos, topográficos y lumínicos en los sitios del lomerio pueden producir gradientes de recursos más amplios y determinar una mayor presencia de especies especialistas (Basnet 1992; Kapos et al. 1990; Yamamoto 1992b), lo que explicaría la mayor diversidad de especies que presentó este hábitat. Estos resultados confirman la propuesta del nicho de regeneración (Grubb 1977).

La diversidad aumentó al pasar de plántulas a brinzales en todos los sitios de lomerío y sólo en el sitio 2 de planicie de inundación, con base en el índice de Shannon (H'); y únicamente en los sitios 1 y 3 de lomerío si se considera el índice de Simpson ($1/D$). Este aumento en la diversidad puede estar asociado a: i) las diferencias en el área censada; y/o ii) que en todos los estadios actúen factores de mortalidad dependientes de la frecuencia o de la densidad que posibiliten la persistencia de las especies raras (Chesson y Case 1986; Connell et al. 1984). Si el aumento en el área censada fuera determinante en el aumento de la diversidad entre estadios se esperaría que la abundancia total de individuos fuese aproximadamente cuatro veces mayor en los juveniles, y 16 veces más en los brinzales que en las plántulas; ya que estas fueron las ampliaciones correspondientes en el área censada. Sin embargo, la abundancia total de individuos juveniles del sitio 3 de planicie de inundación fue 18.3% menor que la abundancia de plántulas, en tanto que la abundancia de brinzales sólo fue 56% mayor que la de plántulas. Respecto al número de especies, los juveniles presentaron 16% más especies que las plántulas y los brinzales 33% más, pero debe considerarse que el número de especies no aumenta linealmente con los aumentos en el área censada, por lo que no puede seguirse el mismo argumento que el empleado en la abundancia. En el hábitat de lomerío, el sitio 1 presentó 7% más individuos juveniles y 42% más brinzales que las plántulas; en el sitio 2 se registraron 64% más juveniles y 243% más brinzales; mientras que en el sitio 3 los valores fueron de 35% menos juveniles y 64% más brinzales. Simultáneamente, al convertir la abundancia a individuos por hectárea, el número de plántulas en los sitios de planicie de inundación fue aproximadamente 4.5 veces mayor que los juveniles y casi 10 veces más que los brinzales; los sitios de lomerío presentaron amplia variación pero la misma tendencia, las plántulas presentaron de 2.4 a 6.1 veces más individuos que los juveniles y de 4.7 a 9.8 veces más que los brinzales. Por lo tanto, las diferencias en el área censada no parecen influir en la diversidad al pasar del estadio de plántula al de brinjal.

Por otro lado, si en todos los estadios actuaran factores de mortalidad dependientes de la frecuencia o de la densidad, se esperaría que el número de especies raras (representadas por 1 o 2 individuos) aumentara al pasar de un estadio al siguiente y por lo mismo, también la diversidad. No obstante, ésta tendencia creciente sólo se presentó en los sitios 1 y 3 de planicie de inundación, que son justamente los sitios donde no se esperaba. Así, en los sitios 1 y 3 de planicie de inundación el 50% de las especies registradas en plántulas sólo presentaron 1 ó 2 individuos, el porcentaje de especies raras aumentó a 51% en los juveniles del sitio 1 y a 58% en los brinzales; en el sitio 3 el porcentaje de especies raras en los juveniles fue de 59% y de 60% en los brinzales. En contraste, en los tres sitios de lomerío los porcentajes se redujeron, en promedio 57% de las plántulas, 33.3% de

los juveniles y el 26% de los brinzales estuvieron representados por 1 ó 2 individuos; en el sitio 2 de planicie de inundación las especies raras alcanzaron el 60% en plántulas, 54% en juveniles y 55% en brinzales. Lo anterior permite proponer que tampoco son los factores de mortalidad dependientes de la frecuencia o de la densidad los que determinan el aumento de la diversidad entre estadios.

Luego entonces el aumento de la diversidad al pasar del estadio de plántula al de brinzal puede estar asociado a otros factores que no fueron contemplados en el presente trabajo difieran notablemente en cada estadio, por ejemplo, interacciones entre las especies como el mutualismo (Boucher et al. 1982), la competencia difusa (Mitchley 1987) y la depredación (Sork 1987; Turner 1990); o la heterogeneidad espacial en las tasas de aporte de recursos (Tilman 1985; Tilman y Pacala 1993). De igual forma, es importante señalar que los resultados del presente trabajo parten de una sola evaluación, por lo que su interpretación debe ser circunscrita al momento en que se realizaron los muestreos y no ser extrapolados a futuro, tal es el caso de intentar describir la diversidad de los brinzales a partir de las plántulas. Esto último ha sido propuesto previamente por Chesson y Case (1986) y por Warner y Chesson (1985); quienes propusieron que diferentes especies pueden ser dominantes en diferentes tiempos y que las especies persistirán si su incremento en los buenos tiempos (cuando son dominantes) superan su disminución en los malos, y si los buenos tiempos ocurren a intervalos suficientemente cercanos.

DIVERSIDAD DE PLÁNTULAS

La heterogeneidad del recurso lumínico determinó la diversidad de especies arbóreas a nivel plántulas; resultados que concuerdan con los de otros trabajos (por ejemplo, Chazdon et al. 1996; Kitajima 1996; Rich 1988). De este modo, se ha reportado que la luz afecta la germinación y el establecimiento de las especies (Orozco-Segovia et al. 1987; Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes 1989; Raich y Gong 1990) y por lo tanto, la diversidad de plántulas. Por otra parte, la luz también afecta el establecimiento de las plántulas (Augspurger 1984; Sork 1987), aumenta su crecimiento (Burslem et al. 1995; Clark et al. 1993; Freedon y Field 1996; Kitajima 1992; Lee et al. 1996; Turner 1990) y puede disminuir los índices de mortalidad (Dirzo 1984; Howe 1990b), especialmente los ocasionados por microorganismos patógenos (Augspurger 1990; Augspurger y Kelly 1984). Por lo tanto, la mayor heterogeneidad en los ambientes de luz puede provocar una mayor germinación de especies, puede aumentar el crecimiento de diferentes especies de plántulas y reducir la mortalidad de las mismas, lo que explicaría la relación entre la heterogeneidad del recurso lumínico y la diversidad de plántulas. Asociado a lo anterior, los resultados confirman los postulados del nicho de regeneración (Grubb 1977) en el sentido que las especies, a nivel plántulas en este caso, parecen

especializarse sobre un gradiente de hábitats de luz (entre más amplio fue el gradiente le correspondió mayor diversidad).

DIVERSIDAD DE JUVENILES Y BRINZALES

La diversidad de juveniles y brinzales se asoció a la heterogeneidad del dosel (CVA). Se ha propuesto que las especies pueden especializarse en diferentes etapas del desarrollo de la vegetación (Bazzaz 1984; Budowski 1965, 1970; Martínez-Ramos 1994; Whitmore 1978) y que el CVA es un indicador de la frecuencia con que se presentan las distintas fases de regeneración. Por lo tanto, la presencia de las diferentes fases de regeneración en distintos puntos de la parcela permitirán la presencia y coexistencia de diversas especies, aumentando con ello la diversidad en los sitios más heterogéneos. De igual forma, se espera que en los sitios con mayor CVA sean más heterogéneas las condiciones ambientales, y que esta heterogeneidad se presente a todo lo largo del perfil vertical de la vegetación (Ashton 1978, Ashton y Hall 1992; Endler 1993; Koike y Syahbuddin 1993), lo que puede traducirse en el aumento de las probabilidades de transición entre estadios (Clark 1990; Uhl et al. 1988, Yamamoto 1992a), ya sea porque se reduzcan los índices de mortalidad de diferentes especies (Augspurger y Kelly 1984; Dirzo 1984; Howe 1990b; Turner 1990) y/o porque aumenten diferencialmente el crecimiento de las especies (Augspurger 1984; Burslem et al. 1995; Chazdon et al. 1996; Kitajima 1992).

Smith et al. (1992) reportaron que la cantidad de luz varía significativamente a diferentes alturas del perfil vertical de la vegetación; además, se ha reportado que entre los 3 y los 18 m de altitud se encuentra la mayor densidad de follaje, y este follaje es el que determina la cantidad de luz (Baldocchi y Collineau 1994; Calvo-Irabien 1997; Dirzo et al. 1992; Fernández y Fetcher 1991; Kabakoff y Chazdon 1996, Lee 1985, 1987, 1989; Turton 1992). En este trabajo se encontró que la altura promedio de los brinzales fue de 319.5 ± 7.2 cm en planicie de inundación y de 346.2 ± 9.2 cm en lomerío, por lo que la comunidad de brinzales puede ser determinante en la cantidad y heterogeneidad de luz registrada en el presente trabajo, más que estar influida por ella; lo que explicaría la nula relación entre la diversidad de brinzales y el CVD.

De los resultados obtenidos en el presente trabajo se desprende que los requerimientos de las especies, y por lo mismo los recursos limitantes, varían a través del ciclo de vida, situación que confirma lo registrado en trabajos previos: por ejemplo, Strauss-Debenedetti y Bazzaz (1996) mencionaron que se debe incluir la ontogenia en los estudios ecológicos, pues existen diferencias en anatomía foliar y en los rasgos morfológicos y de fotosíntesis a lo largo del continuo sotobosque – dosel y entre plántulas y adultos creciendo en condiciones similares. De la misma manera, Clark y Clark (1992) encontraron que el funcionamiento y distribución estática del microhábitat de pequeños

juveniles no son buenos predictores del comportamiento de grandes juveniles o de adultos. Clark et al (1993), con base en los requerimientos lumínicos de las plántulas y los juveniles, definen cuatro grupos, desde los que se establecen y crecen en sitios de sombra, hasta los que sólo se establecen y crecen en sitios abiertos

ANÁLISIS MULTIVARIADOS

Los análisis de componentes principales mostraron que en todos los estadios los sitios fueron segregados con base en el hábitat al que pertenecen, de hecho, podemos diferenciar dos comunidades predominantes en cada hábitat: a) la Selva alta perennifolia (Miranda 1957; Miranda y Hernández-X 1963, Tropical rain forest, Breedlove 1981; Bosque tropical perennifolio, Rzedowski 1978) en el hábitat de planicie de inundación; y b) la Selva mediana subperennifolia (Miranda y Hernández-X 1963) en el hábitat de lomerío debido, entre otras cosas, a la altura promedio que presentaron.

La agrupación de los sitios por hábitat probablemente se asocia a factores que no fueron evaluados en este trabajo, como pueden ser los edáficos y/o los topográficos, como ha sido propuesto en otros trabajos (Basnet 1992, Hartshorn 1990; Hubbell y Foster 1986, 1990; Kapos et al. 1990; Siebe et al 1994) Asociado a lo anterior, ambos factores pueden influir en el régimen de disturbio (Brokaw 1985, Clark 1990, Herwitz y Young 1994, Yamamoto 1992a), en el ambiente lumínico (Bazzaz 1984; Capítulo III; Kira y Joda 1989) y en la estructura de la vegetación (Capítulo II), por lo que todos estos factores, actuando de forma conjunta, pueden determinar la diversidad de especies; lo que también explicaría el porqué ninguna de las variables evaluadas pudo ser asociada a los ejes de ordenación obtenidos del análisis de componentes principales; esto ya ha sido propuesto por otros autores, por ejemplo, Smith et al (1992) mencionaron que los aumentos en los niveles de luz en época de secas pueden presentarse a mediodía, cuando las altas temperaturas y la humedad limitan la habilidad de las plantas para usar el excedente de luz en la fotosíntesis; Brown (1993) encontró que los cambios repentinos en el microclima pueden ampliarse si coinciden con periodos de alta radiación y balance hídrico negativo, es decir, el estrés hídrico puede exacerbar el estrés por luz y calor. Además, el factor edáfico presenta dos posibles fuentes de variación, las cuales pueden explicar las diferencias en diversidad entre los hábitats: 1) los nutrimentos; y 2) los sitios para la germinación y/o el establecimiento. Al respecto, los sitios de planicie de inundación pueden considerarse como homogéneos en ambas características, ya que son suelos planos y profundos, ricos en nutrimentos, y que continuamente son enriquecidos por depósitos de sedimentos fluviales; en cambio, los suelos de lomerío presentan mayor variación en la cantidad de nutrimentos disponibles para el crecimiento vegetal (Siebe et al 1994), y, debido a que están conformados por

capas superpuestas de lutitas, areniscas y arcillas que afloran en diferentes puntos (Siebe com. pers.) pueden soportar una mayor cantidad de especies, si éstas presentan algún grado de especialización edáfica en sus requerimientos de germinación y/o establecimiento, como se ha documentado (Hubbell y Foster 1990; Kapos et al 1990).

CONCLUSIONES

- ❖ Los resultados del presente trabajo parecen confirmar la propuesta del nicho de regeneración (Grubb 1977), ya que el hábitat con mayor heterogeneidad de recursos (lumínicos, edáficos y topográficos) registró la mayor diversidad de especies. Esto ocurrió en todos los estadios.
- ❖ Los requerimientos de las especies varían a través de su ciclo de vida, por lo que los factores limitantes en un estadio pueden no serlo en los estadios subsecuentes. Es necesario tener presente que las especies cumplen un ciclo vital en el cual deben quedar incluidas las diferentes etapas de su desarrollo por lo que no deben ser fraccionadas y tratadas como entes independientes; es decir, debe reconsiderarse la pertinencia de usar el término especialista o generalista, o bien, estos términos deben relacionarse a un estadio específico.
- ❖ Los análisis multivariados mostraron que existe una clara separación entre los hábitats en todos los estadios de vida, y que no existió relación entre las variables evaluadas y los ejes de ordenación obtenidos a través de dicho análisis, lo que puede deberse a que otros factores, no evaluados en este trabajo, puedan ser los que más influyan sobre la diversidad registrada. Al respecto, es importante destacar el factor edáfico, el cual normalmente sólo es considerado como sitio de anclaje y de aporte de nutrimentos y pocas veces se incluye como parte determinante en la diversidad de las especies y/o en interacción con otros factores.
- ❖ La separación por hábitat también puede deberse a la interacción de diferentes variables, tanto de las que fueron evaluadas en este trabajo como de otras que no fueron contempladas, esto nos lleva a considerar que la noción de recurso limitante puede ser una simplificación y su uso e interpretación sumamente limitada.
- ❖ La metodología empleada en este trabajo debe considerar la evaluación de los niveles de luz a diferentes alturas del perfil vertical de la vegetación, ya que las alturas promedio de los brinzales nos permiten afirmar que esta comunidad afecta en gran medida los niveles de luz evaluados en este trabajo, más que ser afectada por ellos.

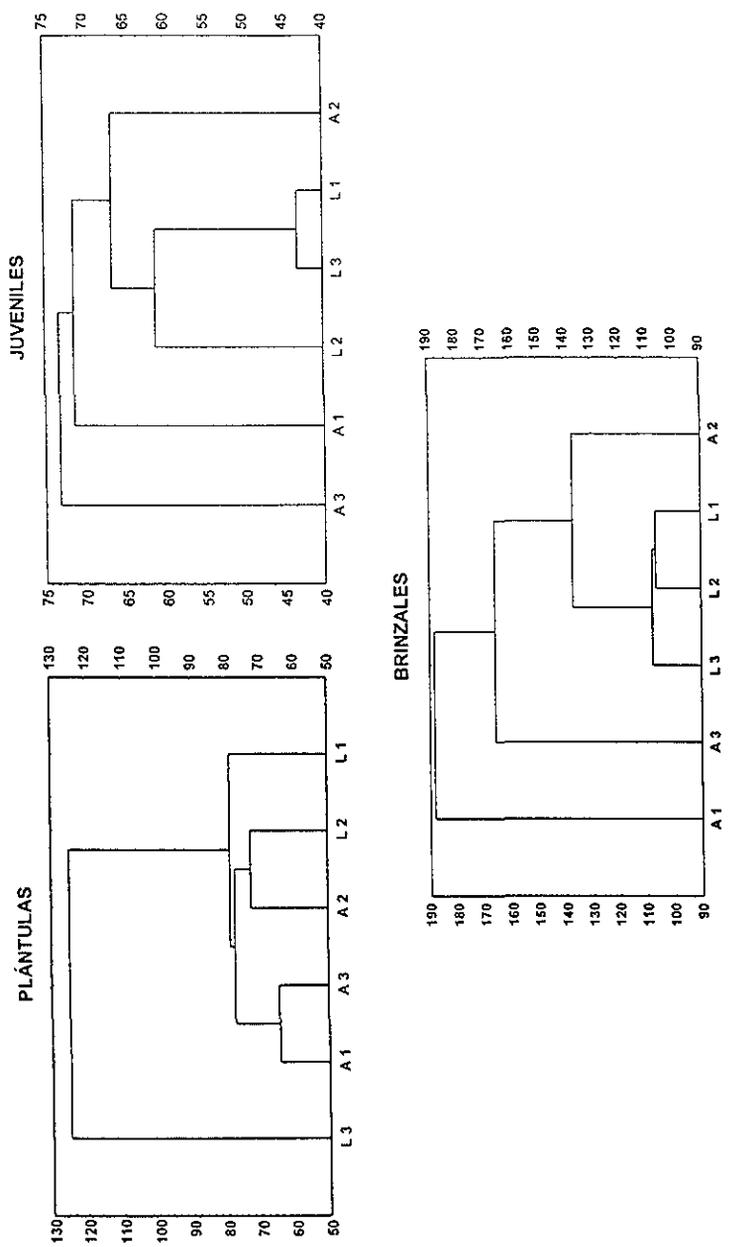
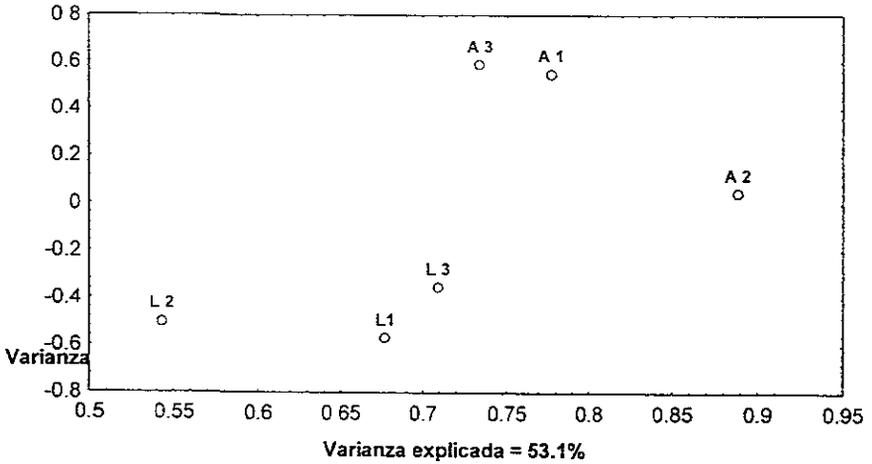


FIGURA 4. 1 Análisis multivariados (análisis de grupos o "cluster analysis") por estadio del ciclo de vida en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México. A= planicie de inundación; L= lomerío.

ESTA TESIS NO SALI
DE LA BIBLIOTECA

PLÁNTULAS



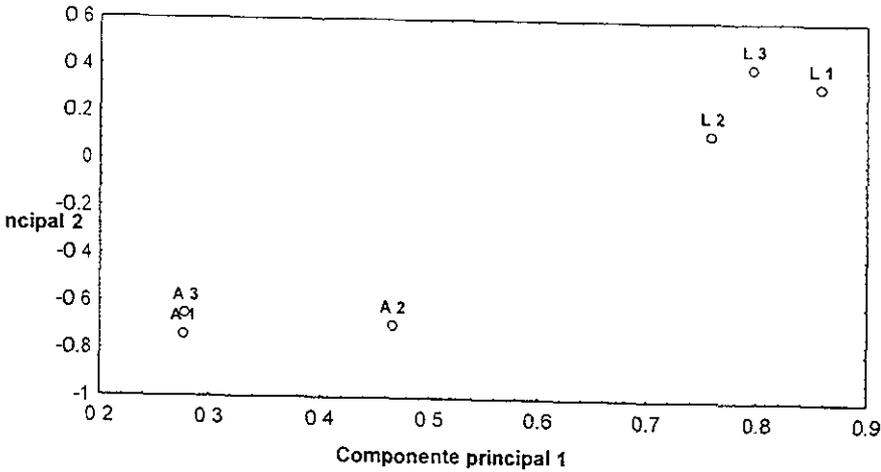
Ordenación de los sitios respecto al primer eje de variación y arreglo de las variables evaluadas.						
	L 2	L 1	L 3	A 3	A 1	A 2
CVD	51.8	55.2	33.2	51.4	41.1	45.7
CVI	60.27	60.33	30.1	46.0	38.5	43.5
CVA	50.3	51.7	43.8	46.3	24.9	59.6
ARC	38	63	32	17	18	38

Ordenación de los sitios respecto al segundo eje de variación y arreglo de las variables evaluadas.						
	A 3	A 1	A 2	L 3	L 2	L 1
CVD	51.4	41.1	45.7	33.2	51.8	55.2
CVI	46.0	38.5	43.5	30.1	60.27	60.33
CVA	46.3	24.9	59.6	43.8	50.3	51.7
ARC	17	18	38	32	38	63

FIGURA 4. 2 Análisis multivariados (componentes principales) a nivel plántulas en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.

A= planicie de inundación; L= lomerío; CVD= coeficiente de variación de la luz directa; CVI= coeficiente de variación de la luz indirecta; CVA= coeficiente de variación de las alturas del dosel; y ARC= número total de árboles caídos.

JUVENILES



Ordenación de los sitios respecto al primer eje de variación y arreglo de las variables evaluadas.

	A 1	A 3	A 2	L 2	L 3	L 1
CVD	41.1	51.4	45.7	51.8	33.2	55.2
CVI	38.5	46.0	43.5	60.27	30.1	60.33
CVA	24.9	46.3	59.6	50.3	43.8	51.7
ARC	18	17	38	38	32	63

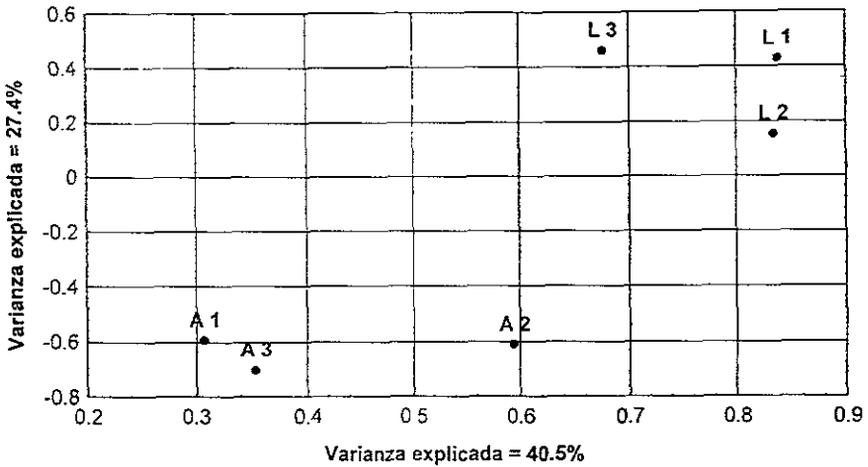
Ordenación de los sitios respecto al segundo eje de variación y arreglo de las variables evaluadas.

	L 3	L 1	L 2	A 3	A 2	A 1
CVD	33.2	55.2	51.8	51.4	45.7	41.1
CVI	30.1	60.33	60.27	46.0	43.5	38.5
CVA	43.8	51.7	50.3	46.3	59.6	24.9
ARC	32	63	38	17	38	18

FIGURA 4. 3 Análisis multivariados (componentes principales) a nivel juveniles en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.

A= planicie de inundación, L= lomerío; CVD= coeficiente de variación de la luz directa, CVI= coeficiente de variación de la luz indirecta, CVA= coeficiente de variación de las alturas del dosel; y ARC= número total de árboles caídos

BRINZALES



Ordenación de los sitios respecto al primer eje de variación y arreglo de las variables evaluadas.						
	A 1	A 3	A 2	L 3	L 2	L 1
CVD	41.1	51.4	45.7	33.2	51.8	55.2
CVI	38.5	46.0	43.5	30.1	60.27	60.33
CVA	24.9	46.3	59.6	43.8	50.3	51.7
ARC	18	17	38	32	38	63

Ordenación de los sitios respecto al segundo eje de variación y arreglo de las variables evaluadas.						
	A 3	A 2	A 1	L 2	L 1	L 3
CVD	51.4	45.7	41.1	51.8	55.2	33.2
CVI	46.0	43.5	38.5	60.27	60.33	30.1
CVA	46.3	59.6	24.9	50.3	51.7	43.8
ARC	17	38	18	38	63	32

FIGURA 4. 4 Análisis multivariados (componentes principales) a nivel brinzales en dos hábitats de Chajul, Selva Lacandona (Chiapas), México.
 A= planicie de inundación; L= lomerío; CVD= coeficiente de variación de la luz directa; CVI= coeficiente de variación de la luz indirecta; CVA= coeficiente de variación de las alturas del dosel; y ARC= número total de árboles caídos.

CONCLUSIONES

La formación de claros, ha conducido, por un lado, al reconocimiento de que las comunidades vegetales son dinámicas, de forma tal que ahora son conceptualizadas como un mosaico abigarrado de sitios en los que predominan distintas fases de regeneración natural; pero por otra parte, ha traído como consecuencia que las comunidades sean separadas y simplificadas a la dicotomía claros - sitios maduros, dejando de lado la variabilidad presente en cada uno de ellos. La evaluación de los niveles de luz no ha escapado a esta separación artificial, pero este trabajo demostró que la cantidad y el gradiente de heterogeneidad de la luz que ingresa al piso de las selvas es mucho mayor de lo que en la literatura se ha propuesto; demostró también que el método de evaluación empleado en este estudio ofrece una mejor caracterización del ambiente lumínico que el obtenido de la comparación claro - selva madura, y que la cantidad de luz que ingresa al sotobosque tiene escasa relación con la estructura de las comunidades vegetales, excepto con la densidad del follaje.

Con respecto a lo mencionado anteriormente Levin (1992) señaló que es importante definir, y tener presente, la escala en la que se trabaja, para dilucidar que características cambian se mantienen o influyen en escalas superiores e inferiores (desde especies hasta comunidades y desde parcelas al paisaje). En este trabajo las evaluaciones fueron realizadas a nivel comunidad y posiblemente algunos de los resultados obtenidos no sean corroborados a nivel especie o población. Ejemplos de ello pueden ser: a) el régimen lumínico evaluó desde puntos ubicados en fase de claro hasta sitios ubicados en sotobosque o en sombra, lo que nos lleva a proponer que la especialización de las especies puede ocurrir sobre un gradiente de hábitats de luz mucho más amplio del que se había sugerido; b) se encontró que la mayoría de las especies caen dentro del gremio de las tolerantes (*sensu* Whitmore 1978), pero también se reconoce que se trata de una clasificación artificial y que a nivel especie existe un continuo más que el acomodo rígido entre los dos gremios; c) la clasificación basada en las alturas máximas de las especies al alcanzar la madurez, así como la abundancia por estadio, nos permiten suponer que a nivel familias existen adaptaciones para explotar los recursos a diferentes alturas. Luego entonces, podemos concluir que a nivel comunidad la dicotomía claro - sitio maduro es muy limitada.

Este estudio confirmó que las especies del sotobosque constituyen un alto porcentaje del total presente en las comunidades, por lo que deberían ser incluidas en las investigaciones sobre la regeneración de las selvas tropicales; del mismo modo, se sugiere que las especies deberían ser marcadas y evaluadas periódicamente durante varios años. De la misma forma, se encontró que la riqueza o número de especies aumentó al duplicar o triplicar el área de muestreo en todos los estadios; en ambos hábitats estos aumentos tuvieron un comportamiento semejante, lo que significa

que los hábitats presentaron diversidad α semejante, pero diferente diversidad β (planicie de inundación, $\beta = 0.74, 0.72, 0.70$; lomerío, $\beta = 0.67, 0.52, 0.40$, para plántulas, juveniles y brinzales, respectivamente, Fig 5. 1) y, por lo tanto, que cada uno de los hábitats tiene un aporte diferencial a la diversidad regional, hecho particularmente importante en la planeación de las zonas protegidas. Esto último también fue confirmado a través de los análisis de componentes principales, donde se observó que los sitios se agruparon con base en el hábitat al que pertenecían.

En el contexto teórico se sugiere que la diversidad puede ser mantenida a largo plazo mediante reemplazos heteroespecíficos (*sensu* Hubbell y Foster 1986), ya que en ambos hábitats es muy probable que al morir los árboles del dosel sean reemplazados por otras especies. Así mismo, se observó que en los sitios más heterogéneos se presentó la mayor diversidad, lo que confirma la propuesta del nicho de regeneración (Grubb 1977). Sin embargo, también se registró que los recursos limitantes varían a través del ciclo de vida de las especies, es decir las especies deben ser consideradas especialistas sobre diferentes gradientes de recursos en los distintos estadios, y el término tendría que ser referido, y circunscrito, sólo al estadio referido. Asociado a lo anterior se propone que las variables (lumínicas, edáficas, topográficas y el régimen de disturbio), actúan de manera conjunta, más que destacar la importancia de alguna de ellas en particular.

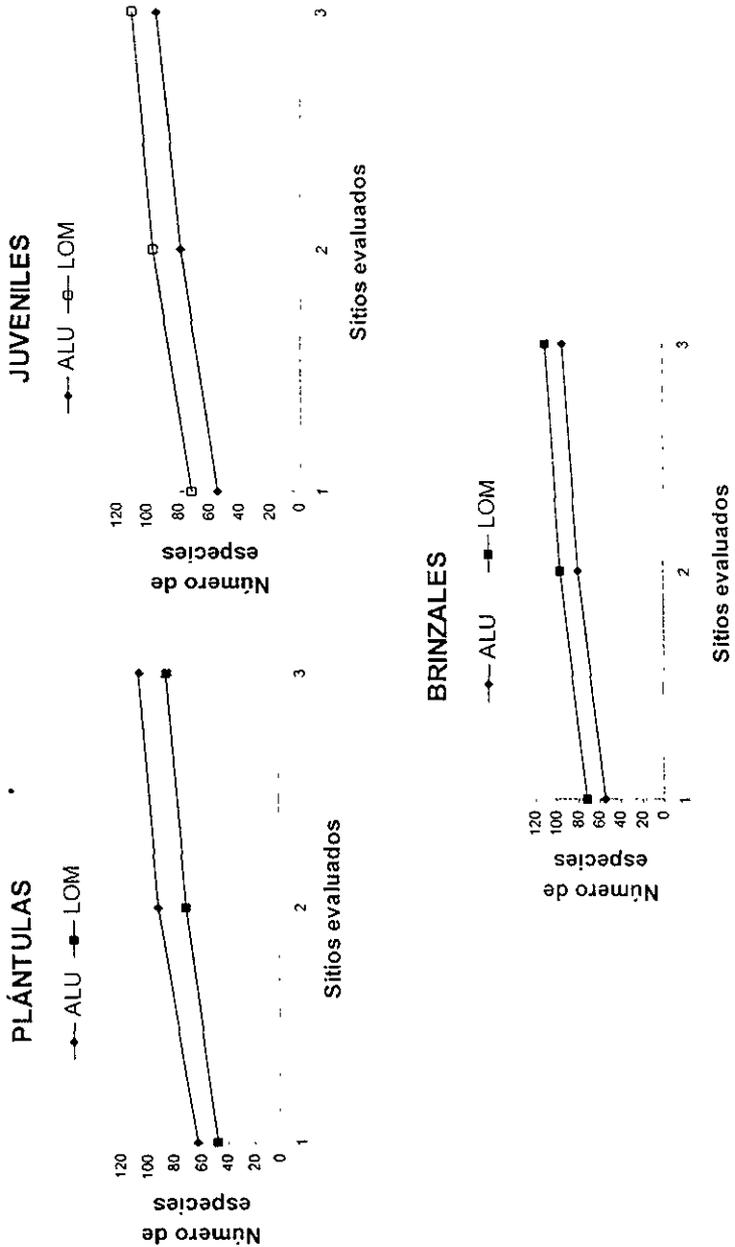


FIGURA 5. 1 Diversidad β ($\beta = (S/\alpha) - 1$, S = número total de especies; α = promedio del número de especies de los tres sitios, Whittaker 1960, citado en Magurran 1988), y Riqueza promedio acumulada en tres estadios de vida de dos hábitats de Chajul, Chiapas, México.

REFERENCIAS

- Ackerly, D. D. 1996. Canopy structure and dynamics: integration of growth processes in tropical pioneer trees. En: Mulkey, S. S., Chazdon, R. L. y A. P. Smith (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman y Hall. New York pp 619-658.
- Ackerly, D. D. y F. A. Bazzaz. 1995. Seedling crown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. *Ecology* 6(4): 1134-1146.
- Ashton, P. S. 1978. Crown characteristics of tropical trees. En Tomlinson, P. B. y M. H. Zimmerman (eds). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge pp 591-615.
- Ashton, P. S. y P. Hail. 1992. Comparisons of structure among mixed dipterocarp forest of north-western Borneo. *Journal of Ecology* 80:459-481.
- Augsburger, C. 1984. Seedling survival of tropical tree species. Interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.
- Augsburger, C. 1990. The potential impact of fungal pathogens on tropical plant reproductive biology. En Bawa, K. S. y M. Hadley (eds). *Reproductive Ecology of Tropical Forest. Man and the Biosphere Series Vol 7*. UNESCO y The Parthenon Publishing Group. Paris. pp 237-245.
- Augsburger, C. y C. K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61:211-217.
- Baldocchi, D. y S. Collineau. 1994. The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes. En Caldwell, M. M. y R. W. Pearcy (eds). *Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Ecophysiological processes above- and belowground*. Academic Press, San Diego, USA. pp 21-72.
- Ballaré, C. L., R. A. Sánchez, A. L. Scopel, y C. M. Ghera. 1988. Morphological response of *Datura ferox* L. seedlings to the presence of neighbors. *Oecologia* 76:288-293.
- Barden, L. S. 1989. Repetability in forest gap research: studies in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 70:558-559.
- Barton, A., N. Fetcher, y S. Redhead. 1989. The relationship between treefall gap size and light flux in a neotropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 5:437-439.
- Basnet, K. 1992. Effects of topography on the pattern of trees in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest of Puerto Rico. *Biotropica* 24(1):31-42.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351-371.
- Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of wet-tropical forests and their strategies. En: Medina, E., H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds). *Physiological ecology of plants in the wet tropics*. Dr. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands. pp. 223-243.
- Bazzaz, F. A. y T. W. Sipe. 1987. Physiological ecology, disturbance, and ecosystem recovery. En: Schulze, E. D. y H. Swolfer (eds). *The Potentials and Limitations of Ecosystems Analysis*. Springer Verlag, New York. pp 1-44.
- Becker, P. y A. P. Smith. 1990. Spatial autocorrelation of solar radiation in a tropical moist forest understory. *Agricultural and Forest Meteorology* 52:373-379.
- Beyschlag, W., P. W. Barnes, R. Ryel, M. M. Caldwell y S. D. Flint. 1990. Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model. *Oecologia* 82:374-380.
- Blain, D. y M. Kellman. 1991. The effect of water supply on tree seed germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, México. *Journal of Tropical Ecology* 7:69-83.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74(1):55-80.
- Boucher, D., S. James y K. H. Keller. 1982. The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:345-347.
- Bourgeron, P. S. 1989. Spatial aspects of vegetation structure. En: Golley, F. B. (ed). *Ecosystems of the world 14A. Tropical rain forest Ecosystems: structure and function*. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam. pp. 29-47.
- Brandani, A., G. S. Hartshorn y G. H. Orians. 1988. Internal heterogeneity of gaps and species richness on Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 4:99-119.
- Breedlove, D. E. 1981. *Flora of Chiapas Part I: Introduction to the flora of Chiapas*. The California Academy of Science. San Francisco, California, USA.
- Brokaw, N. V. L. 1982a. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14(2):158-160.
- Brokaw, N. V. L. 1982b. Treefalls, frequency, timing, and consequences. En: Leigh, E. G., A. S. Rand, y D. M. Windsor (eds). *The ecology of tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. USA. pp 101-108.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.

- Brokaw, N. V. L. y S. M. Scheiner. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70(3):538-541.
- Brokaw, N. V. L. y J. S. Grear. 1991. Forest structure before and after hurricane Hugo at three elevations in the Luquillo Mountains, Puerto Rico. *Biotropica* 23(4a):386-392
- Brown, N. 1993. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9:153-168
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. *Turmalba* 15 (1):40-42.
- Budowski, G. 1970. The distinction between old secondary and climax species in Tropical Central American lowland forest. *Tropical Ecology* 11(1):44-48.
- Burslem, F. R., P. J. Grubb y I. M. Turner. 1985. Responses to nutrients addition among shade tolerant tree seedlings of lowland tropical rainforest in Singapore. *Journal of Ecology* 83:113-122.
- Caivo-Irabien, L. M. 1997. Heterogeneidad del ambiente lumínico en el sotobosque y su efecto sobre la comunidad de hierbas en una selva tropical húmeda del sur de México. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. 97 pp.
- Canham, C. D. 1988. An index for understory light levels in and around canopy gaps. *Ecology* 69(5):1634-1638.
- Canham, C. D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70:548-550.
- Carabias-Lillo, J. y S. Guevara. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo R. (eds). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. INIREB, Xalapa, Ver. México. pp 27-86.
- Carey, E. V., S. Brown, A. J. R. Gillespie y A. E. Lugo. 1994. Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forest of Venezuela. *Biotropica* 26(3):255-265.
- Chazdon, R. L. y N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environment in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:553-564.
- Chazdon, R. L. y S. Kaufmann. 1993. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology* 7:385-394.
- Chazdon, R. L., R. W. Pearcy, D. W. Lee y N. Fetcher. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. En: Mulkey, S. S., R. L. Chazdon y A. P. Smith (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman y Hall. New York. pp. 5-55
- Chesson, P. L. y T. J. Case. 1986. Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. En: Diamond, J. M. y T. J. Case (eds). *Community Ecology*. Harper y Row, Publishers, Inc New York. pp 229-239.
- Chiarello, N. 1984. Leaf energy balance in the wet lowland tropics. En: Medina, E., H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds) *Physiological ecology of plants in the wet tropics*. Dr. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands. pp. 85-98.
- Clark, D. A. y D. B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124(6):769-788.
- Clark, D. A. y D. B. Clark. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66:1884-1892.
- Clark, D. A. y D. B. Clark. 1986. Regeneration of canopy trees in tropical wet forest. *Trends in Ecology and Evolution* 1(6):150-154.
- Clark, D. A. y D. B. Clark. 1987. Análisis de la regeneración de los árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical. Aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical* 35(Supl 1):41-54.
- Clark, D. A. y D. B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315-344.
- Clark, D. B. 1990. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forests. En: Bawa, K. S. y M. Hadley (eds). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. MAB. Vol. 7. UNESCO, Paris. pp. 291-315.
- Clark, D. B. y D. A. Clark. 1989. The role of physical damage in the seedling mortality of a neotropical rain forest. *Oikos* 55:225-230.
- Clark, D. B. y D. A. Clark. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79:447-458.
- Clark, D. B., D. A. Clark y P. M. Rich. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25(4):397-407
- Clark, D. B., D. A. Clark, P. M. Rich, S. Weiss y S. F. Oberbauer. 1996. Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 26:747-757
- Condit, R., S. P. Hubbell y R. B. Foster. 1994. Density dependence in two understory tree species in a neotropical forest. *Ecology* 75(3) 671-680.

- Congdon, R. A. y J. L. Herborn. 1993. Ecosystems dynamics of disturbed and undisturbed sites in North Queensland wet tropical rainforest I Floristic composition, climate and soil chemistry. *Journal of Ecology* 9:349-363
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: den Boer, P. J. y G. Gradwell (eds). *Dynamics of Populations*. Centre for Agricultural Publication and Documentation. Wageningen, Netherlands. pp 298-312.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1310
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35(2):131-138
- Connell, J. H. 1989. Some processes affecting the species composition in forest gaps. *Ecology* 70:560-562.
- Connell, J. H., J. G. Tracey y L. J. Webb. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs* 54(2):141-164.
- Córdova-Casillas, B. 1985. Demografía de árboles tropicales. En Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo R. (eds). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. INIREB, Xalapa, Ver. México pp 103-126
- De Steven, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panamá. *Journal of Tropical Ecology* 10:369-383
- del Amo R. S. 1985. Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo R. (eds). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. INIREB, Xalapa, Ver. México. pp 79-92.
- den Boer, P. J. 1986. The present status of the competitive exclusion principle. *Trends Ecology and Evolution* 1(1):25-28.
- Denslow, J. S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* 46:18-21.
- Denslow, J. S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. En: Pickett, S. T. A. y P. S. White (eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, USA. pp 307-323.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.
- Denslow, J. S., J. C. Schultz, P. M. Vitousek, y B. R. Strain. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environment. *Ecology* 71(1):165-179.
- Diamond, J. y T. J. Case. 1986. *Community Ecology*. Harper and Row New York.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phyto-centric overview. En: Dirzo, R. y J. Sarukhán (eds). *Perspectives on plant population ecology*. Sinauer Associated Inc. Sunderland. pp 141-165.
- Dirzo, R., C. C. Horvitz, H. Quevedo y M. A. López. 1992. The effects of gap size and age on the understory herb community of a tropical Mexican rain forest. *Journal of Ecology* 80:809-822.
- Duke, N. C. y Z. S. Pinzón. 1992. Aging *Rhizophora* seedlings from leaf scar nodes: a technique for studying recruitment and growth in mangrove forest. *Biotropica* 24(2a):173-186.
- Endler, J. A. 1990. On the measurement and classification of color in studies of animal color patterns. *Biological Journal of the Linnean Society of London* 41:315-352.
- Endler, J. A. 1993. The color of light in forest and its implications. *Ecological Monographs* 63(1):1-27.
- Faber-Langendoen, D. y A. H. Gentry. 1991. *The structure and diversity of rain forest at Bajo Calima, Chocó Region, Western, Colombia*. *Biotropica* 23(1) 2-11
- Fenner, M. 1985. *Seed ecology*. Chapman & Hall, Londres, Inglaterra 151 pp.
- Fenner, M. 1987. Seed characteristics in relation to succession. En: Gray, A. J., M. J. Crawley y P. J. Edwards (eds). *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publications, Londres. pp 103-114.
- Fernández, D. S. y N. Fetcher. 1991. Changes in light availability following hurricane Hugo in a subtropical montane forest in Puerto Rico. *Biotropica* 23(4a) 393-399.
- Fetcher, N., S. F. Oberbauer y B. R. Strain. 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *International Journal of Biometereology* 29.145-155
- Forman, R. T. y M. Godron. 1981. Patches and structural components for a landscape ecology. *Bioscience* 31(10):733-739.
- Foster, R. B. 1990. Long-term change in the successional forest community of the Rio Manu floodplain. En: Gentry, A. H. (ed). *Four Neotropical Rain Forest*. Yale University Press. New Haven pp 565-572.
- Foster, R. B. y S. P. Hubbell. 1990. The floristic composition of the Barro Colorado Island. En: Gentry, A. H. (ed). *Four Neotropical Rain Forest*. Yale University Press. New Haven pp 85-98
- Fredeen, A. L. y C. B. Field. 1996. Ecophysiological constraints on the distribution *Piper* species. En: Mulkey, S. S., R. L. Chazdon y A. P. Smith (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman y Hall. New York. pp. 597-618
- Fredeen, A. L., K. Griffin y C. B. Field. 1991. Effects of light quantity and quality and soil nitrogen status on nitrate

- reductase activity in rainforest species of the genus *Piper*. *Oecologia* 86:441-446
- Galo, A., P. M. Rich y J. J. Ewel. 1992. Effects of forest edges on the solar radiation regime in a series of reconstructed tropical ecosystems. American Society for Photogrammetry and Remote Sensing. Annual Meeting. Albuquerque, New Mexico. pp 98-108.
- García-Gil, M. y A. Lugo. 1992. Las formas de relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona: investigación para su conservación. En: Vasquea-Sánchez, M. A. y M. A. Ramos (eds) Publicación Especial. *Ecosfera* 1:7-18
- Gentry, A. H. 1982a. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America. Pleistocene climatic fluctuations, or and accident of the Andean orogeny?. *Annals of Missouri Botanical Garden* 69:557-593.
- Gentry, A. H. 1982b. Patterns of neotropical plants species diversity. *Evolutionary Biology* 15:1-84.
- Gentry, A. H. 1988a. Tree species richness in upper Amazonian rain forest. *Proceedings of Natural Academic Science, USA* 85: 156-159.
- Gentry, A. H. 1988b. Changes in plant community diversity and floristic composition on geographical and environmental gradients. *Annals of Missouri Botanical Garden* 75:1-34.
- Gentry, A. H. 1990. Floristic similarities and differences between Southern Central America and Upper and Central Amazonia. En: Gentry, A. H. (ed). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press. New Haven pp. 141-157.
- Gentry, A. H. y C. Dodson. 1987. Diversity and phytogeography of neotropical epiphytes. *Annals of Missouri Botanical Garden* 74:205-233.
- Gentry, A. H. y C. Emmons. 1987. Geographical variation in fertility and composition of the understory of neotropical forest. *Biotropica* 19:216-227.
- Giller, P. 1984. Community structure and the niche. Chapman and Hall. Londres. 176 pp
- Goldstein, A. 1964. *Biostatistics. An introductory text*. MacMillan. New York. 272 pp
- Gómez-Pompa, A. y C. Vázquez-Yanes. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo R. (eds). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II*. INIREB, Xalapa, Ver. México. pp 1-26.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52:107-145.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. USA. 842 pp.
- Hartshorn, G. S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. En: Tomlinson, P. B. y M. H. Zimmermann (eds). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, New York, USA. pp 617-638.
- Hartshorn, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12(2) (Supplement): 23-30.
- Hartshorn, G. S. 1990. An overview of neotropical forest dynamics. En: Gentry A. H. (ed). *Four neotropical rain forest*. Yale University Press. New Haven pp. 585-599.
- Herwitz, S. R. y S. S. Young. 1994. Mortality, recruitment, and growth rates of montane tropical rain forest canopy trees on Mount Bellenden-Ker, Northeast Queensland, Australia. *Biotropica* 26(4):350-361.
- Howe, H. F. 1990a. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. En: Bawa, K. S. y M. Hadley (eds). *Reproductive Ecology of Tropical Forest*. MAB Vol. 7. UNESCO, Paris. pp.191-218.
- Howe, H. F. 1990b. Survival and growth of juvenile *Vitola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6:259-280.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 213: 1299-1309.
- Hubbell, S. P. y R. B. Foster. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications to conservation. En: Sutton, S. L., T. C. Whitmore y A. C. Chadwick (eds). *Tropical rain forest, ecology and management* Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 25-41.
- Hubbell, S. P. y R. B. Foster. 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. En: Diamond, J. y T. J. Case (eds). *Community ecology*. Harper & Row, New York, USA. pp 314-329.
- Hubbell, S. P. y R. B. Foster. 1988. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. En: Crawley, M. D. (ed) *Plant Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford. pp 79-96.
- Hubbell, S. P. y R. B. Foster. 1990. The fate of juvenile trees in a neotropical forest: implications for the natural maintenance of tropical tree diversity. En: Bawa, K. S. Y M. Hadley (eds). *Reproductive Ecology of Tropical Forest*. MAB Vol. 7. UNESCO, Paris. pp. 317-341.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113(1):81-101.
- Huston, M. 1994. *Biological Diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press. pp. 110-155.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animal. *American Naturalist* 93:145-159.
- Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist* 95: 137-145

- Hutchinson, G E 1975 A theme by Robert MacArthur. En: Bawa, K S, Y M Hadley (eds). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press Cambridge. pp 492-521.
- Ibarra- Manríquez, G 1985 Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas Veracruz, México. Tesis profesional Facultad de Ciencias, UNAM México
- Jans, L, L Porter, R van Pompaey y F. Bongers 1993. Gaps and forest zones in tropical moist forest in Ivory Coast *Biotropica* 25(3) 258-269
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest *American Naturalist* 104:501-528.
- Janzen, D H 1971 Seed predation by animals *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:469-491.
- Kabakoff, R P. y R L Chazdon 1996. Effects of canopy species dominance on understory light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 12:779-788
- Kapos, V, E Pallant, A Bien y S. Freskos. 1990 Gap frecuencies in lowland rain forest sites on contrasting soils in *Amazonian Ecuador*. *Biotropica* 22(3):218-226
- Kitajima, K. 1992. Relationship between photosynthesis and thickness of cotyledons for tropical tree species *Functional Ecology* 6 582-589
- Kitajima, K 1994 Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98 419-428.
- Kitajima, K. 1996 *Ecophysiology of tropical tree seedlings*. En: Mulkey, S S., R L. Chazdon y A. P Smith (eds) *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman y Hall, New York pp 559-596
- Kira, T. y K. Joda 1989. Vertical stratification in microclimate En: Lieth, H & M. J. A. Werger (eds) *Ecosystems of the world 14B Tropical rain forest ecosystems Biogeographical and ecological studies*. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam pp 56-71.
- Koike, F y Syahbuddin 1993 Canopy structure of a tropical rain forest and the nature of an unstratified upper layer *Functional Ecology* 7: 230-235
- Koop, H. y F. J. Sterck 1994 *Light penetration through structurally complex forest canopies: an example of a lowland tropical rainforest* *Forest Ecology and Management* 69:111-122.
- Korning, J. y H. Balslev 1994. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. *Journal of Vegetation Science* 5(1): 77-86
- Law, R. y A. R. Watkinson. 1989 *Competition*. En: Cherret, J. (ed) *Ecological concepts*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 243-284
- Lee, W. D. 1985. Duplicating foliage shade for research on plant development *Hortscience* 20:111-118.
- Lee, W D 1987 The spectral distribution of radiation in two neotropical rain forests. *Biotropica* 19:161-166.
- Lee, W. D. 1989. Canopy dynamics and light climates in a tropical moist deciduous forest in India. *Journal of Tropical Ecology* 5:65-79
- Lee, W. D., K. Baskaran, M Manzor, H. Mohamad y S K Yap. 1996 Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rain forest tree seedling development. *Ecology* 77(2):568-580.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73(6):1943-1967.
- Lieberman, D., G. Hartshorn, M Lieberman y R Peralta. 1990. Forest dynamics at La Selva Biological Station, 1969-1985 En: Gentry A. H. (ed). *Four neotropical rain forest*. Yale University Press. pp. 509-521.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta, y G. Hartshorn. 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 73:915-919
- Lieberman, M., R. Peralta y D Lieberman 1989. *Forests are not just swiss cheese: canopy estereogeometry of non gaps in tropical forest* *Ecology* 70:550-552.
- Lobato, R 1981 La Reserva de la Biosfera 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.
- Mac Arthur, R. H y R Levins 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species *American Naturalist* 101:377-385.
- Mac Artuhr, R. H. 1965 Patterns of species diversity. *Biological Review* 40:410-453
- Magurran, A. E 1988 *Ecological diversity and its measurements*. Princeton University Press New Jersey. 179 pp.
- Martínez, E., C. H. Ramos y F Chiang. 1994 Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:99-177
- Martínez-Ramos, M. 1985 Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias En: Gómez-Pompa, A. y S. del amo (eds). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz*, México. Vol II INIREB, Xalapa, Ver. México. pp 191-240.
- Martínez-Ramos, M 1994 Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:179-224
- Martínez-Ramos, M. y A Soto-Castro. 1993. Seed rain and advanced regeneration ina tropical rain forest *Vegetatio* 108 299-318.
- Martínez-Ramos, M. y C Samper 1998. Tree life history patterns and forest dynamics. a conceptual model for

- the study of plants demography in patchy environments. *Journal of Sustainable Forestry* 6(1/2):85-125.
- Martínez-Ramos, M., E. Álvarez Buylia y J. Sarukhán. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* 70:555-558
- Matteucci, S. D. y A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría de la OEA. Programa regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Serie de Biología. Monografía No. 22. Washington D. C. 168 pp.
- Meave del Castillo, J. 1990. Estructura y composición de la selva alta perennifolia en los alrededores de Bonampak Instituto Nacional de Antropología e Historia (serie arqueológica), México, D. F.
- Medina, E. 1983. Adaptations of tropical trees to moisture stress. En: Golley, F. B. (ed). *Tropical Rain Forest Ecosystems. A structure and function*. Elsevier. Amsterdam. pp 225-237.
- 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* 29:20-179.
- Mitchley, J. 1987. Diffuse competition in plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 2(4):104-106
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons. 547 pp.
- Newell, E. A., McDonald, E. P., Strain, B. R. y J. Denslow. 1993. Photosynthetic responses of *Miconia* species to canopy openings in lowland tropical rainforest. *Oecologia* 94:49-56.
- Ng, F. S. P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees. En: Tomlinson, P. B. y M. H. Zimmerman (eds). *Tropical trees as living systems*. Cambridge, Londres. pp 129-162.
- Ng, F. S. P. 1980. Germination ecology of Malayan woody plants. *Malayan Forest* 43:406-437.
- Núñez-Farfán, J. y R. Dirzo. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedlings performance in a Mexican tropical forest. *Oikos* 51(3):274-284.
- Oberbauer, S. F., D. A. Clark, D. B. Clark y M. Quesada. 1989. Comparative analysis of photosynthetic light environments within the crowns of juvenile rain forest trees. *Tree Physiology* 5:13-23.
- Oberbauer, S. F., D. B. Clark, D. A. Clark y M. Quesada. 1988. Crown light environments of saplings of two species of rain forest emergent trees. *Oecologia* 75:207-212.
- Oksanen, L. 1991. A century of community ecology: how much progress?. *Trends in Ecology and Evolution* 6(9):294-296.
- Oliveira-Filho, A. T., Vilela, E. A., Carvalho, D. A. y M. L. Gavilanes. 1994. Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10:483-508.
- Orians, G. H. 1982. The influence of tree-falls in tropical forest in tree species richness. *Tropical Ecology* 23(2):255-279.
- Orozco-Segovia, A., C. Vázquez-Yanes, R. Coates-Estrada y N. Pérez-Nasser. 1987. Ecophysiological characteristics of the seed of the tropical forest pioneer *Urera caracasana* Urticaceae. *Tree Physiology* 3:375-386.
- Orozco-Segovia, A. y C. Vázquez-Yanes. 1989. Light effect on seed germination in *Piper* L. *Acta Oecologica. Oecologia Plantarum* 10:123-146.
- Orozco-Segovia, A., M. E. Sánchez-Coronado y C. Vázquez-Yanes. 1993. Effect of maternal light environment on seed germination in *Piper auritum*. *Functional Ecology* 7:395-402.
- Osunkoya, O., J. E. Ash, A. W. Graham y M. S. Hopkins. 1993. Growth of tree seedlings in tropical rain forest of North Queensland, Australia. *Journal of Tropical Ecology* 9:1-18.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100:65-75.
- Pearcy, R. W. 1989. Radiation and light measurements. En: Pearcy, R. W., J. R. Ehleringer, H. A. Mooney y P. W. Rundel (eds). *Plant physiological ecology Field methods and instrumentation*. Chapman and Hall New York. pp 97-116.
- 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. 406 pp.
- 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.
- Pickett, S. T. A. y P. S. White. 1985. Patch dynamics: a synthesis. En: Pickett, S. T. A. y P. S. White (eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press Inc. Orlando, Florida. pp 371-384.
- Pickett, S. T. A., J. Kolasa y S. L. Collins. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54:129-136.
- Piñero, D., M. Martínez-Ramos y J. Sarukhán. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72:977-991.
- Popma, J., F. Bongers, M. Martínez-Ramos y E. Veneklaas. 1988. Pioneer species distribution in treefall gaps in neotropical rain forest; a gap definition and its consequences. *Journal of Tropical Ecology* 4:77-88.

- Poulson, T L y W J Platt. 1989 Gap light regimes influence canopy tree diversity *Ecology* 70:553-555
- Price, P. W. 1987 Alternative paradigms in community ecology. En: Price, P W., C N Slobodchikoff y W S Gaud (eds) *A new ecology: novel approaches to interactive systems*. John Wiley and Sons Inc New York. pp 353-383
- Raich, J. W. 1988 Seasonal and spatial variation in the light environments in a tropical dipterocarp forest and gaps *Biotropica* 21(4):299-302
- Raich, J. W y K W Gong. 1990. Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian dipterocarp forest *Journal of Tropical Ecology* 6:203-217
- Rankin de Merona, J M., R W Hutchings y T EW Lovejoy 1990 Tree mortality and recruitment over a five-year period in undisturbed upland rainforest of the Central Amazon. En: Gentry A H (ed) *Four neotropical rain forest* Yale University Press New Haven pp 573-584.
- Reich, P. B., Uhl, C., Walters, M. B. y D. S. Ellsworth 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia* 86:16-24
- Reich, P. B., M. B. Walters, D. S. Ellsworth y C Uhl 1994 Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species *Oecologia* 97:62-72.
- Rich, P. M. 1988 *A manual for analysis of hemispherical canopy photography* Los Alamos National Laboratory, New Mexico, USA. 81 pp.
- Rich, P. M., D B. Clark, D A. Clark y S F Oberbauer 1993. Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 65:107-127
- Richards, P. W. 1983 The three-dimensional structure of tropical rain forest. En: Sutton, S L., T C Whitmore y A C Chadwick (eds) *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific Publications. New York pp 3-10.
- Ricklefs, R. E. 1977 Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *The American Naturalist* 111:376-381.
- Ryel, R. J., P. W. Barnes, W. Beyschlag, M. M. Caldwell y S. D. Flint 1990. Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model. I. Model development and influence of enhanced UV-B conditions on photosynthesis in mixed wheat and wild oat canopies *Oecologia* 82:304-310.
- Rykiel, E. J. Jr 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology* 10:361-365.
- Rzedowski, J. 1978 *Vegetación de México*. LIMUSA, México, D F. México.
- Saldarriaga, J G y R. H. Luxmoore. 1991. Solar energy conversion efficiencies during succession of a tropical rain forest in Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 7:233-242
- Sale, P. F. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities *The American Naturalist* 111:376-381.
- Schupp, E. W. 1990 Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71(2):504-515.
- Siebe, C., M Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez y S Sánchez-Beltrán 1994. Soils and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, Southeast México. En: Simorangkir (de). *Proceedings International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soils (ISSS - AISS- IBG)*. Mulawarman University Press Samarinda, Indonesia pp. 40-55
- Silvertown, J W y J. B. Dickie 1981 Seedling survivorship in natural populations of nine perennial chalk grassland plants *New Phytologist* 88:555-558.
- Smith, A. P., K. P. Hogan y R. Idol. 1992. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica* 24(4):503-511.
- Sork, V. L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba* *Ecology* 68(5):1341-1350.
- Sousa, W. P. 1984 The role of disturbance in natural communities *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:353-391
- Strauss-Debenedetti, S y F. A. Bazzaz. 1991 Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional position *Oecologia* 87:377-387
- Strauss-Debenedetti, S. y F. A. Bazzaz. 1996 Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. En: Mulkey, S S., R L. Chazdon y A. P. Smith (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman y Hall New York pp. 162-186
- Terborgh, J. 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forest. *The American Naturalist* 126(6):760-776
- Ter Braak, C J F. 1987 Ordination. En: Jongman, R H. G., C J. F. ter Braak y O F R van Tongeren (eds). *Data analysis in community and landscape ecology* Pudoc, Wageningen, Netherlands pp. 91-173.
- Thompson, K. 1987 Seed and seed banks *The New Phytologist* 106 (supplement): 24-34
- Tilman, D. 1985 The resource-ratio hypothesis of plant succession *The American Naturalist* 125(6):827-852.

- Tilman, D. y S. Pacala. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: Ricklefs, R. E. y D. Schluter (eds) Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press. pp. 13-25.
- Turnbull, M. H. 1991. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest tree species. *Oecologia* 87:110-117.
- Turnbull, M. H., D. Dooley y D. J. Yates. 1993. The dynamics of photosynthetic acclimation to changes in light quantity and quality in three Australian rainforest tree species. *Oecologia* 94:218-228.
- Turner, I. M. 1990. The seedling survivorship and growth of three *Shorea* species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 6:469-478.
- Turton, S. M. 1988. Solar radiation regimes in a north Queensland rainforest. *Proceedings of Ecological Society Australian* 15:101-105.
- Turton, S. M. 1992. Understorey light environments in a north-east Australian rain forest before and after a tropical cyclone. *Journal of Tropical Ecology* 8:241-252.
- Uhl, C., K. Clark, N. Dezzio, y P. Maquirino. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology* 69:751-763.
- Valencia, R., H. Balslev, C. G. Mino. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3(1): 21-28.
- van Tongeren, O. F. R. 1987. Cluster analysis. En: Jongman, R. H. G., C. J. F. ter Braak y O. F. R. van Tongeren (eds). *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc, Wageningen, Netherlands. pp. 174-212.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world: a review. En: Medina, E., H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds). *Physiological Ecology of Plants of the wet Tropics*. Task for Vegetation Science, Vol. 12. Dr. Junk, The Hague, The Netherlands. pp. 37-50.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1990. Seed dormancy in the tropical rain forest. En: Bawa, K. S. y M. Hadley (eds). *Reproductive Ecology of Tropical Forest*. MAB Vol. 7. UNESCO, Paris. pp. 247-259.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1996. Physiological ecology of seed dormancy and longevity. En: Mulkey, S. S., R. L. Chazdon y A. P. Smith (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman y Hall. New York. pp. 535-558.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincón, E. Sánchez-Coronado, M. E. Huante, P. Toledo y V. L. Barradas. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71:1952-1958.
- Warner, R. y P. L. Chesson. 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *The American Naturalist* 125(6):769-787.
- Wayne, P. M. y F. A. Bazzaz. 1993. Morning vs afternoon sun patches in experimental forest gaps: consequences of temporal incongruity of resources to birch regeneration. *Oecologia* 94:235-243.
- Westman, W. E. 1990. Structural and floristic attributes of recolonizing species in large rain forest gaps, north Queensland. *Biotropica* 22(3):226-234.
- White, P. S. y S. T. A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. En: Pickett, S. T. A. y P. S. White (eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press Inc. Orlando, Florida. pp. 3-13.
- Whitmore, T. C. 1975. *Tropical rain forest of Far East*. Clarendon Press, Oxford.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. En: Tomlinson, P. B. y M. H. Zimmermann (eds). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, New York, USA. pp. 639-655.
- Whitmore, T. C. 1984. *Tropical rain forest of the Far East*. 2nd. Edition. Clarendon Press, Oxford, England.
- Whitmore, T. C. 1989a. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-538.
- Whitmore, T. C. 1989b. Changes over twenty one years in the Kolombangara (West Pacific Ocean) rain forest. *Journal of Ecology* 77(2):469-483.
- Whitmore, T. C. 1990. *Tropical rain forest*. Clarendon Press, Oxford. pp. 133-148.
- Whitmore, T. C., N. D. Brown, M. D. Swaine, D. Kennedy, C. I. Goodwin-Bailey y W. K. Gong. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology. measurements of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9:131-151.
- Yamamoto, S. I. 1992a. The gap theory in forest dynamics. *The Botanical Magazine, Tokyo* 105:375-383.
- Yamamoto, S. I. 1992b. Gap characteristics and gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forest of western Japan. *The Botanical Magazine, Tokyo* 105:29-45.

ANEXO A. Especies registradas por estadio del ciclo de vida en dos hábitats de Chajul, Chiapas. PLA = plántulas (10 a 50 cm de altura), JUV = juveniles (>50 cm y <1 cm dap); BR = Brinzales (>1 cm y <5 cm dap), y AD = adultos (>10 cm dap). SUC = Estado sucesional, I = intolerante a la sombra; T = Tolerante a la sombra POS = posición en el dosel, 1 = especies del sotobosque (5 a 12 m); 2 = especies del subdosel (12 a 20 m); y 3 = especies de dosel (>20 m) La asignación de estado sucesional y posición según * Ibarra - Manriquez 1985; # Pennington y Sarukhán 1968.

FAMILIA	ESPECIE	PLANICIE DE INUNDACIÓN				LOMERÍO						
		PLA	JUV	BRI	AD	PLA	JUV	BRI	AD	SUC	POS	
AMARANTHACEAE	<i>Iresine arbuscula</i>	*	1	1	4	5					J	1
ANACARDIACEAE	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>										I	2
	<i>Spondias mombim</i>	#			2			2			I	2
	<i>Spondias radikofen</i>			1	23	3	1	4	8		I	3
ANNONACEAE	<i>Annona occidentalis</i>		1			4	6	5				
	<i>Annona scleroderma</i>			1	2	1		8	2		I	2
	<i>Cymbopetalum bailonii</i>	#									I	3
	<i>Cymbopetalum penduliflorum</i>	#	27	8	5	14	31	8	27	16	I	3
	<i>Cymbopetalum sp</i>	#								17	I	3
	<i>Guatteria anomala</i>	#								3	I	3
	<i>Guatteria sp</i>								1			
	<i>Malmea depressa</i>	*			1	1					T	2
	<i>Xylopia frutescens</i>					6	12	19	10		I	2
APOCYNACEAE	<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	#								3	I	3
	<i>Stemmadenia donnell/smithii</i>	#	4	1	1	6	1	1	2		I	2
	<i>Stemmadenia galeottiana</i>					10						
	<i>Tabernaemontana alba</i>	*			1	1			1		T	1
	<i>Thevetia ahouai</i>				1			3			I	2
ARALIACEAE	<i>Dendropanax arboreus</i>	#		4	3	1	2		13		T	3
	<i>Schefflera morototoni</i>	#	2	6	3						I	3
BIGNONIACEAE	<i>Amphitecna apiculata</i>		1	9	21			3	7		T	1
BOMBACACEAE	<i>Pachira aquatica</i>			1	2	7		3	11	4	T	2
	<i>Pseudobombax ellipticum</i>									2		
	<i>Quararibea lunebris</i>	#	19	11	9	23				1	T	3
	<i>Quararibea guatemalteca</i>	*		1	4	1	1	2	15	1	T	2
	<i>Quararibea yunckeri</i>									1	T	3
BORAGINACEAE	<i>Cordia bicolor</i>			1							I	3
	<i>Cordia diversifolia</i>					10				3	I	3
	<i>Cordia sp</i>								1		I	3
	<i>Cordia stellifera</i>								1		I	3
BURSERACEAE	<i>Bursera simaruba</i>	#	2			1			2	2	T	3
	<i>Protium copal</i>	#	8	12	39	16	12	24	67	32	T	2
CARICACEAE	<i>Jacarata dolichaula</i>	*						1	2	2	I	1

Continuación

CELASTRACEAE	<i>Crossopetalum parviflorum</i>					1	3	2		T	1	
	<i>Wimmeria bartlettii</i>								1			
CHRYSOBALANACEAE	<i>Couepia poliandra</i>	*							1		3	
	<i>Couepia</i> sp		1		1							
	<i>Chrysobalanus</i> sp		1			2	13	36		Γ	3	
	<i>Hirtella americana</i>		3	2	2	1	4	5	4	7	T	2
	<i>Hirtella racemosa</i>					5	11	20	53	10	T	1
	<i>Hirtella triandra</i>					1						
	<i>Licania hypoleuca</i>				1	1	2	10				
	<i>Licania platypus</i>	#	21	9	19					3	T	3
CLETHRACEAE	<i>Clethra macrophylla</i>							1	1	7	I	3
COMBRETACEAE	<i>Terminalia amazonia</i>	#			1	7	1	6	15	15	T	3
DESCONOCIDA	<i>Desconocida 1</i>									1		
	<i>Desconocida 2</i>									1		
DILLENIACEAE	<i>Saurauia scabrida</i>	#			1						T	2
EBENACEAE	<i>Diospyros digyna</i>	#								1	T	3
ERYTHROXYLACEAE	<i>Erythroxylum frutescens</i>			1								
	<i>Erythroxylum</i> sp					2						
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha diversifolia</i>	* 43	44	91		6	5	21			I	1
	<i>Alchornea latifolia</i>	# 1		3		2		6	1		I	3
	<i>Croton glabellus</i>			4							I	2
	<i>Croton schiedeanus</i>	* 4			3	1	6	9	3		I	1
	<i>Croton</i> sp		2	1				2		1	I	2
	<i>Sapium nitidum</i>			2	2						I	3
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia corymbosa</i>		1	4	1	8	3	5			T	1
	<i>Casearia nitida</i>							2	1			
	<i>Casearia tacanensis</i>				1							
	<i>Casearia usumacintae</i>									1		
	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	* 11	8	12	7	2				1	T	2
GUTTIFERAE	<i>Calophyllum brasiliense</i>	# 2		1		80	60	10	15	15	I	3
	<i>Clusia minor</i>							2				
	<i>Guttiferae</i>				2					5		
	<i>Rheedia intermedia</i>	* 1	1	1							I	1
ICACINACEAE	<i>Calatola laevigata</i>	#								1	I	2
LACISTEMACEAE	<i>Lacistema aggregatum</i>	* 1				4	10	15	11		T	1
Lauraceae	<i>Licania alata</i>		7	1	7	1	3	13	2		T	2
	<i>Licania estelata</i>				1					1		
	<i>Lauraceae</i>							1				
	<i>Nectandra globosa</i>	* 2				1	3				T	3
	<i>Nectandra reticulata</i>		13	9	11	8	7	7	6	5	T	2
	<i>Nectandra salicifolia</i>		4	9	12	2	5	6	17		T	3
	<i>Nectandra sanguinea</i>		2	1	5	1	6	10	17	1	T	2
	<i>Nectandra</i> sp		1				4	5	14	1	T	2

		Continuación										
Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp	1	1			3	4	6	5	T	2	
	<i>Persea</i> sp	1		1		5	6	7	1	T	2	
Leguminosae	<i>Acacia cornigera</i>	*						1		I	1	
	<i>Acacia mayana</i>	*	4	3	2	2		1		T	1	
	<i>Acacia usumacintensis</i>		1		4			4	2	T	3	
	<i>Albizia leucocalyx</i>			1						T	3	
	<i>Cojoba arborea</i>				1				3			
	<i>Dalbergia glabra</i>	*	11		1				2	3	I	3
	<i>Dialium guianense</i>	#	6	12	13	47	140	6	29	127	T	3
	<i>Erythrina folkersii</i>	*			1						T	1
	<i>Erythrina mexicana</i>		1		1						T	2
	<i>Inga acrocephala</i>		7	4	4		2	4	2		T	2
	<i>Inga brevipedicellata</i>	*				3					T	2
	<i>Inga fagifolia</i>		1									
	<i>Inga paterno</i>		1	5	2			1	1		T	2
	<i>Inga pavoniana</i>						4	5	4		T	2
	<i>Inga sapindioides</i>	*	39	7	4	8	14	6	8	4	T	2
	<i>Inga vera</i>						7	2	5	1	T	1
	Leguminosae							1				
	<i>Lonchocarpus cruentus</i>	#			4					2	T	3
	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	*			1	2					T	3
	<i>Pithecellobium arboreum</i>	*			4					1	T	3
	<i>Pithecellobium belizense</i>				2				2		T	3
	<i>Pithecellobium pachypus</i>				3					2	T	3
	<i>Pithecellobium</i> sp						2	3	2		T	3
	<i>Platymiscium pinnatum</i>	*	7	2	1	1	1	2			T	3
	<i>Platymiscium yucatanum</i>	#	6		3	4	2	2		2	T	3
	<i>Pterocarpus rohrii</i>	*			1	1				2	I	3
	<i>Schizolobium parahybum</i>	#	1			6	1				I	3
	<i>Swartzia guatemalensis</i>	*	5	1	9	4	4	1			T	1
	<i>Vatairea lundellii</i>	#	2	1	1	3	18	1	6	8	T	3
Magnoliaceae	<i>Talauma mexicana</i>	#		1	2	12			5	6	T	3
Malpighiaceae	<i>Bunchosia lanceolata</i>		1	6	16	1			1		T	1
	<i>Bunchosia lindeniana</i>	*			2						T	1
	<i>Malpighia glabra</i>		4	6	5		7	12	4		T	1
Malvaceae	<i>Hampea nutricia</i>	*			1						I	1
	<i>Hampea stipitata</i>								1		I	1
	<i>Hampea trilobata</i>	#			2						I	1
Melastomataceae	<i>Adelobotrys adscendens</i>						1	3	27		T	2
	<i>Bellucia axinantha</i>							1	7		I	2
	<i>Clidemia petiolaris</i>						2	7	3		T	1
	<i>Conostegia hirtella</i>						1	2	7		I	1
	Melastomataceae							1			T	2

Continuación

Melastomataceae	<i>Miconia argentea</i>	#		2		1	12	69	7	T	2		
	<i>Miconia</i> sp			3		10	13	57	1	I	2		
	<i>Miconia</i> sp1					1		3	3	I	2		
	<i>Miconia</i> sp2						1	10	9	I	2		
	<i>Miconia</i> sp3			5	5	3	9	23	2	I	2		
	<i>Miconia</i> sp4		1	5	2	1	1	14		I	2		
	<i>Mouriri myrtilloides</i>	2	3	5		13	56	43	5	T	2		
	<i>Guarea excelsa</i>	62	48	94	8	57	24	159	36	T	3		
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>	#	4	2	3	47			14	T	3		
	<i>Guarea grandifolia</i>	*	1	2		1			3	T	3		
	<i>Guarea</i> sp				9	1		3	2	T	2		
	Meliaceae			1									
	<i>Trichilia havanensis</i>	#		1	2	1	2	8	14	1	T	1	
Menispermaceae	<i>Hyperbaena mexicana</i>			1						T	2		
Monimiaceae	<i>Mollinedia pallida</i>		2	3	1		12	29	13		T	2	
	<i>Mollinedia viridiflora</i>	*	7	10	8	1	29	27	48	1	T	1	
	<i>Siparuna andina</i>	-			2		1		34		I	1	
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	#	227	38	8	13	85	12	43	30	T	3	
	<i>Brosimum costaricanum</i>		48	3	8	4	145	7	69	23	T	3	
	<i>Brosimum lactescens</i>								1	3	T	3	
	<i>Castilla elastica</i>	#	9	2	2	11		1	2	1	I	3	
	<i>Cecropia obtusifolia</i>	#				4					I	2	
	<i>Cecropia peltata</i>	*				3			4	3	I	2	
	<i>Ficus cotinifolia</i>					1							
	<i>Ficus insipida</i>	*		1							I	3	
	<i>Ficus petenensis</i>									1			
	<i>Ficus</i> sp					2							
	<i>Ficus velutina</i>					2							
	<i>Ficus yoponensis</i>					1							
	Moraceae								1				
	<i>Poulsenia armata</i>	#				1						T	3
	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	#	1	1	7	8	2		4	11	T	3	
	<i>Trophis mexicana</i>	*								1	T	1	
<i>Trophis racemosa</i>	#	4	2	2		3	3	3	3	T	2		
<i>Trophis</i> sp		9	8	1	1	3	2	4	1	T	2		
Myrsinaceae	<i>Icacorea compresa</i>			1	4			3	5	4	T	1	
	<i>Parathesis serrulata</i>	*	1	5	4				5		T	1	
Mynsticaceae	<i>Virola koschni</i>		37		2	10			1	3	T	3	
Myrtaceae	<i>Calyptranthes shytraculia</i>				2						T	2	
	<i>Calyptranthes lindeniana</i>				2			3	6	22	T	2	
	<i>Calyptranthes</i> sp					1				3	T	2	
Myrtaceae	<i>Eugenia capulli</i>							1	5		T	2	
	<i>Eugenia</i> sp		3	1	3			1	4	15	T	2	

Continuación

Myrtaceae	<i>Psidium sartonianum</i>	#				2			T	2		
Nyctaginaceae	<i>Neea psychotroides</i>	*	1	5	3			1	T	1		
Ochnaceae	<i>Ouratea lucens</i>		1	1	7		12	19	32	T	1	
Oleaceae	<i>Linociera oblanceolata</i>		4	4	12	3	3	3	30	T	2	
Palmae	<i>Bactris tncophylla</i>	*	9	7	10		6	3	4	T	1	
	<i>Chamaedorea concolor</i>		2	7	6		57	90	180	T	1	
	<i>Chamaedorea oblongata</i>			1	1		2	6	17	T	1	
	<i>Chamaedorea tepejilote</i>	*	50	78	249		1	1		T	1	
	<i>Geonoma mexicana</i>								11	T	1	
	<i>Geonoma oxycarpa</i>	*	6	40	33		3	9	10	T	1	
	<i>Reinhardtia gracilis</i>	*	12	62						T	1	
	<i>Scheelea liebmannii</i>	#	6	3			1			T	3	
	Piperaceae	<i>Piper aduncum</i>		3	7	13			2	3	T	1
<i>Piper aequale</i>			2	4	4			6	12	T	1	
<i>Piper citacorum</i>					1		2	24	3	T	1	
<i>Piper hispidum</i>				14	18		16	45	61	I	1	
<i>Piper lapathifolium</i>			4	4	22			2	7	I	1	
<i>Piper sanctum</i>					2					I	1	
<i>Piper sp</i>			3	5	12		4	13	17	1	I	1
<i>Piper sp1</i>			1	11	1			4	5		I	1
<i>Piper yzabalanum</i>				9	13		4	37	9		I	1
Polygonaceae	<i>Coccoloba hondurensis</i>									1		
	<i>Coccoloba montana</i>				1							
Rhizophoraceae	<i>Cassipourea guianensis</i>				2		1	5	17	T	3	
	<i>Zoophora sp</i>							1	1	T	2	
Rubiaceae	<i>Alibertia edulis</i>		1	2	1		1	10	16	T	2	
	<i>Amaioua corymbosa</i>								1	T	2	
	<i>Blephandium mexicanum</i>	#				1				9	T	3
	<i>Clarisia biflora</i>					8						
	<i>Faramea occidentalis</i>	*	8	1	7		10	5	23	T	1	
	<i>Genipa amencana</i>	*	1							T	2	
	<i>Guettarda sp</i>		1				2	1	14	11	T	2
	<i>Hoffmannia discolor</i>								1	T	1	
	<i>Posoquena latifolia</i>		4	6	5	13	4	2	15	6	T	2
	<i>Psychotria brachiata</i>			1	5		21	74	136		T	2
	<i>Psychotria chiapensis</i>	*	10	12	70	3	8	17	69	2	T	1
	<i>Psychotria fruticetorum</i>			8			8	33	18		T	2
	<i>Psychotria garnieri</i>						7	37	21		T	2
	<i>Psychotria limonensis</i>		8	11	16		4	18	26	1	T	2
	<i>Psychotria papantliensis</i>	*			1		1	10	13		T	1
	<i>Psychotria sp</i>				3		3		15		T	2
<i>Psychotria sp1</i>				2						T	2	
<i>Randia armata</i>				1	2							

Continuación

Urticaceae	<i>Urera caracasana</i>	*	5	31						J	1	
Verbenaceae	<i>Aegiphila argentea</i>		1							T	1	
	<i>Aegiphila elata</i>		1							T	1	
	<i>Aegiphila monstrosa</i>							1		T	1	
Violaceae	<i>Rinorea guatemalensis</i>		29	75	221	8	14	1	4	T	1	
Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i>	*					6	5	19	9	I	3
TOTAL DE INDIVIDUOS			955	844	1509	553	1087	1119	2454	670		
TOTAL DE ESPECIES			84	94	121	101	105	110	144	112		
TOTAL DE FAMILIAS			28	37	40	35	33	34	46	35		
FAMILIAS POR HÁBITAT				49					54			
ESPECIES POR HÁBITAT				186					204			

ANEXO B. Comparación de las familias con mayor número de especies registradas en dos hábitats de Chajul, Chiapas con otras selvas tropicales húmedas de América, Costa Rica (La Selva), Panamá (Barro Colorado), Amazonia Brasileña (Cocha Cashu, Manaus). 2 Los valores entre paréntesis indican el porcentaje de especies aportadas por familia)

La Selva	BCI	Cocha Cashu	Manaus	Planicie de inundación	Lomerío		
Rubiaceae	99 (6.9)	Leguminosae	112 (8.5)	Leguminosae	24 (12.9)	Leguminosae	23 (11.2)
Leguminosae	79 (4.7)	Rubiaceae	66 (5.0)	Moraceae	17 (9.1)	Rubiaceae	18 (8.8)
Piperaceae	79 (4.7)	Rubiaceae	38 (2.7)	Rubiaceae	42 (5.1)	Moraceae	12 (5.8)
Malvaceae	71 (4.3)	Malvaceae	35 (2.5)	Chrysobalanaceae	40 (4.5)	Lauraceae	11 (5.4)
^e							
Euphorbiaceae	42 (2.5)	Piperaceae	32 (2.4)	Sepidaceae	40 (2.92)	Lauraceae	38 (4.5)
Moraceae	31 (1.9)	Bigoniaceae	29 (2.2)	Anttonaceae	36 (2.8)	Chrysobalanaceae	7 (3.5)
Palmeae	30 (1.8)	Euphorbiaceae	28 (2.1)	Moraceae	38 (2.8)	Palmeae	7 (3.5)
Gesneriaceae	27 (1.6)	Sapotaceae	26 (1.9)	Moraceae	37 (2.7)	Euphorbiaceae	6 (3.2)
Acanthaceae	27 (1.6)	Myrtaceae	23 (1.7)	Legythidaceae	36 (2.6)	Palmeae	5 (2.7)
Lauraceae	27 (1.6)	Piperaceae	20 (1.5)	Malvaceae	34 (2.5)	Anttonaceae	5 (2.7)
Solanaeae	26 (1.5)	Apocynaceae	20 (1.5)	Palmeae	22 (2.27)	Palmeae	7 (3.4)
Biopannaceae	24 (1.4)	Meliphiaceae	16 (1.2)	Apocynaceae	28 (2.2)	Sapotaceae	5 (2.7)
Guttiferae	23 (1.3)	Palmeae	16 (1.2)	Euphorbiaceae	29 (2.1)	Chrysobalanaceae	6 (2.9)
Maronitaceae	21 (1.2)	Lauraceae	16 (1.2)	Lauraceae	24 (1.7)		
		Malpighiaceae	16 (1.2)	Burseraceae	21 (1.5)		
		Palmeae	16 (1.2)	Bigoniaceae	20 (1.5)		
		Melastomataceae	16 (1.2)	Ficoidiaceae	20 (1.5)		
		Meliaceae	16 (1.2)	Guttiferae	20 (1.5)		
				Bohnaceae	20 (1.5)		

121 familias

118 familias

118 familias

88 familias

51 familias

54 familias

2. Datos obtenidos de Genry 1990. Considera florulas locales, planicie de inundación y lomerío de esta estudio sólo considera el muestreo de 1.5 ha.

Cajal de árboles, ambiente lumínico y diversidad de especies arbóreas en una selva tropical húmeda - 108

ANEXO C. Densidad (número de individuos/ha), riqueza (número de especies/ha) y área basal (m²/ha). Comparación con otras selvas tropicales húmedas, las citas se refieren a árboles >10 cm. de dap.

Sitio	Densidad	Riqueza	Área basal	Referencia
Amazonia, Terra firme	697	313	27.2	Korning y Balslev 1994
Amazonia, Terra firme	734	153	22.2	Korning y Balslev 1994
Amazonia, Terra firme	804	251	37.2	Korning y Balslev 1994
Amazonia, sitio inundable	417	147	36.8	Korning y Balslev 1994
Amazonia, Ecuador	693	307	25.7	Valencia et al 1994 ³
Amazonia	647		30.5	Rankin de Merona 1990
Amazonia, zona húmeda, Venezuela	500			Carey et al 1994 ⁴
Amazonia, Imerio, Venezuela	643			Carey et al 1994
Venezuela				
Brasil	419		23.8	Thompson et al 1992
Costa Rica, Aluvión	431	92	28.4	Lieberman et al 1990
Costa Rica, Aluvión-coliuvión	397	92	32.9	Lieberman et al 1990
Costa Rica, Basalto	534	103	28.9	Lieberman et al 1990
Australia, cresta	325		44.9	Herwitz y Young 1993
Australia, valle	235		41.5	Herwitz y Young 1993
Australia, sin disturbio	1133	53	83.7	Congdon y Herborn 1993
Australia, sin disturbio	1500	40	121.3	Congdon y Herborn 1993
Australia, con disturbio	1133	26	33.5	Congdon y Herborn 1993
Australia, con disturbio	643	27	12.7	Congdon y Herborn 1993
Australia, sin disturbio	486-1104	88 - 184	28.2 -64.6	Stocker y Unwin 1988
Sumatra	815	246	40.10	Koike y Syahbuddin 1993
México, Los Tuxtlas	346		34.9	Bongers et al 1988
México, planicie de inundación de Chajul	369	56.33	31.6	Este estudio
México, Imerio de Chajul	459	60.33	21.6	Este estudio

³ Además presenta un cuadro comparativo con otras selvas

⁴ Incluye árboles y palmas > 10 cm. de dap.