



GOBIERNO FEDERAL
SECRETARÍA DE EDUCACIÓN PÚBLICA
MEXICO

2 ej 34

"DEMOGRAFIA Y DINAMICA POBLACIONAL DE
Aphelandra aurantiaca (Scheidw.) Lindl
EN LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA DE "LOS
TUXTLAS", VER.

TESIS

Que para obtener el título de:

BIOLOGO

Presenta:

LUZ MARIA DEL CARMEN CALVO IRABIEN

México, D.F.

FALLA DE ORIGEN

1989



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 está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

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

INDICE

Introducción general y objetivos	
Capítulo I. Sitio y especie de estudio	
I.1. Descripción de la localidad	
de estudio	
I.2. Descripción de <u>Aphelandra</u>	
<u>aurantiaca</u>	
I.2.1. Descripción de la Familia y	
el género	
I.2.2. Descripción de la especie:	
taxonomía, morfología y	
fenología	
I.2.3. Ciclo de vida de <u>Aphelandra</u>	
I.3. Materiales y Métodos generales	
Capítulo II. Descripción de los ambientes	
ocupados por <u>Aphelandra</u>	
II.1. Introducción	
II.1.1. El ambiente de las poblaciones en	
las selvas perennifolias:	
un mosaico de condiciones, recursos	
e interacciones bióticas	
II.1.2. Variación del recurso lumínico	
en el mosaico de regeneración	
II.1.3. Variación de condiciones físicas	
y nutrientes con la dinámica de	
regeneración	
II.1.4. Variación de factores bióticos	
con la dinámica de claros	
II.2. Objetivos	
II.3. Materiales y Métodos	
II.3.1. Ambiente lumínico	
II.3.1.1. Mediciones de luz con fotoceldas	
II.3.1.2. Mediciones de luz con fotografías	
hemisféricas	
II.3.2. Estructura y composición de la	
comunidad de herbáceas y	
plántulas de árboles en los	
sitios permanentes de observación	
II.3.3. Niveles de herbivoría sobre	
<u>Aphelandra aurantiaca</u>	
II.3.3.1. Herbivoría a nivel de hojas	
II.3.3.2. Herbivoría a nivel de	
inflorescencias	
II.4. Resultados	
II.4.1. Ambiente lumínico	
II.4.1.1. Intensidad lumínica	
II.4.1.2. Haces de luz (sunflecks)	
II.4.1.3. Calidad de luz: relación	
rojo/rojo lejano	
II.4.2. Estructura y Composición de la	

	comunidad vegetal	
II.4.3.	Herbivoría	
II.4.3.1.	Herbivoría sobre las hojas
II.4.3.1.1.	Patrones generales (nivel poblacional)
II.4.3.1.2.	Variación de la herbivoría dentro de los sitios
II.4.3.1.3.	Variación de la herbivoría entre sitios
II.4.3.2.	Herbivoría en estructuras reproductivas
II.5.	Discusión
II.5.1.	Ambiente lumínico
II.5.2.	Estructura y composición de la comunidad vegetal
II.5.3.	Ambiente biótico: herbivoría
II.5.3.1.	Herbivoría en hojas
II.5.3.2.	Herbivoría en estructuras reproductivas
II.6.	Conclusiones

Capítulo III. Patrones de distribución,
y estructura poblacional de

	<u>Aphelandra aurantiaca</u>
III.1.	Introducción
III.1.1.	Patrones de distribución
III.1.2.	Estructura de poblaciones en plantas	...
III.1.2.1.	Objetivos
III.2.	Materiales y Métodos
III.2.1.	Patrones de abundancia y distribución espacial
III.2.2.	Estructura de la población
III.3.	Resultados
III.3.1.	Patrones de abundancia y distribución espacial
III.3.2.	Estructura de la población
III.3.2.1.	Estructura poblacional general
III.3.2.2.	Variación en el mosaico de regeneración
III.4.	Discusión
III.4.1.	Patrones de distribución horizontal
III.4.2.	Estructura de la población
III.5.	Conclusiones	

Capítulo IV. Patrones de Supervivencia

IV.1.	Introducción
IV.1.1.	Objetivos
IV.2.	Material y Métodos
IV.3.	Resultados
IV.3.1.	Patrones de mortalidad a nivel de toda la población
IV.3.2.	Patrones de mortalidad en el mosaico de regeneración
IV.3.3.	Patrones de mortalidad en el

	tiempo
IV.4.	Causas de mortalidad
IV.4.1.	Vigor individual
IV.4.2.	Herbivoría
IV.5.	Longevidad
IV.6.	Discusión
IV.7.	Conclusiones

Capítulo V. Patrones de crecimiento individual

	en <u>Aphelandra aurantiaca</u>
V.1.	Introducción
V.1.1.	Construcción modular en plantas
V.1.2.	Plasticidad
V.1.3.	Crecimiento individual
V.1.4.	Crecimiento individual bajo ambientes sucesionales
V.1.5.	Consecuencias poblacionales del crecimiento diferencial
V.1.6.	Objetivos
V.2.	Material y Método
V.2.1.	Crecimiento del tallo
V.2.2.	Producción foliar
V.2.3.	Ganancia de área foliar
V.3.	Resultados
V.3.1.	Crecimiento: longitud del tallo
V.3.2.	Crecimiento: producción foliar
V.3.3.	Crecimiento: ganancia de área foliar
V.4.	Discusión
V.4.1.	Crecimiento en longitud del tallo
V.4.2.	Producción de hojas y crecimiento en área foliar
V.5.	Conclusiones

Capítulo VI. Crecimiento o reproducción vegetativa?

VI.1.	Introducción
VI.1.1.	Objetivos
VI.2.	Material y Métodos
VI.3.	Resultados y Discusión

Capítulo VII. Patrones reproductivos en

	<u>Aphelandra aurantiaca</u>
VII.1.	Introducción
VII.1.1.	Objetivos
VII.2.	Material y Métodos
VII.2.1.	Historia Natural de la reproducción
VII.2.1.1.	Biología floral
VII.2.1.2.	Autocompatibilidad
VII.2.1.3.	Flujo de polen
VII.2.1.4.	Dispersión

- VII.2.2. Obtención de patrones de fecundidad
- VII.3. Resultados y Discusión
- VII.3.1. Historia Natural
- VII.3.1.1. Fenología
- VII.3.1.2. Biología floral
- VII.3.1.3. Polinización
- VII.3.1.4. Autofecundación
- VII.3.1.5. Flujo de polen
- VII.3.1.6. Aborción de óvulos
- VII.3.1.7. Dispersión de semillas
- VII.3.2. Patrones de fecundidad y su variación en el mosaico de regeneración de la comunidad
- VII.3.2.1. Comparación con otros estudios
- VII.4. Conclusiones

Capitulo VIII. Patrones de Reclutamiento

- en Aphelandra aurantiaca
- VIII.1. Introducción
- VIII.1.1. Banco de Semillas
- VIII.1.2. Germinación
- VIII.1.3. Reclutamientos
- VIII.1.3.1. Objetivos
- VIII.2. Material y Métodos
- VIII.2.1. Germinación
- VIII.2.2. Reclutamientos por vía sexual y vegetativa
- VIII.3. Resultados y Discusión
- VIII.3.1. Banco de semillas y germinación
- VIII.3.2. Reclutamientos
- VIII.4. Conclusiones.....

Capitulo IX. Simulación del crecimiento poblacional en Aphelandra aurantiaca

- Bibliografía

INTRODUCCION GENERAL

Y

OBJETIVOS

INTRODUCCION

La estructura y dinámica de una población es el resultado de la acción de diversos factores ambientales que actúan a lo largo del ciclo de vida de los organismos. Estos factores determinan el tamaño de la población, afectando las ganancias y pérdidas de individuos en las diferentes etapas del ciclo de vida. En la Figura I.1 se muestra el diagrama de un ciclo de vida hipotético en el que se detallan algunos factores físicos y bióticos que afectan los cambios numéricos que ocurren en una población de plantas. El entender los mecanismos que gobiernan la dinámica de una población implica por lo tanto, la descripción de estos cambios numéricos y el conocimiento de las fuentes externas e internas a las poblaciones, que originan dichos cambios (Harper, 1977; Silvertown, 1982 y Sarukhán et al., 1984).

Durante muchos años se intentó analizar y describir el crecimiento de las poblaciones considerando a los individuos de una población como demográficamente idénticos y al ambiente homogéneo y temporalmente invariable. Sin embargo, rápidamente se hizo evidente que tales modelos distan mucho de la realidad (Harper, 1977; Charlesworth, 1980). Un enfoque más acertado para estudiar a las poblaciones naturales debería considerar: i) la variabilidad demográfica existente entre los individuos de la población; por ejemplo, en términos de los efectos producidos por la edad, vigor vegetativo y estado reproductivo sobre la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de los individuos y ii) la heterogeneidad ambiental tanto en espacio como en tiempo, que afecta y en parte determina, dicha variabilidad (Sarukhán et al., 1984). Recientemente se ha abordado este enfoque en el estudio de poblaciones vegetales con historias de vida complejas y/o que habitan en un ambiente cambiante (Hubbell y Werner, 1979; Caswell, 1986).

Generalmente las poblaciones se encuentran estructuradas en subpoblaciones que ocupan escenarios (parches) ambientales que difieren en sus condiciones abióticas, en los recursos limitantes o en la severidad con la que actúan los enemigos naturales. De aquí que las subpoblaciones puedan diferir en los patrones de sobrevivencia, crecimiento y reproducción. El análisis de esta variación en los parámetros demográficos es crítico para entender la biología de las poblaciones y la evolución de las diferentes historias de vida de las plantas (Thompson, 1983).

El hacer estudios en gradientes sucesionales, considerando parches ambientales de diferente edad de perturbación, permite ayudar a acercarse a la posibilidad de hacer predicciones del efecto de la heterogeneidad ambiental sobre parámetros demográficos. Sin necesidad de seguir los cambios que ocurren en un solo parche a largo plazo (Werner y Platt, 1976).

GANANCIA

PERDIDA

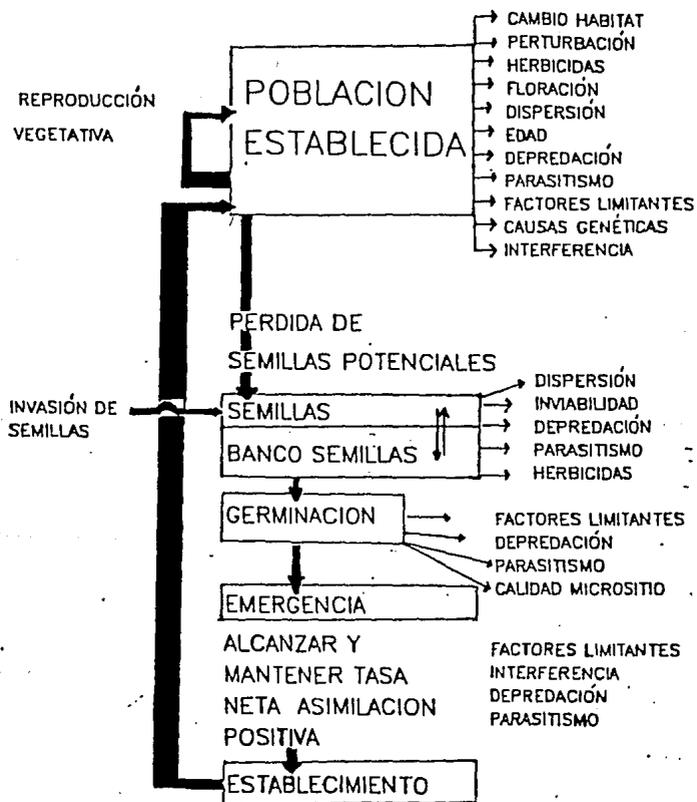


Fig. # I.1 Procesos que determinan el tamaño poblacional. Algunas causas de ganancia y pérdida de individuos en la población. (Tomado de Hutchings (1986)).

De los modelos de Levins (1968) se desprenden conceptos interesantes relacionados con la estrategia de explotación de recursos que siguen las poblaciones en un ambiente estructurado en mosaico. Si la escala que determina la disponibilidad temporal y espacial de los distintos parches es pequeña, con relación a la duración del ciclo de vida de los organismos, se espera que la población se distribuya en todos los parches en proporción directa a la frecuencia con la que se presentan los mismos en el ambiente. Bajo este modelo, los individuos pueden experimentar varios tipos de parche en su ciclo de vida, ajustándose a ellos por plasticidad fenotípica. A tal conducta de uso de los recursos se le define como estrategia de grano fino. Por otro lado, Levins (1968) analiza la situación en la que los distintos parches ambientales ocurren con una escala temporal y espacial mayor que el período promedio de vida, o potencial promedio de dispersión, de los organismos. Este modelo supone que los organismos usan parches de un tipo con mayor frecuencia. De manera que generación tras generación las subpoblaciones se desarrollan esencialmente dentro de un mismo tipo de parche. En este caso, la forma en la que se explotan los recursos se denomina como estrategia de grano grueso. Dependiendo de cómo perciben los individuos el ambiente, la selección natural actúa favoreciendo plasticidad fenotípica o polimorfismo genético.

Es importante señalar que dichos conceptos son siempre relativos y son referidos solamente a los organismos de que se trate (Orians, 1980).

Allard y Bradshaw (1964) (en Garbutt et al., 1985) proponen que existen dos tipos de respuesta a la variación ambiental: una individual, en la que cada individuo de la población está "adaptado" a un amplio rango de condiciones ambientales (plasticidad), o bien una respuesta en la que la población consiste de una serie de genotipos, cada uno "adaptado" a diferentes condiciones dentro de un gradiente.

Las selvas altas perennifolias (sensu Miranda y Hernández, 1963) representan uno de los sistemas ecológicos más diversos en especies y procesos biológicos. Su componente vegetal está constituido por una elevada diversidad de formas de vida: árboles, arbustos, bejucos, palmas, estranguladoras, epifitas y hierbas. Durante mucho tiempo estas comunidades fueron consideradas como sistemas estables, con pocas fluctuaciones en sus características ambientales y estructurales. Ahora se sabe que operan en ellas perturbaciones naturales recurrentes que las mantienen en un estado de cambio dinámico (Martínez-Ramos, 1985).

La caída de árboles y ramas constituye la principal causa natural de perturbación de la comunidad (Whitmore, 1978; Hartshorn, 1980; Brokaw, 1985; Martínez-Ramos, 1985; Martínez-Ramos et al., 1988b). La dinámica de este proceso de perturbación, y los cambios sucesionales que aparecen con él, promueven una fuerte heterogeneidad ambiental. Las selvas altas se consideran mosaicos conformados por parches de vegetación que difieren en tamaño y edad sucesional. Al parecer, la dinámica de las poblaciones vegetales en estas selvas está estrechamente vinculada a tal estructura en mosaico (Hubbell y Foster, 1986;

Martínez-Ramos et al., 1988b). Se ha propuesto que la dinámica de perturbación natural ha jugado el papel de un complejo de factores selectivos que han operado sobre las características de historia de vida de plantas tropicales (para una revisión ver Martínez-Ramos, 1985; Hubbell y Foster, 1987; Denslow, 1987). Existe un consenso creciente de que el conocimiento de la biología de la selva alta perennifolia debe ser obtenido bajo este marco de heterogeneidad ambiental. Sin embargo, existen pocos trabajos para sistemas tropicales en los que se intente relacionar la variabilidad demográfica presente en una población, con la heterogeneidad ambiental producida por la dinámica de perturbación natural de la comunidad (Horvitz y Schemske, 1986; Martínez-Ramos et al., 1988b).

Los árboles son los principales componentes de la estructura y dinámica de una selva, por lo que su conocimiento ecológico es primordial. Sin embargo, el estudio de otras formas de vida puede aportar elementos valiosos para el entendimiento de la estructura y funcionamiento de una selva alta perennifolia (Smith, 1987). Aún cuando la forma de vida herbácea constituye un componente pequeño del total de las especies presentes en estos sistemas, las plantas herbáceas del sotobosque pueden jugar un papel importante en la regeneración de las especies arbóreas con cuyas plántulas coexisten e interactúan (Denslow, 1987). Al igual que con los árboles, en la comunidad de herbáceas se pueden distinguir conjuntos de especies en los que diferentes fases del ciclo de vida de las especies, parecen estar asociadas con el proceso de perturbación natural. Lo anterior podría ser reflejo de la importancia de dicho proceso en delinear las diferentes historias de vida encontradas en la comunidad de hierbas. La mayoría de los trabajos sobre este tema se han desarrollado para poblaciones de árboles (Martínez-Ramos, 1985; Hubbell y Foster, 1987) y sólo hasta ahora se comienza a incluir a las herbáceas (Smith, 1987).

Las plantas herbáceas, por su reducido tamaño y facilidad para ser manipuladas experimentalmente, presentan además una serie de ventajas metodológicas, que facilitan su estudio poblacional en comparación con los árboles.

Harper (1977) menciona que el grupo de herbáceas perennes incluye una enorme variedad de ciclos de vida, desde ecotipos que florecen el mismo año en que germinan, hasta individuos que pueden vivir 20 años o más y empezar a florecer entre los 5 y 10 años. Asimismo, los modos de reclutamiento de nuevos individuos a la población son diversos y van desde especies que se reproducen por vía sexual y el reclutamiento es exclusivamente por semillas, hasta aquellas en las que el reclutamiento vía semilla es raro y la población se mantiene por crecimiento vegetativo. Entre estos dos extremos existe toda una serie de combinaciones intermedias.

Otra característica importante de la dinámica de especies perennes tanto monocárpicas como policárpicas es el solapamiento de individuos de diferentes generaciones. Este solapamiento trae como consecuencia una población fuertemente estructurada, en la que los patrones de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad son dependientes de la edad y/o el vigor vegetativo (p.ej. área foliar, estructuras de almacenamiento de reservas) de los individuos.

Existen muy pocos estudios sobre herbáceas perennes que describan los procesos de la dinámica poblacional. Dichos estudios son una muestra poco representativa de la gran variabilidad presente en el grupo. La mayoría de los trabajos se han realizado con especies de pastizales y bosques en zonas templadas (ver: Sarukhan y Harper, 1973; Sarukhan, 1974; Harper, 1977; Solbrig et al., 1980; Silvertown, 1982; Dirzo y Sarukhan, 1984), siendo muy pocos los estudios en zonas tropicales (Horvitz y Beattie, 1980; Schemske, 1982, 1983, 1984; Horvitz y Schemske, 1984, 1986). Por otro lado, son muy pocos los estudios demográficos que hayan tratado de dar una visión integral de la dinámica poblacional dentro de la dinámica de la comunidad (Barkham 1980 a y b; Barkham y Hance 1982) y en comunidades tropicales estos están en sus comienzos (Horvitz y Schemske, 1986; Smith 1987 y Martínez-Ramos et al. 1988b).

Existe evidencia del impacto de la apertura de claros en el dosel sobre respuestas fisiológicas y morfológicas de las herbáceas del sotobosque, (ver: Collins et. al. (1985) para bosques templados y Smith (1987) para tropicales). Sin embargo, el efecto poblacional de estas respuestas aun queda por ser explorado.

OBJETIVOS

Con el propósito de contribuir al conocimiento de la biología de las poblaciones de especies herbáceas tropicales, el presente trabajo se ha dirigido a estudiar, a través de un enfoque demográfico, la estructura y dinámica de las poblaciones de Aphelandra aurantiaca Scheidw. (Lindl.) (Acanthaceae). Una especie herbácea terrestre abundante en el sotobosque de la selva de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (Ver.). El presente estudio, es parte de un proyecto general encaminado a entender los procesos de regeneración natural de comunidades de plantas tropicales. Dicho proyecto se desarrolla en el laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades Tropicales del Centro de Ecología, UNAM.

En particular, el estudio aborda las siguientes preguntas: cuál es la magnitud de la variación de algunos factores que pueden afectar la dinámica poblacional de A. aurantiaca en el mosaico ambiental de la selva? Tales incluyen: la disponibilidad de luz, niveles de herbivoría así como plantas competidoras potenciales. Cuál es el patrón de distribución espacial de la población y cómo varía la estructura poblacional de esta herbácea

en el mosaico de regeneración de la comunidad? en qué grado varían los patrones demográficos de crecimiento, sobrevivencia y reproducción bajo los diferentes ambientes presentes en el mosaico ambiental de la selva? cuál es la importancia relativa de la propagación clonal y la reproducción sexual en determinar el ingreso de nuevos individuos a la población y qué papel juega la dinámica de regeneración de la selva en dichos procesos? y finalmente, ¿es la dinámica de perturbación natural de la comunidad un proceso determinante de la dinámica de poblaciones de Aphelandra aurantiaca?

Las respuestas a estas preguntas van encaminadas a detectar posibles factores y procesos involucrados en la regulación de poblaciones de plantas tropicales. Se intenta también aportar elementos que permitan, junto con otros estudios a futuro, entender la manera en que operan mecanismos de microevolución en las selvas altas perennifolias.

La tesis ha sido estructurada en Capítulos. La primera parte contiene una introducción, la descripción del sitio de estudio y de la especie, así como una breve reseña de la historia natural de Aphelandra aurantiaca. Asimismo, describe los materiales y métodos generales utilizados a lo largo de la investigación. El Capítulo II abarca el análisis de algunas variables físicas y bióticas de los ambientes ocupados por A. aurantiaca en la selva de Los Tuxtlas. En el Capítulo III se muestran los resultados del análisis de los patrones de distribución espacial. Este capítulo incluye también una descripción de la estructura de tamaños de la población y su variación en el mosaico ambiental de la selva. Los Capítulos IV, V, VI y VII detallan los patrones de sobrevivencia, crecimiento y reproducción, respectivamente, analizando la variación de dichos patrones dentro y entre distintas fases del mosaico de regeneración. El Capítulo VIII describe las diferentes vías de regeneración de la población en las distintas condiciones ambientales, así como sus posibles implicaciones demográficas. En dichos Capítulos se hace un intento por explorar algunos agentes causales de los patrones demográficos. Por último, y a manera de discusión final, el Capítulo IX trata de evaluar la dinámica de la población de A. aurantiaca en el contexto de la dinámica de la comunidad. Para tal fin se hace uso de modelos matriciales de proyección poblacional del tipo propuesto por Lefkovich (1965).

CAPITULO I

**SITIO Y ESPECIE DE ESTUDIO
MATERIALES Y METODOS GENERALES**

I.1. Descripción de la localidad de estudio.

La presente investigación se desarrolló en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" (EB), perteneciente al Instituto de Biología de la UNAM. Sus inicios como zona dedicada a la investigación y docencia se remontan al año de 1966 (Lot-Helgueras, 1976). La estación cuenta con aproximadamente 700 hectáreas de Selva Alta Perennifolia (*sensu* Miranda y Hernández, 1963) localizadas en el sureste del estado de Veracruz (Fig. I.2) La mayor parte de la vegetación es primaria, aunque existen algunas porciones de vegetación secundaria con diferentes grados de desarrollo, originadas por actividades humanas dentro de la misma.

La región de Los Tuxtlas es un área montañosa rodeada por las tierras bajas de la planicie costera del Golfo de México. La descripción geológica más completa corresponde a Rios Macbeth (1952). Este autor describe al macizo de San Andrés Tuxtla como un alto estructural de diorita, con extrusiones más recientes andesíticas y basálticas cubiertas casi totalmente por depósitos piroclásticos y derrames de lava. De entre estos depósitos emergen, de vez en cuando, sedimentos marinos de origen Terciario. El material volcánico más antiguo corresponde al Oligoceno, aunque también existen rocas del Plio-Pleistoceno. Se estima que el derrame de lava más reciente ocurrió hace aproximadamente 200 años (Alvarez del Castillo, 1977).

Los suelos presentes en la región son en general jóvenes, poco desarrollados. La erosión de ellos ocurre principalmente por los efectos de la abundante precipitación pluvial que cae en la región. La profundidad de los suelos es muy variable debido a la irregularidad del terreno. En las capas superiores hay grandes cantidades de materia orgánica, además de otros elementos como fósforo, nitrógeno, calcio y potasio (Chizón, 1984). Chizón (1984) ubica a los suelos de la EB en los tipos feozem húmico, regosol eútrico y feozem lúvico de la clasificación FAO-UNESCO. Ibarra-Manríquez (1985) presenta una síntesis de la información que existe sobre suelos de la EB.

El clima de la región, definido por la fórmula climática $Af(m)w''(i)g$ del sistema Koppen modificado por García (1973), pertenece a los cálidos-húmedos (Fig. I.3). Los datos de temperatura y precipitación pertenecen a la Estación de Coyame (340 m.s.n.m.), aunque existen datos de precipitación para la EB de los años 1972-1982. La temperatura media anual es de 24.3 °C. La oscilación térmica es de entre 5 y 7 °C. La precipitación promedio anual en la estación de Coyame es de 4638.5 mm., mientras que en la EB el promedio anual es de 4725.2 mm (Ibarra-Manríquez, 1985). En ningún mes del año la precipitación es menor a los 100 mm. La distribución de la precipitación dista de ser regular, provocando la distinción de una época de lluvias y una de secas. La lluvia invernal representa el 18% del total anual y ésta es debida a la presencia de los vientos fríos y húmedos denominados localmente "nortes".

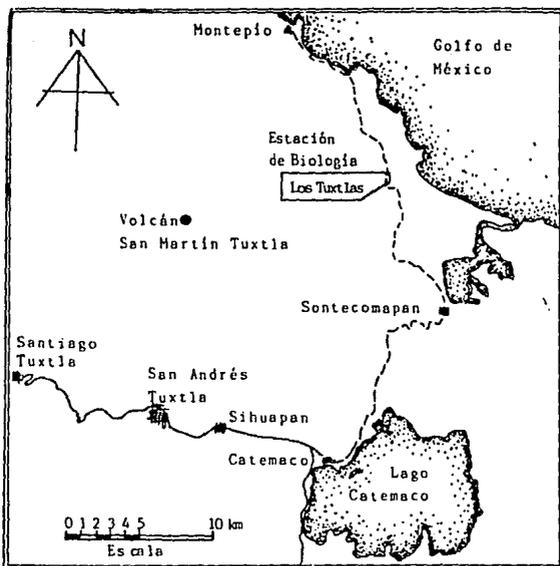


Figura I.2 Mapa de la región de Los Tuxtlas y localización de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" de la UNAM (tomado de Lot-Helgueras 1976).

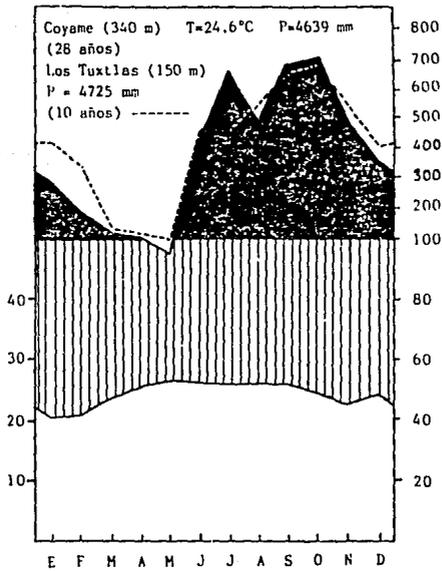


Figura I.3 Diagrama climático de la estación meteorológica de Coyame (Veracruz). La línea puntada representa la precipitación registrada en Los Tuxtlas (tomado de Bongers et al. inédito).

La selva alta perenifolia, es el tipo de vegetación que cubre la mayor parte de los terrenos de la EB, es una de las formaciones vegetales florísticamente más exuberantes y ricas del país. Existen descripciones generales de la vegetación de la región (Pennington y Sarukhán, 1968; Gómez Pompa, 1977), así como descripciones más particulares de la estructura y funcionamiento de la selva alta dentro los terrenos de la EB (Flores, 1971; Alvarez del Castillo, 1977; Piñero et. al., 1977; Carabias, 1979; Martínez-Ramos, 1980, 1985; Martínez-Ramos et.al., 1988b).

El listado florístico más reciente (Ibarra-Manríquez, 1985), hace mención a un total de 436 especies, de las cuales 200 corresponden a formas arbóreas agrupadas en 97 familias. Las familias mejor representadas son: Araceae, Bignoniaceae, Compositae, Euphorbiaceae, Graminae, Leguminosae, Moraceae, Palmae y Piperaceae. Existe muy poca información respecto a las especies herbáceas de esta comunidad Ibarra Manríquez (op. cit.) menciona 67 especies de hábito herbáceo y 43 bejucos del mismo hábito. La comunidad de herbáceas está dominada por las familias Araceae, Acanthaceae y Orquidaceae.

Estudios sobre la dinámica de regeneración natural de la selva en la EB indican que el dosel se recambia en periodos de 48 años en promedio (Martínez-Ramos et al., 1988a). Tal regeneración natural intensa hace posible la presencia a un mismo tiempo de etapas serales diferentes que constituyen un mosaico heterogéneo de vegetación.

I.2. Descripción de Aphelandra aurantiaca.

I.2.1. Descripción de la familia y el género.

La Familia Acanthaceae cuenta con aproximadamente 200 géneros, la mayoría de ellos pantropicales y monotípicos. La mayoría de la especies se encuentran en bosques húmedos densos, aunque algunos géneros son característicos de zonas cultivadas o ruderales.

La taxonomía de este grupo es aún poco satisfactoria, pues se ha basado principalmente en la disposición de las anteras, así como en las características del polen (Wasshausen, 1975).

El género Aphelandra pertenece a la subfamilia Acanthoidea, tribu Aphelandreae. Su parentesco más cercano es quizá el género del Viejo Mundo Crossandra, el cual consiste de 50 especies distribuidas en Asia y África. En el Nuevo Mundo, el género más cercano es Stenandrium. El género constituye uno de los más grandes de la familia. El género se caracteriza por la ausencia de cistolitos, característica particular, por la que muchos géneros de la familia son reconocidos. Sus inflorescencias del tipo espiga son generalmente muy grandes y vistosas, incluso las brácteas y bracteolas que las acompañan. Algunas especies presentan hermosas hojas variegadas o incluso de colores llamativos. Debido a estas características, y a sus flores proteróginas portadoras de nectar, presentan síndromes de polinización ornitófila, (particularmente por colibríes), y entomófila (por mariposas y hormigas) (Toledo, 1975).

Debido a su origen tropical y a su rareza, poco se sabe de la citología del género. Se han reportado números cromosómicos diploides para cuatro especies cultivadas: A. aurantiaca y A. chamissoniana, $2n=28$; A. fulgens $2n=56$ y A. cristata $2n=68$ (Wasshausen op cit.).

El género se distribuye del Sur de México al norte de Argentina y Brasil, no se encuentran especies en las islas del Caribe. Al igual que la mayoría de las Acanthaceae, su distribución es extremadamente local, generalmente en selvas maduras y rara vez se les encuentra en vegetación secundaria. El género Aphelandra presenta la forma más común de granos de polen dentro de la familia, principalmente el grano tricolporado característico de la mayoría de las tribus (Wasshausen, op cit.).

El género Aphelandra presenta una gran variedad de flavonoides como compuestos secundarios. Se han podido detectar, en 30 especies diferentes, alrededor de 20 a 25 flavonoides diferentes, sin que alguna de las especies los presente todos (Wasshausen, 1975). Aparentemente, el género es interesante para realizar estudios de variación bioquímica en taxa de amplia distribución geográfica.

I.2.2. Descripción de la especie: taxonomía, morfología y fenología.

Aphelandra aurantiaca (Scheidw.) Lindl. Bot. Reg. 31: t.12. 1845.

Generalmente se encuentra en selvas húmedas en un rango altitudinal de 150 a 1,300 m s.n.m., aunque preferentemente en este último. Se distribuye desde el sureste de México hasta Bolivia.

Aphelandra aurantiaca es una planta de hábito herbáceo a algo leñosa, con tallo erecto de hasta 1 m de altura, glabro o escasamente piloso, con internodos de entre 2-9 cm de largo. Presenta hojas simples opuestas decusadas, de consistencia coriácea y glabras en ambos lados. Flores hermafroditas, portadas en espigas simples terminales, en número de 1-4. El fruto es una capsula ovoide o cilíndrica, de dispersión explosiva, con 4 semillas de entre 2 y 4.5 cm de diámetro, con un peso de entre 0.1 a 0.02 gramos. Semillas algo aplanadas, café oscuro, casi circulares en el borde, usualmente papilosas, arrugadas (Fig. I.4 y I.5).

Wasshausen (1975) con base en diferentes características de la hoja y por su distribución geográfica, divide a la especie en tres variedades:

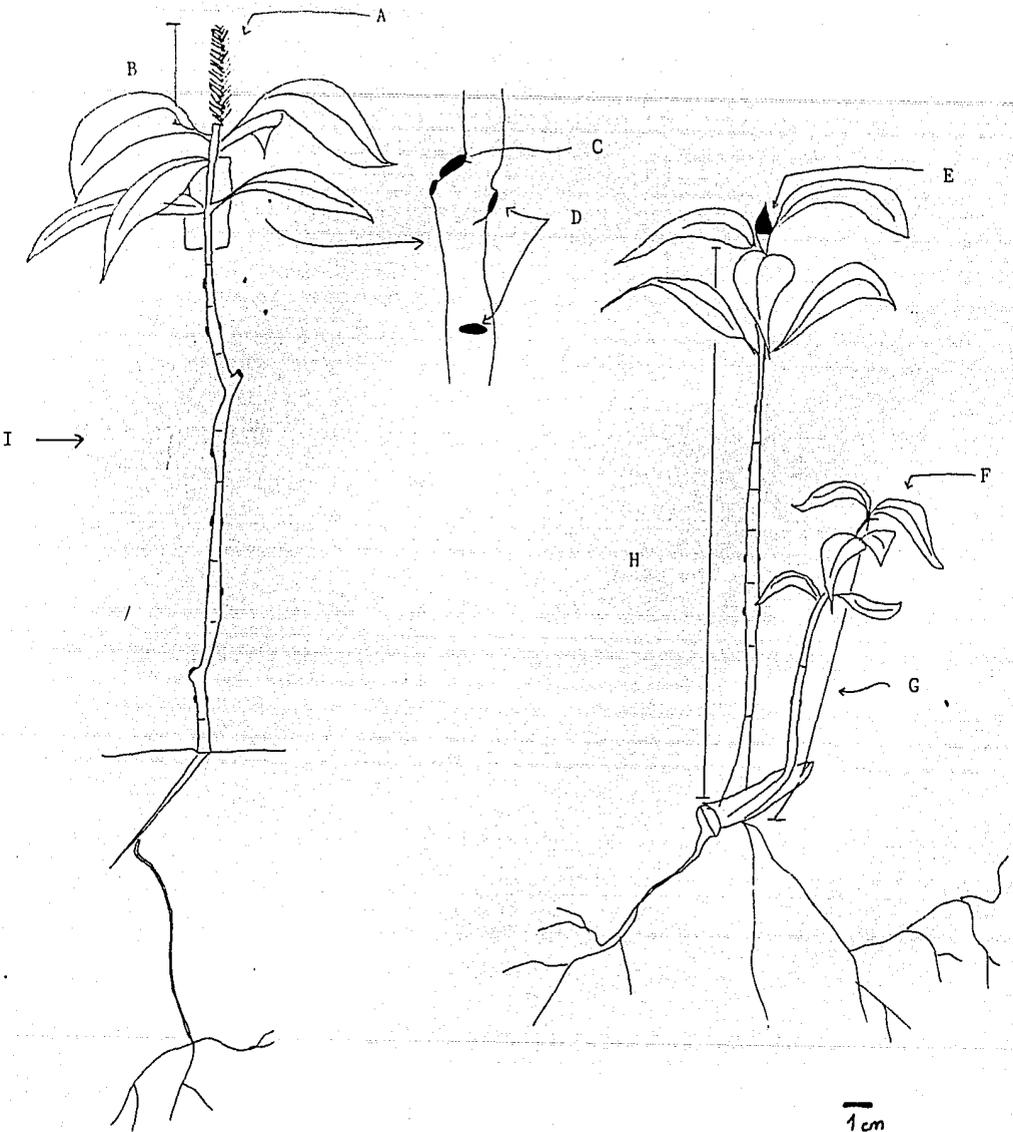
- a) A. aurantiaca (Scheidweiler) Lindley var. aurantiaca
- b) A. aurantiaca (Scheidweiler) Lindley var. stenophylla Standley.
- c) A. aurantiaca (Scheidweiler) Lindley var. nitens (Hooker) Wasshausen, nueva combinación.



Fig. # I-4 Aphelandra aurantiaca

- A. Forma de crecimiento (mitad del tamaño natural)
- B. Cáliz abierto para mostrar el ovario
- C. Flor completa con bráctea y bracteola
- D. Corola abierta para mostrar los estambres y el pistilo
- E. Antera connivente
- F. Cápsula abierta
- G. Semilla

(Tomado de Flora de Guatemala, Gibson (1978))



.Fig. # I.5 Características morfológicas de *Aphelandra aurantiaca* utilizadas en el presente estudio. A = inflorescencia, B = Largo de la inflorescencia, C = Cicatriz de la inflorescencia, D = cicatriz foliar, E = botón de la inflorescencia, F = reiteración que al fragmentarse origina un ramet roto, G = longitud inicial total, H = altura total, I = genet.

Segun dicha clasificacion la especie estudiada es Aphelandra aurantiaca var. aurantiaca

En la selva de Los Tuxtlas, Aphelandra aurantiaca florece de septiembre a febrero, con su máximo en diciembre. Los frutos tardan aproximadamente un mes en madurar, alcanzando el máximo en febrero. Dos meses después, en abril, se produce la dispersión. Las semillas presentan su pico de germinación en los meses de junio y julio. La producción de hojas es muy heterogénea dependiendo del estado sucesional en el que se encuentre el individuo, pero en general se presentan dos picos de producción de hojas: uno en agosto y el otro en abril, el primero coincide con la época de lluvias, y el segundo con el punto máximo de dispersión de las semillas, es decir una vez que ha pasado la época reproductiva.

Presenta crecimiento vegetativo, por medio de reiteraciones producidas por meristemas laterales, a causa de algún traumatismo (Fig. I.5). El tamaño a la primera reproducción es muy variable, pero se encuentran individuos reproductivos con solo 15 cm de altura.

Aphelandra aurantiaca es utilizada como planta de ornato en Europa y Sudamérica, donde es propagada vegetativamente (Halnchen, 1976).

Una descripción morfológica detallada de la especie puede encontrarse en Wasshausen, 1975 y Gibson, 1978.

I.2.3 Ciclo de vida de Aphelandra aurantiaca.

Aphelandra aurantiaca presenta un ciclo de vida complejo (Fig. I.6), ya que el reclutamiento de nuevos individuos (unidades fisiológicamente independientes) a la población puede ser mediante dos vías: la vía sexual, por medio de semillas y la vía vegetativa, por medio de reiteraciones que son potencialmente independientes en lo que se refiere a su fisiología. Esta especie normalmente presenta crecimiento apical a partir de un meristemo terminal. Sin embargo si sufre algún traumatismo en la yema apical o bien si el tallo es doblado por la caída de una rama o cualquier otro objeto existe una reactivación de los meristemas axilares que dan origen a una reiteración. Al cabo de un cierto tiempo ésta puede separarse y formar un individuo fisiológicamente independiente (es decir, un ramet en la terminología de Harper (1967)).

Un genet está formado por el conjunto de unidades que provienen de la germinación de una semilla, y que por tanto comparten un genotipo particular (a menos que existan mutaciones somáticas). De tal modo, un genet puede estar integrado por uno o varios individuos fisiológicamente independientes, por lo que es necesario conocer la composición genética de dichos individuos para definir el conjunto de unidades que conforman un genet. Puesto que no conocemos la composición genética de los diferentes ramets, y sólo en el caso de plántulas podemos asegurar que dicho individuo constituye un genet. Utilizaremos el término de ramet

para describir las unidades demográficas utilizadas en el presente estudio. Con base en lo anterior, un "ramet no roto" es producto de la germinación de una semilla que completa su ciclo de vida sin sufrir ningún golpe. Una plántula es un ramet no roto que conserva los cotiledones. Un ramet roto es producto del crecimiento vegetativo y proviene de la separación de una reiteración del individuo progenitor, por tanto con un genotipo idéntico al de la planta que lo produjo. Asimismo un ramet roto puede ser producto de la fractura del tallo por el golpe de una rama o cualquier otro objeto. Los ramets no rotos pueden seguir varias rutas para llegar a la etapa reproductiva y producir semillas: i) crecer hasta alcanzar un cierto tamaño y reproducirse, sin sufrir ningún daño ii) crecer, sufrir el golpe de algún objeto, producir una reiteración (y posteriormente un ramet) y luego reproducirse. A su vez, los ramets rotos pueden seguir estas dos mismas vías. Una vez que un individuo es golpeado por algún objeto (p.e.j. ramas y frutos) si pierde parte del tallo, su desarrollo se ve interrumpido regresando a etapas anteriores del ciclo de vida.

I.3. Materiales y Métodos generales.

Para organismos sesiles, tales como las plantas terrestres, la técnica clásica para contar y medir individuos se basa en el establecimiento de sitios de observación permanente. En ellos se recopila la información necesaria para describir los procesos de natalidad y mortalidad de las poblaciones y el flujo de individuos que ocurre en ellas. Un análisis cuidadoso de los factores ambientales que operan sobre las poblaciones en estos sitios puede llevar a detectar fuentes de causalidad de los patrones demográficos (Harper, 1977).

Para este estudio se montaron nueve sitios permanentes de 60 m² en zonas que representan distintas fases del mosaico de regeneración natural de la Selva de Los Tuxtlas. Según Martínez-Ramos et al. (1988b) y siguiendo el esquema propuesto por Whitmore (1978). Estas zonas representan las fases de: i) Claro, áreas abiertas del dosel provocadas por la caída natural de árboles y con edades de 1 a 2 años de perturbación, ii) Fases de Construcción o Sucesionales, que representan sitios con un crecimiento y reemplazo sucesional activo de la vegetación y cuyas edades de perturbación varían entre 3 y 30 años, y iii) Zonas Maduras, que representan áreas del bosque con el dosel cerrado que no han recibido una caída de árbol al menos durante los últimos 30 años. En estas últimas el ritmo de crecimiento y reclutamiento de las poblaciones se encuentra en su mínima expresión.

Asimismo, los sitios fueron elegidos con el criterio de incluir poblaciones de Aphelandra aurantiaca con una densidad de individuos alta, media y baja (excluyendo plántulas) dentro de cada una de las zonas arriba mencionadas. De los nueve sitios tres se montaron en claros, llamados de aquí en adelante: claro de alta densidad (CA = 3.37 ind/m²), claro de densidad media

(CM = 1.17 ind/m) y claro de densidad baja (CB = 1.13 ind/m). En zonas sucesionales se montaron los sitios: sucesional de alta densidad (SA = 2.58 ind/m²), sucesional de densidad media (SM = 0.87 ind/2) y sucesional de densidad baja (SB = 0.77 ind/2). En zonas de bosque maduro se montaron los sitios: maduro de alta densidad (MA = 2.93 ind/2), maduro de densidad media (MM = 0.73 ind/2) y maduro de densidad baja (MB = 0.38 ind/2). Cada uno de estos sitios fue demarcado con estacas de madera formando una retícula de 5 m x 5 m.

Dentro de, cada sitio se marcaron con etiquetas numeradas a todos los individuos de *Aphelandra aurantiaca* y se localizaron en un mapa a escala mediante coordenadas cuya imprecisión no fue mayor de 20 cm. Las plántulas, individuos con cotiledones claramente visibles, fueron censadas únicamente en un cuarto de la superficie de cada sitio. De cada individuo censado se tomaron los siguientes datos (ver Fig. 1.5): altura total de la planta, longitud total del tallo, número de cicatrices foliares, número de cicatrices florales, número de hojas y largo y ancho de cada hoja.

Los individuos fueron clasificados como "ramet no roto" si el tallo no presentaba ninguna ruptura. O bien, fueron clasificados como "ramet roto" si el individuo provenía de la fractura de un tallo, producto de una fragmentación debida a un evento traumático o que un retoño vegetativo se separó de la planta materna (ver Fig. 1.6)

Asimismo, a un 30% del total de individuos, elegidos con un criterio aleatorio, se les marcaron las dos últimas hojas con la finalidad de seguir el crecimiento de los individuos a través de su producción foliar.

Durante la época de reproducción se contó el número de inflorescencias e infrutescencias, se midió el largo de cada inflorescencia y se anotó en qué estadio de desarrollo se encontraban. Una muestra (N = 108) de inflorescencias e infrutescencias seleccionadas al azar permitió estimar el número de óvulos y semillas producidos por planta.

Finalmente, se obtuvieron estimaciones del grado de daño producido por herbívoros sobre las láminas foliares y sobre las estructuras reproductivas de los individuos. La metodología particular usada para obtener estas estimaciones se detalla en el Capítulo II.

Este sistema de obtención de datos fue seguido durante un año a través de un programa de visitas mensuales a los sitios permanentes. Durante cada visita se registraron, además, individuos muertos y sus posibles causas de muerte, el nacimiento de nuevos ramets (provenientes tanto de semillas como por vías vegetativas) y la producción foliar de los individuos marcados para este fin.

Los materiales y métodos específicos a cada capítulo se detallan en su oportunidad.

CAPITULO II

**AMBIENTE LUMINICO, HERBIVORIA Y ESTRUCTURA
DE LA COMUNIDAD HERBACEA EN LAS POBLACIONES
ESTUDIADAS DE ARBOLADIA SUEDIEESA.**

II.1. Introduccion.

II.1.1. El ambiente de las poblaciones en las selvas altas perennifolias: un mosaico de condiciones, recursos e interacciones bióticas.

Las poblaciones de plantas, por lo general, crecen afectadas por ambientes que distan mucho de ser uniformes en el espacio y el tiempo. Las condiciones físicas y químicas, así como los recursos y las interacciones bióticas que afectan el crecimiento de una población se ven alterados por eventos naturales de perturbación. Estudios recientes han mostrado que en muchos sistemas biológicos tales eventos no son raros; los regímenes de perturbación natural parecen dictar muchos de los patrones de organización y dinámica de las poblaciones y comunidades vegetales (Pickett y White, 1985).

La caída de árboles y ramas del dosel constituye uno de los factores de perturbación que genera mayor heterogeneidad en el ambiente de una selva. Bazzaz (1984) plantea que la evolución de una gran cantidad de adaptaciones de las especies tropicales, esta altamente influida por dicha dinámica de la comunidad, ya que ésta modifica muchas de las interacciones físicas y biológicas que ocurren en los trópicos.

Bajo el dosel cerrado del bosque la cantidad de luz directa que llega al suelo es baja (0.2% para los Tuxtlas, Martínez-Ramos, 1985). Dicha condición, no favorece el crecimiento vertical de las plántulas e individuos juveniles de la mayoría de las especies. La caída de árboles forma claros en el dosel aumentando sustancialmente los niveles de luz, por lo que en los claros el crecimiento de las plantas es en general mayor (Brokaw, 1987). El acelerado crecimiento de la vegetación en los claros produce que el ambiente cambie rápidamente reestableciéndose con el tiempo las condiciones físicas así como los factores bióticos que operan en un bosque con el dosel cerrado (Brokaw, 1985; Martínez Ramos, 1985; Denslow, 1987).

Tales cambios en el ambiente físico y biótico afectan las posibilidades que las plantas tienen de dejar descendientes. Se ha propuesto que distintas especies siguen diferentes rutas de desarrollo en el mosaico ambiental (Martínez-Ramos et al. 1988b): Un grupo de especies, las llamadas tolerantes a la sombra, forman bancos de plántulas que se mantienen en un estado de letargo bajo el dosel cerrado de la selva. La apertura de claros estimula el crecimiento de las plántulas, pero son necesarios varios claros antes de que algunas de ellas lleguen al estado reproductivo. Otra ruta, es la seguida por las especies denominadas intolerantes a la sombra, cuyas semillas requieren de claros para germinar. La colonización de claros se da través de una amplia dispersión temporal y/o espacial de semillas. Estas rutas no incluyen el establecimiento de árboles adultos bajo el dosel. Entre estos dos grupos extremos de especies puede darse un amplio espectro de formas de desarrollo en el mosaico ambiental (Hubbell y Foster, 1986)

Para el caso de herbáceas, Collins et al. (1985) hacen una revisión de la respuesta de especies herbáceas a la creación de claros en bosques templados y proponen un conjunto de gremios, semejantes a los propuestos por varios autores para árboles tropicales (Denslow 1980, Harsthorn 1980, Martínez-Ramos 1985; Martínez-Ramos et al., 1988 en prensa).

Exclusivas de sol: individuos con metabolismo adaptado a altas intensidades de luz. Generalmente son efímeras que maduran y mueren al cerrarse el claro, o bien solo existen en sitios abiertos.

Exclusivas de sombra: individuos generalmente postrados, ajustados fisiológicamente a niveles bajos de luz, grandes intensidades pueden resultar incluso nocivas. Solo están presentes en claros muy pequeños o bajo la sombra de otros individuos en claros grandes.

Facultativas o flexibles: individuos con un metabolismo fotosintético muy flexible, es decir, individuos que pueden soportar cambiar de condiciones de alta intensidad lumínica a condiciones de baja intensidad. Arquitectura erecta. La apertura de claros favorece el crecimiento y la reproducción. Son de amplia distribución en las diferentes fases de regeneración del bosque.

El único trabajo de este tipo que existe para herbáceas tropicales es el de Smith (1987). Smith (op. cit) propone dos estrategias:

Especializadas a aperturas de claros: Especies que aumentan sus tasas fotosintéticas, su crecimiento y su reproducción al abrirse el claro. Su ubicación espacial se restringe a parches de edad sucesional temprana.

Tolerantes a la sombra: aumentan su tasa fotosintética pero no en la medida que las anteriores, sin embargo en condiciones de penumbra, tienen un mayor rendimiento. Su respuesta a la apertura no es tan inmediata ni tan evidente. Son de amplia distribución espacial en el bosque.

En general observa que la mayoría de las especies permanecen en un estado vegetativo en el bosque cerrado, algunas especies incluso reducen su tamaño hasta que se presenta otro claro. Pocas especies tienen la estrategia de desaparecer al cerrarse el claro y recolonizar via semilla (lo cual es muy común en Bosques Templados (Collins et al. 1985)). Asimismo, observa que el número de herbáceas/m² así como el número de individuos reproductivos aumenta al pasar el primer y segundo año después de la apertura. Por otro lado, encuentra que las semillas de las herbáceas están muy poco representadas en el banco de semillas, de un total de 52 especies, solo 2 eran herbáceas.

De manera particular analiza la respuesta de cuatro especies después de dos años de la apertura, observando que en general, la respuesta es un aumento en número, y/o crecimiento y/o reproducción en diferentes intensidades.

Al parecer, bajo el contexto anterior, la variabilidad ambiental generada por la dinámica de claros ha actuado selectivamente sobre las historias de vida de las plantas en las selvas. En un estudio poblacional, por lo tanto, es importante estudiar los ambientes del mosaico que potencialmente pueden afectar el crecimiento de las poblaciones.

II.1.2. Variación del recurso lumínico en el mosaico de regeneración.

La variación que se produce en el recurso lumínico con la dinámica de claros ha recibido considerable atención, quizá porque en primera instancia parece jugar un papel fundamental en la regeneración de las poblaciones (Anderson, 1969; Bazzaz y Carlson, 1982; Percy, 1983; Zangerl y Bazzaz, 1983; Mulkey, 1986; Pitelka y Curtis, 1986). Tal variación no solo incluye la existente entre claros y sitios cerrados sino también la que se da entre diferentes partes de un claro. Dentro del claro se generan condiciones microambientales diferentes. El porcentaje de radiación directa recibida en el centro y borde del mismo difieren notablemente (Denslow, 1987).

La gran variabilidad del recurso lumínico lo hace extremadamente difícil de medir. Los principales factores que afectan el régimen de luz en una localidad particular son: posición del sol, nubosidad, vientos así como la estructura y dinámica de la vegetación (Chazdon y Fetcher, 1984a). En regiones geográficas semejantes, la estructura y la dinámica de la vegetación parecen ser los factores determinantes de dicha variabilidad. De la primera depende la variación en la calidad y cantidad de haces de luz que se filtran por el dosel ("sunflecks"), y de la segunda, la tasa de apertura de claros con sus condiciones y consecuencias sobre el régimen lumínico del sotobosque (Cuadro II.1).

Cuadro II.1. Características lumínicas de diferentes comunidades tropicales.

Localidad	1	2	3	4	5	6
Queensland (28o 15'S)	0.5 (0.4-1.1)	0.21 (.15-.24)	62	menos 2	75	Bjorkman (1972) en Chazdon y Fetcher, 1984a
Oahu (21o 30'N)	2.4 (1.5-3.8)	0.86 (.55-1.38)	80	66% >0.5	410	Percy (1983)
Los Tuxtlas (18o 36'N)	2.58 (.47-6.8)	0.3 (.07-.75)	64.29	21% >10	----	Este trabajo
La Selva (10o 26'N)	---	0.3 (.18-.55)	55-77	----	1,304	Chazdon y Fetcher (1984b)

1 = % promedio transmitido, 2 = DFFA total diaria (promedio) (mm/m²/s), 3 = % máximo debido a haces de luz (sunflecks), 4 = duración promedio de sunflecks (minutos), 5 = intensidad máxima de los sunflecks (mm/m²/s), 6 = referencia bibliográfica. Entre paréntesis se muestran los valores mínimos y máximos.

Los haces de luz filtrados a través del dosel ("sunflecks") juegan un papel determinante en la heterogeneidad del recurso lumínico en sitios maduros. Es bien sabido que la mayor parte de la fotosíntesis en plantas del sotobosque es realizada durante la aparición de estos haces de luz directa de alta intensidad (más de 150 mmol/m²/s). Por lo que resulta necesario conocer la frecuencia y duración de los mismos (Chazdon y Fetcher 1984b; Mooney et al., 1984; Chazdon, 1986).

II.1.3. Variación de condiciones físicas y nutrientes con la dinámica de regeneración.

El cambio ambiental que de manera natural ocurre en los claros incluye no solo al recurso lumínico sino también condiciones físicas tales como la temperatura, la humedad del aire y el suelo, y la velocidad del viento (Denslow, 1987). Como una consecuencia de los cambios en la entrada de luz directa, en los claros se presentan temperaturas más altas (hasta 15 °C mayores) que en bosque cerrado (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1987). Asimismo, las variaciones diurnas de la temperatura al nivel del suelo son más drásticas. La humedad del suelo es mayor en los claros (Denslow, 1987) que en los sitios con el dosel cerrado. Al parecer, tal aumento se debe a que los claros reciben un aporte de agua más directo y a que en estos sitios ocurre una competencia menor por agua a nivel de las raíces (Lee, 1978 en Martínez-Ramos, 1985).

La disponibilidad de algunos nutrientes parece también variar con la dinámica de claros (Vitousek y Denslow, 1986; Uhl et al., 1988). En general, los claros podrían constituir sitios con un aporte de nutrientes mayor (al menos por un corto periodo de tiempo) dada la entrada de materia orgánica ocasionada por la caída del árbol o sus partes. Por otro lado, la tasa de descomposición tendería a ser más alta, debido a una mayor temperatura y humedad del suelo (Orians, 1982; Uhl, 1983 en Martínez Ramos, 1985). Dicho pulso de nutrientes, generalmente presenta una distribución heterogénea dentro del claro, dependiendo de cómo se originó éste (Vitousek y Denslow, 1986; Vitousek y Walker, 1987; Uhl et al., 1988;) (Ver Fig. II.1).

II.1.4. Variación de factores bióticos con la dinámica de claros.

Agentes bióticos tales como depredadores de semillas, herbívoros, patógenos y la interferencia entre plantas, parecen variar también de manera importante en el mosaico de regeneración de la selva.

Existen datos aislados que señalan que los depredadores de semillas operan de manera diferencial entre los parches del mosaico de regeneración (Martínez-Ramos et al., en prensa).

Augsburger (1984) encontró que el ataque por hongos patógenos y sus efectos letales sobre las plántulas de ciertas especies arbóreas son mayores en sitios maduros que en los claros.

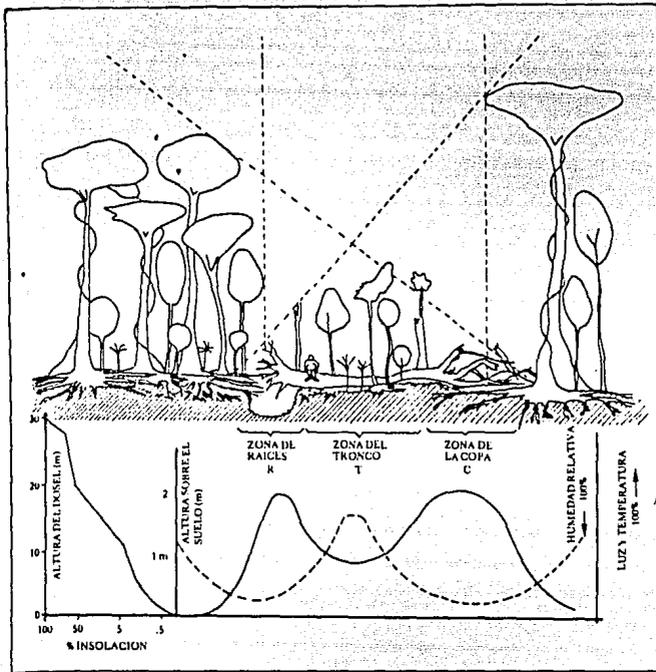


Fig. # II.1 Heterogeneidad ambiental interna en un claro.
 Parte superior: R = zona de raíces, T = zona de tronco y C = zona de la copa.
 Parte inferior: patrones hipotéticos de la variación vertical de luz, temperatura y humedad relativa en las tres zonas del claro cerca del suelo. Las líneas punteadas ilustran la entrada de luz al claro y su extensión horizontal con el movimiento del sol. En el extremo izquierdo se muestra el decaimiento de luz a través del dosel de un sitio de selva madura. (Tomado de Martínez-Ramos, 1985).

Beattie (1971) (en Collins et al., 1985) menciona que la actividad de polinizadores es mayor en sunflecks y claros que en bosque maduro.

Por otro lado varios autores mencionan que la dispersión varía dependiendo de la fase regenerativa en la que se encuentra creciendo una planta (Bazzaz, 1984; Clark y Clark, 1987:).

Existe una gran cantidad de estudios que integran la herbivoría con la sucesión y como son afectadas especies que ocupan diferentes estadios sucesionales (Para una revisión ver Núñez-Farfán y Dirzo 1985, 1988; Coley 1987). De estos estudios se desprende, en general, que las especies pioneras son más atacadas por herbívoros que las especies de fases maduras. Sin embargo, existen pocos estudios (y menos en zonas tropicales) en los que se analice cómo afecta la herbivoría a individuos de la misma especie en diferentes fases sucesionales, y su repercusión demográfica (Coley 1987).

Sin embargo, las consecuencias poblacionales de las interacciones bióticas han sido poco estudiadas en este contexto (sin embargo ver Illescas, 1987; Dirzo y Chapin, 1987).

La literatura existente acerca de las interacciones planta-planta en el sotobosque de comunidades tropicales es prácticamente inexistente. Si bien las herbáceas del/sotobosque no constituyen el elemento característico de la estructura de las selvas altas perennifolias, éstas pueden jugar un papel muy importante, ya que cubren una buena parte del suelo donde germinan y se establecen las plántulas de los árboles que constituyen el elemento dominante. El conocer las reglas del reemplazo de un árbol por otro, son importantes para entender la estructura y dinámica de estas comunidades (Hubbell y Foster 1986). En este proceso las herbáceas pueden tener cierta incidencia que aún no ha sido explorada.

II.2. Objetivos.

Las poblaciones de Aphelandra aurantiaca se encuentran inmersas en las diferentes fases de la dinámica de regeneración que opera en la selva de Los Tuxtlas, por lo que el desarrollo de éstas depende principalmente del éxito de la relación genotipo-ambiente de sus individuos en las diferentes fases. El presente capítulo tiene como objetivo: describir algunas variables ambientales de los diferentes parches sucesionales utilizados para el estudio de la dinámica poblacional de A. aurantiaca.

En particular, se tratará de responder las siguientes preguntas: qué tanto varía el ambiente lumínico entre las fases de regeneración? recibe Aphelandra diferentes niveles de herbivoría en las distintas fases de regeneración del bosque? cuál es la composición y estructura de la comunidad de plantas que potencialmente pueden interactuar con A. aurantiaca en las fases regenerativas estudiadas?

II.3. Materiales y metodos.

II.3.1. Ambiente luminico.

II.3.1.1. Mediciones de luz con fotoceldas.

Tres de los 9 sitios permanentes de observación (claro de baja densidad, sucesional de baja densidad y maduro de alta densidad) fueron elegidos, dada su cercanía, para hacer mediciones de la calidad de la luz (relación rojo/rojo-lejano = R/RL) y la densidad de fotones fotosintéticamente activos (DFFA). Las mediciones de DFFA se efectuaron usando un radiómetro-quantum (Licor-Lincoln, Nebraska). Las mediciones de R/RL se hicieron mediante el uso de un espectroradiómetro modelo (Skye Instruments, Scotland). Las lecturas se realizaron justo por encima de veintiún individuos de Aphelandra aurantiaca elegidos de manera aleatoria dentro de cada sitio. Estas se efectuaron el día 10 de julio de 1987 en los sitios maduro alta y claro baja y el día 11 del mismo mes en el sitio sucesional baja. Ambos días fueron soleados y sin nubes. Las lecturas fueron tomadas tres veces durante el día, la primera a las 9:00 a.m., la segunda a las 11:00 a.m. y finalmente la tercera a las 4:00 p.m. El mismo procedimiento se siguió para el sitio claro de densidad baja pero con media hora de diferencia.

II.3.1.2. Mediciones de luz con fotografías hemisféricas.

Una fotografía hemisférica cubre un campo de la luz potencial sobre un ángulo de aproximadamente 180° a partir del punto de referencia elegido. Por medio de un programa de computadora (Chazdon y Field, en prensa) se analiza este campo proporcionando valores de la cantidad de luz directa y difusa total que llega al punto de referencia. El programa provee información sobre el flujo de fotones fotosintéticamente activos recibido a través de un año y en las diferentes estaciones. Aporta también estimación del número de haces de luz ("sunflecks") recibidos por día y su duración en minutos (para más detalles ver Chazdon y Field, en prensa). Las mediciones con fotoceldas tienen la limitante de proporcionar valores de luz instantáneos. En particular, las fotoceldas usadas en este estudio tienen también la limitante de cubrir un rango estrecho de los posibles rayos de luz que llegan por el entorno de una planta.

Ocho de los 9 sitios permanentes de observación (excepto el sitio maduro de alta densidad) fueron usados para la aplicación de esta técnica. Para cada sitio, se tomó una sola fotografía sobre el punto central de cada sitio y a una altura de 50 cm, que representa la altura media de los individuos reproductivos de Aphelandra aurantiaca. Las fotografías fueron analizadas por la Dra. Kimberley Williams en el Carnegie Institution of Washington en Stanford, California.

II.3.2. Estructura y composición de la comunidad de herbáceas y plántulas de árboles en los sitios permanentes de observación.

Para describir la estructura y composición de los sitios, se trazaron dentro de cada uno de los 9 sitios permanentes de observación dos líneas de Canfield de 10 m de largo dispuestas en forma de equis (X). Cada línea se dividió en segmentos de 1 m (10 segmentos), y en éstos se registró la longitud interceptada por la copa de todas aquellas plantas de hasta 1m de altura. Las plantas fueron identificadas hasta el nivel de especie.

Para el análisis de los datos, se siguieron técnicas clásicas de análisis de comunidades. Se calculó el valor de importancia (cobertura relativa x frecuencia de aparición en las líneas) y el índice de dominancia (cobertura relativa + frecuencia relativa) para cada una de las especies en los nueve sitios (Greig-Smith, 1983). Para cuantificar el grado de semejanza florística entre los sitios, se calculó el índice de similitud de Sorensen (1948) (en Greig-Smith op. cit.) para las 36 posibles parejas de sitios. Por último, se realizó un análisis de ordenación por medio de componentes principales con el propósito de evaluar el grado de semejanza estructural entre los sitios de diferente estado regenerativo.

II.3.3. Herbivoría sobre Aphelandra aurantiaca.

II.3.3.1. Herbivoría de hojas.

Para cuantificar los niveles de herbivoría en las hojas de Aphelandra aurantiaca se usó una escala categórica de porcentajes de área foliar removida. Tal escala estuvo compuesta de la siguiente manera: 0 = 0%, 1 = 1-10%, 2 = 11-25%, 3 = 26-50%, 4 = 51-75%, 5 = 76-100% (Núñez-Farfán, 1985). Con esta escala, se detectó el daño producido por herbívoros en las hojas de todos los individuos presentes en los 9 sitios permanentes de observación. Este procedimiento se llevó a cabo en los censos inicial y final de las poblaciones. Al mismo tiempo se midió el largo y el ancho de cada hoja, datos que fueron usados para estimar el área foliar potencial (AFP) (largo x ancho x 0.75cm), i.e. sin herbivoría, suponiendo una forma ovoide en las hojas. Para calcular el área foliar real (AFR), se multiplicó el AFP por la proporción de área no removida, que para la escala antes señalada fue: 0 = 1; 1 = 0.95; 2 = 0.825; 3 = 0.625; 4 = 0.375; 5 = 0.125. Con estos mismos datos se calculó el área foliar total removida (AFTR) por individuo (1-AFR). La relación (AFTR/AFP)*100 se usó como el estimador del nivel de herbivoría recibido por individuo.

II.3.3.2. Herbivoría de inflorescencias.

Para el caso de las inflorescencias se aplicó la misma escala de herbivoría arriba mencionada. Los porcentajes de daño se obtuvieron únicamente para la sección de las inflorescencias que contiene a las flores. Estas estimaciones tienen la desventaja de estar sujetas a error debido a que la inspección de las flores fue solo superficial para no dañarlas. Por lo tanto, para tener una mejor estimación de la herbivoría en las flores, se colectaron inflorescencias al azar dentro de los diferentes ambientes del mosaico forestal (sitio abierto, claro, sitio sucesional y sitio maduro). Esta colecta se realizó en febrero de 1988. Las inflorescencias se llevaron al laboratorio, donde además de evaluar el porcentaje de la inflorescencia que estaba dañado, se colectaron los animales presentes en la planta.

II.4. Resultados.

II.4.1. Ambiente luminoso.

II.4.1.1. Intensidad luminica.

Como era de esperarse, tanto las fotografías hemisféricas como las mediciones obtenidas con el cuantómetro indicaron una clara tendencia de disminución en la intensidad luminica en la secuencia: claros → sitios sucesionales → sitios maduros (Fig. II.2 y Cuadro II.2 respectivamente). Sin embargo, los valores promedio para un año obtenidos a partir de las fotografías hemisféricas muestran gran variación (ver error estándar), reflejo de la heterogeneidad del dosel que afecta la entrada de luz a 50 cm del suelo.

II.4.1.2. Haces de luz ("sunflecks").

Al analizar por medio de una ANDEVA no paramétrico (Kruskal-Wallis) la información obtenida de las fotografías hemisféricas, se obtuvo que el porcentaje de luz directa debido a haces de luz que atraviesan huecos del dosel ("sunflecks") no cambia de manera significativa ($H = 1.973$, g.l. = 7, N.S.) con la edad sucesional de los sitios de estudio (Cuadro II.3).

El tiempo de duración de los haces de luz en los diferentes sitios se concentró alrededor de los 10 minutos o menos (Fig. II.3). Los sitios maduros, a diferencia de los claros y sucesionales, presentaron haces de luz de corta duración, la mayoría de 4 minutos o menos, y no existieron de más de 20 minutos. Por el contrario, en los claros, y en menor grado los sitios sucesionales, se detectaron haces con duración de hasta una hora (Fig. II.3).

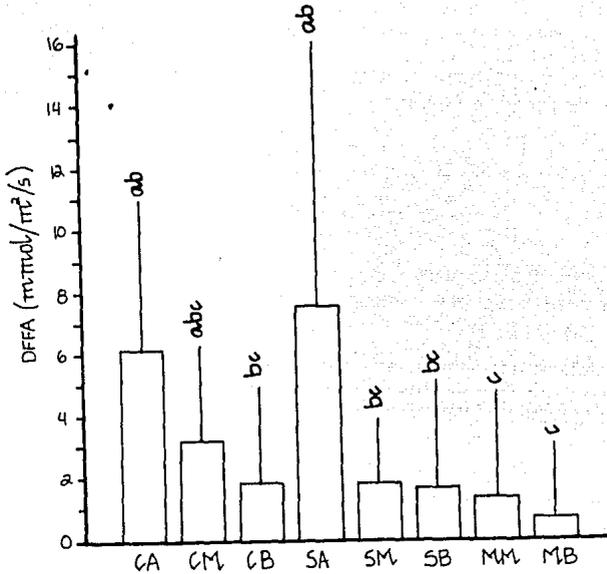


Fig. # II.2

Densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos en los sitios de observación permanente. Se presenta el valor anual promedio estimado a partir de las fotografías hemisféricas, (ver texto). Las líneas verticales sobre las barras representan dos veces el error estándar. Los sitios señalados con la misma letra no presentan diferencias estadísticamente significativas.

CUADRO. II.2

Densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (mmol/m²/s).
 Medidas obtenidas con el cuatómetro para tres condiciones de
 regeneración. Las barras unen las medias que no muestran
 diferencias significativas. Los asteriscos (*) representan
 * = p < 0.05 y ** = p < 0.01.

Hora del día	CLARO		
	9:30	11:30	16:30
Promedio	5.40	12.31	3.12
	SUCESIONAL		
Promedio	3.64	19.38	1.52
	MADURO		
Promedio	0.57	3.87	1.14
F (2,57)	16.945**	5.709**	6.916*

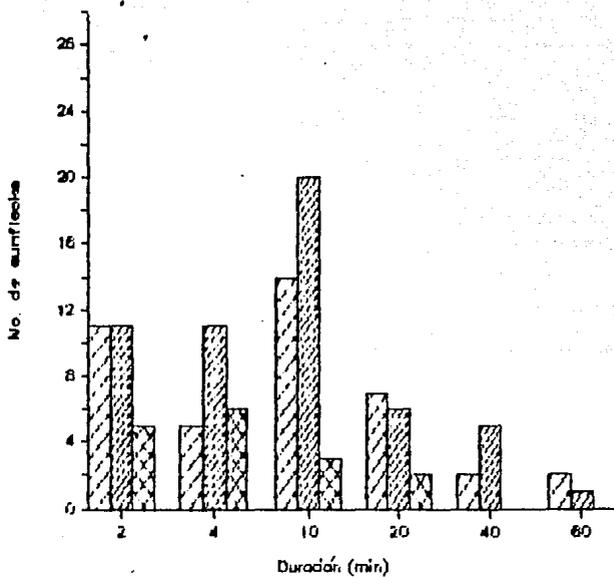


Fig. # II.3 Duración (en minutos) de los haces de luz que penetran el dosel en los tres tipos de parches de regeneración.

- () = Maduros
- () = Sucesionales
- () = Claros

II.4.1.3. Calidad de la luz: relación rojo/rojo-lejano.

La variación de la calidad de la luz en el mosaico de regeneración se evaluó mediante un ANDEVA de una vía. Dicho análisis mostró que existen diferencias significativas en la relación rojo/rojo lejano para las tres diferentes condiciones de regeneración. El patrón general es que la calidad de la luz es mayor en los claros con relación a los sitios sucesionales y maduros (Cuadro II.4).

II.4.2. Estructura y composición de la comunidad vegetal.

El 61.17% de la superficie total de los 9 sitios permanentes de observación se encontró cubierto por herbáceas. Por sí misma, Aphelandra aurantiaca representó el 11.23% del total del área cubierta por herbáceas. Diecisiete de las 63 especies registradas en todos los sitios fueron herbáceas (Apendice 1). Las familias representadas por estas especies herbáceas fueron: Araceae (10 especies), Acanthaceae (2 especies), Polipodiaceae (3 especies), Orquidaceae (1 especie) y una especie no determinada (Apendice 1).

Al analizar los datos por sitio, los claros presentaron la mayor cobertura vegetal sobre el suelo, e incluso hay valores de más del 100% (Cuadro II.4), lo que indica que existe cierta sobreposición de copas. Los sitios sucesionales y maduros tienen una menor cobertura vegetal a nivel del suelo y muestran valores semejantes entre sí, con excepción del sitio sucesional de alta densidad, donde se registró un valor de cobertura semejante al obtenido en claros.

La riqueza máxima (26) de especies se encontró en los claros y la mínima (10) en un sitio maduro. La riqueza de especies disminuyó al avanzar la edad sucesional (cf. Cuadro II.4). En contraste, la diversidad, medida por el Índice de Shannon Wiener, no mostró ninguna tendencia con la edad sucesional de los sitios, no obstante que los valores más altos se obtuvieron en los claros y en un sitio sucesional (Cuadro II.4). Sin embargo, son necesarios análisis estadísticos detallados para obtener conclusiones.

Un análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis) mostró que existen diferencias significativas entre los índices de similitud de Sorensen, calculados para los diferentes parches de regeneración ($H = 19.649$ $p < 0.001$). Por medio de un análisis de comparaciones múltiples a posteriori para las medianas (Sokal y Rohlf, 1981) se observó que los claros compartieron el menor número de especies (IS = 32.4%), mientras que la máxima similitud de especies (IS = 57.3%) se observó entre los sitios maduros. Los sitios sucesionales mostraron una similitud intermedia (IS = 47.1%) (Fig. II.4). Los claros tuvieron más especies en común con los sitios sucesionales que con los sitios maduros. Por último, se detectó mayor semejanza florística dentro de los sitios sucesionales que entre éstos y los sitios maduros (Fig. II.4). Así, existió una clara disminución de la heterogeneidad florística dentro y entre sitios al avanzar la edad sucesional.

CUADRO. II.3

Calidad lumínica (relación rojo/rojo lejano) en diferentes horas del día para las tres condiciones de regeneración. Las barras unen las medias que no muestran diferencias significativas. Los asteriscos (*) representan * = $p < 0.05$ y ** = $p < 0.01$.

Hora del día	CLARO		
	9:30	11:30	16:30
Promedio	0.40	1.28	0.31
	SUCESIONAL		
Promedio	0.34	0.86	0.55
	MADURO		
Promedio	0.31	0.5	0.2
F (2,57)	6.941*	10.363**	10.208**

CUADRO II.4

Resumen de las características de los nueve sitios permanentes. La edad representa no forzosamente la apertura de un claro grande reciente, sino el último golpe recibido (que bien pudo ser por una rama). La diversidad se calculó con el índice de Shannon-Wiener. La cobertura se presenta como porcentaje. Para la luz los números representan una escala en la que el 1 es el mayor valor y el 8 el menor.

Sitio	Edad	Luz (mmol/m ² /s)	Orientación	Cobertura (%)	Diversidad	No. de indiv.	No. Especies
	(años)				(H)		
CA	1.5	2	E - W	143.40	2.329	271	22
CM	5.2	3	E - W	103.35	2.491	105	18
CB	3.1	4	E - W	110.45	2.597	101	26
SA	11.87	1	N - S	93.925	1.728	172	13
SM	6.04	5	N - S	54.973	2.591	62	20
SB	3.96	6	E - W	46.80	2.148	48	15
MA	7.29	-----	N - S	65.25	2.440	178	15
MM	11.32	3	N - S	55.60	2.254	44	15
MB	23.75	8	N - S	68.298	1.920	23	10

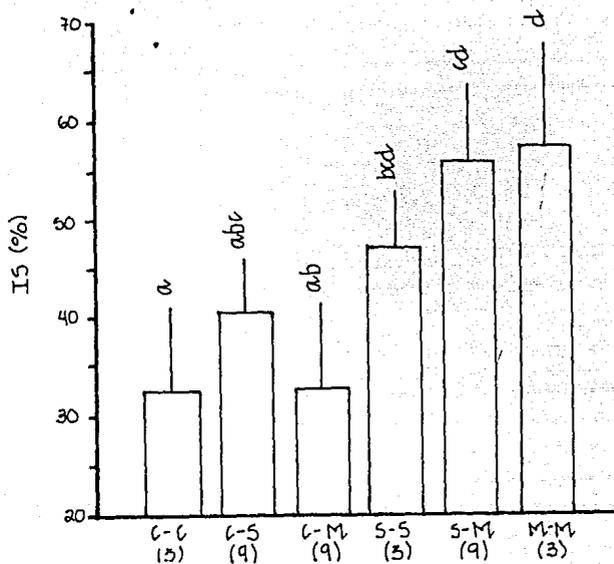


Fig. II.4 Similitud florística entre las diferentes condiciones dentro del mosaico de regeneración natural. C = claros, S = sucesionales y M = maduros. Se presentan los valores promedio del índice de similitud de Sørensen (1948) = IS. Las líneas sobre las barras indican dos veces el error estándar. Entre paréntesis se muestra el tamaño de la muestra. Las comparaciones señaladas con la misma letra no presentan diferencias significativas.

Este patron podria implicar que: i) existe una variacion ambiental entre claros, la cual determina que diferentes especies de herbáceas ocupen distintos claros o ii) dado que la apertura del dosel por la caída de un árbol parece tener un componente de aleatoriedad alto, la composición de especies en los mismos dependerá de aquellas presentes en el momento de la apertura, ya sea como propágulos o en estado vegetativo. Dicha heterogeneidad disminuye con la regeneración que se da en los diferentes parches.

Algunas especies herbáceas tendieron a distribuirse diferencialmente entre los sitios de distinta edad de perturbación. Parece haber etapas serales en las que algunas especies alcanzan su máxima dominancia. Así, por ejemplo, Syngonium chapensis y Shaveria calycobractea se encontraron exclusivamente en los claros, mientras que Dieffenbachia segine se encontró preferencialmente en los sitios maduros (Cuadro II.5)

Tratando de contestar la pregunta con quien (es) coexiste más frecuentemente Aphelandra aurantiaca?, encontramos que las especies con las que coincidió en todos los sitios de muestreo fueron: Astrocaryum mexicanum, Chamaedorea tepelilote y Syngonium podophyllum. En todos menos en uno de los sitios de estudio: Monstera aff. acuminata y Diplazium lonchophyllum. Se observaron otras especies que ocurren con menor frecuencia: Anthurium flexile, Nectandra ambigens y Spathiphyllum cochlearispathum, en ese orden. De estas especies acompañantes, todas son hierbas con excepción de las dos palmas Astrocaryum mexicanum, Chamaedorea tepelilote y las plántulas de Nectandra ambigens, un árbol (Cuadro II.5).

Las plántulas de especies arbóreas se encontraron claramente restringidas a algunos sitios y dentro de ellos a algunas zonas reducidas. Ejemplos de este comportamiento son: Eugenia sp., Urera caracasana, Dussia mexicana, Crataeva tapia y Pouteria sp (Cuadro II.5). Lo anterior es debido, muy probablemente, a la corta distancia de dispersión de sus semillas, las cuales tienden a concentrarse alrededor del árbol progenitor.

Los valores de importancia máximos para Aphelandra aurantiaca tendieron a encontrarse en los sitios maduros, y a decrecer hacia los claros. En los sitios en los que A. aurantiaca no fue dominante, no existió una especie en particular que ocupase el primer lugar de importancia estructural en todos los sitios. Nectandra ambigens, Syngonium podophyllum, y Astrocaryum mexicanum son de las especies claramente dominantes en diferentes sitios (Apéndice 1).

Por medio de el análisis de ordenación, a través de componentes principales, en el que se utilizó a las especies como criterio de ordenación, se observó un cierto agrupamiento de los sitios de acuerdo a su edad sucesional (Fig. II.5). Con excepción del sitio claro baja, los sitios de edad sucesional semejante se presentaron juntos en la ordenación. El eje I y II explican el 63.78% de la variación presente entre los sitios.

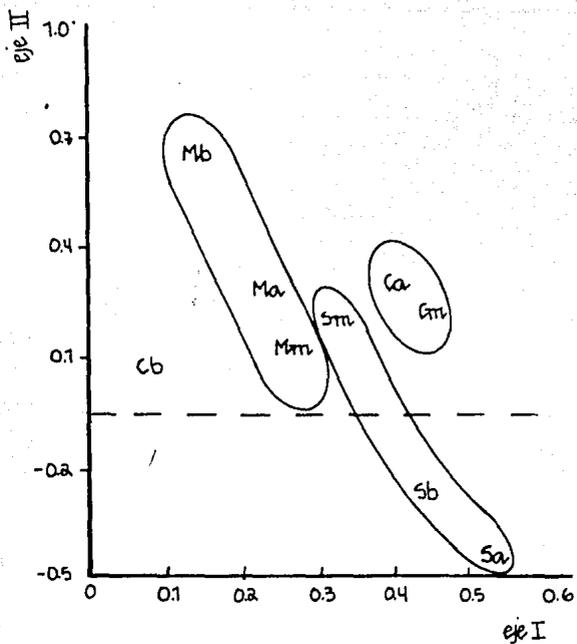


Fig. # II. 5 Análisis de componentes principales. Ordenación de los sitios utilizando como criterio a las especies. El porcentaje de variación explicado por los dos ejes es del 63.78%

II.4.3. Herbivoría.

II.4.3.1 Herbivoría sobre las hojas.

II.4.3.1.2. Variación de la herbivoría a nivel individual.

El análisis de la herbivoría a nivel de hojas se hará con los datos de ramets rotos y ramets no rotos juntos.

Agrupando los datos de todos los sitios ($N = 1004$), se encontró que el nivel de herbivoría promedio para el total de la población es menor al 10 % de área foliar removida. Asimismo, el nivel promedio, de herbivoría difirió significativamente en individuos con diferentes tamaños ($F = 19.894$; $p < 0.0001$) (Fig. II.6). Los individuos de 10 cm de longitud de tallo o menos, presentaron el nivel de herbivoría menor. Los individuos mayores a 10 cm presentaron niveles de herbivoría semejantes, sin embargo, las diferencias son estadísticamente significativas.

En general la mayoría de los individuos ($\sim 70\%$) sufren niveles de herbivoría menores al 10% del área foliar total en pie. Menos del 2.5 % de la población sufre daños mayores al 20 % (Fig. II.7).

Al analizar la variación de la herbivoría a nivel individual dentro de los sitios permanentes de observación por medio de un ANDEVA de una vía, se obtuvo el mismo patrón que para la población en su conjunto. De los nueve sitios, cinco presentan diferencias significativas en el nivel promedio de herbivoría, para las distintas categorías de tamaño (Fig. II.8). Los sitios sucesional media y baja así como maduro media y baja, no presentaron diferencias significativas (Fig. II.8). Por medio de un análisis de comparación múltiple a posteriori (Sokal y Rohlf, 1981), se observó que para los claros alta, media y baja; sucesional alta y maduro alta; la primera categoría de tamaño presentó el nivel mínimo de herbivoría. En las demás categorías no se observa ninguna tendencia (Fig. II.8).

Los patrones promedio en el nivel de herbivoría tuvieron un fuerte componente de variabilidad inter-individual. El mayor grado de esta variación, medido por el coeficiente de variación del nivel medio de herbivoría, se concentró en todos los sitios, sobre los individuos de tallas menores y disminuyó con el tamaño de las plantas (Cuadro II.7).

II.4.3.1.3. Variación de la herbivoría entre sitios.

Los ANDEVAS de una vía mostraron que los individuos pertenecientes a la primera y segunda categoría no presentaron diferencias significativas en el nivel promedio de herbivoría para los distintos sitios. Los individuos mayores de 20 cm presentaron diferencias significativas (Fig. II.9). Por medio de un análisis de comparación múltiple a posteriori (Sokal y Rohlf, 1981), se observó que el nivel promedio de herbivoría para el caso de la tercera categoría presentó el nivel mayor en el sitio sucesional alta. Para la cuarta categoría, los sitios sucesional alta y media presentan valores mayores que los claros y sitios maduros. Para la quinta categoría, los sitios claro

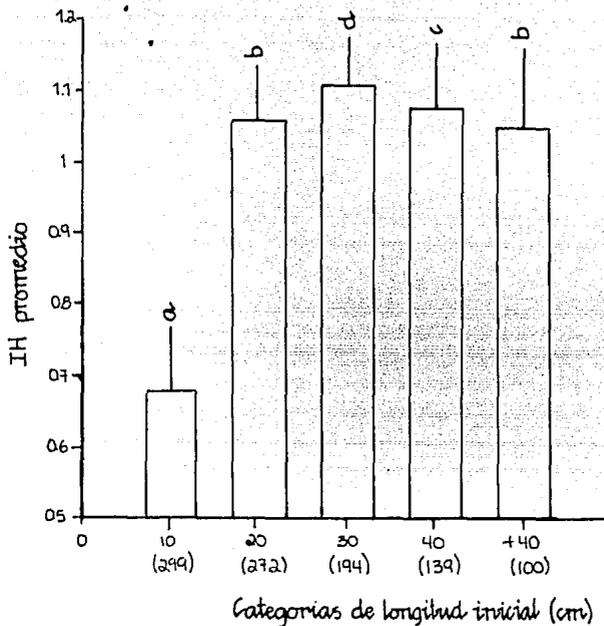


Fig. II.6 Patrón general del cambio en el nivel promedio de herbivoría con relación al tamaño individual, para la población total de Aphelandra aurantiaca en Los Tuxtlas.

IH = índice de herbivoría, donde 0 = 0% de área foliar removida, 1 = 1-10, 2 = 11-25, 3 = 26-50, 4 = 51-75 y 5 = 76-100. Entre paréntesis se indica el número de individuos. Las líneas sobre las barras representan dos veces el error estándar. Las categorías con la misma letra no presentaron diferencias estadísticamente significativas.

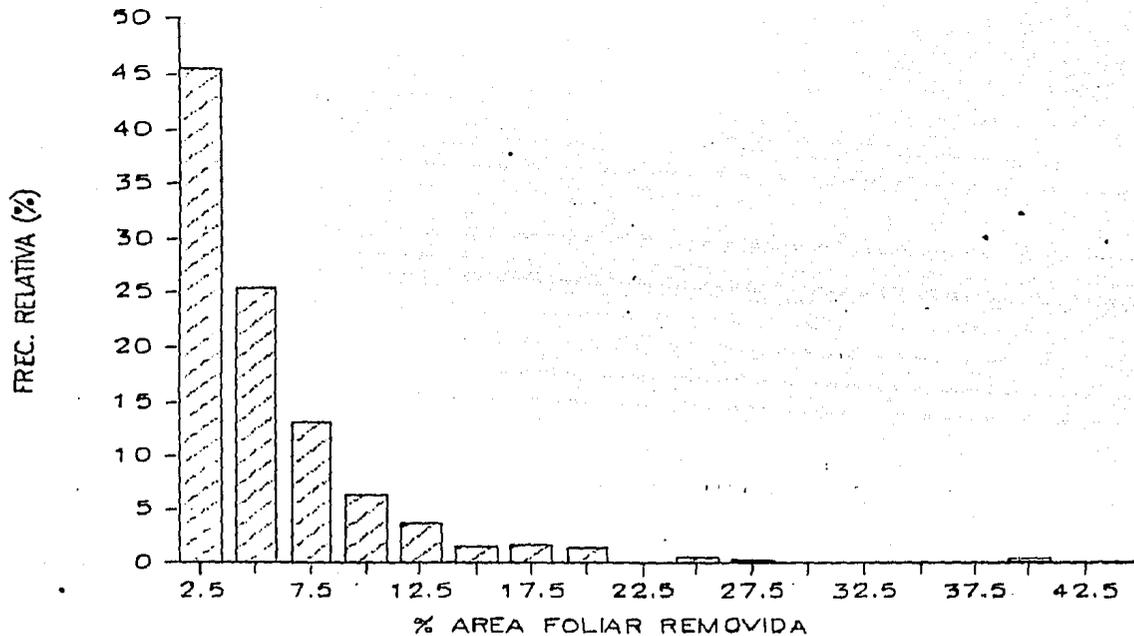


Fig. # II.7 Histograma de frecuencias para el porcentaje de área foliar removida en la población total de Aphelandra aurantiaca en Los Tuxtlas.

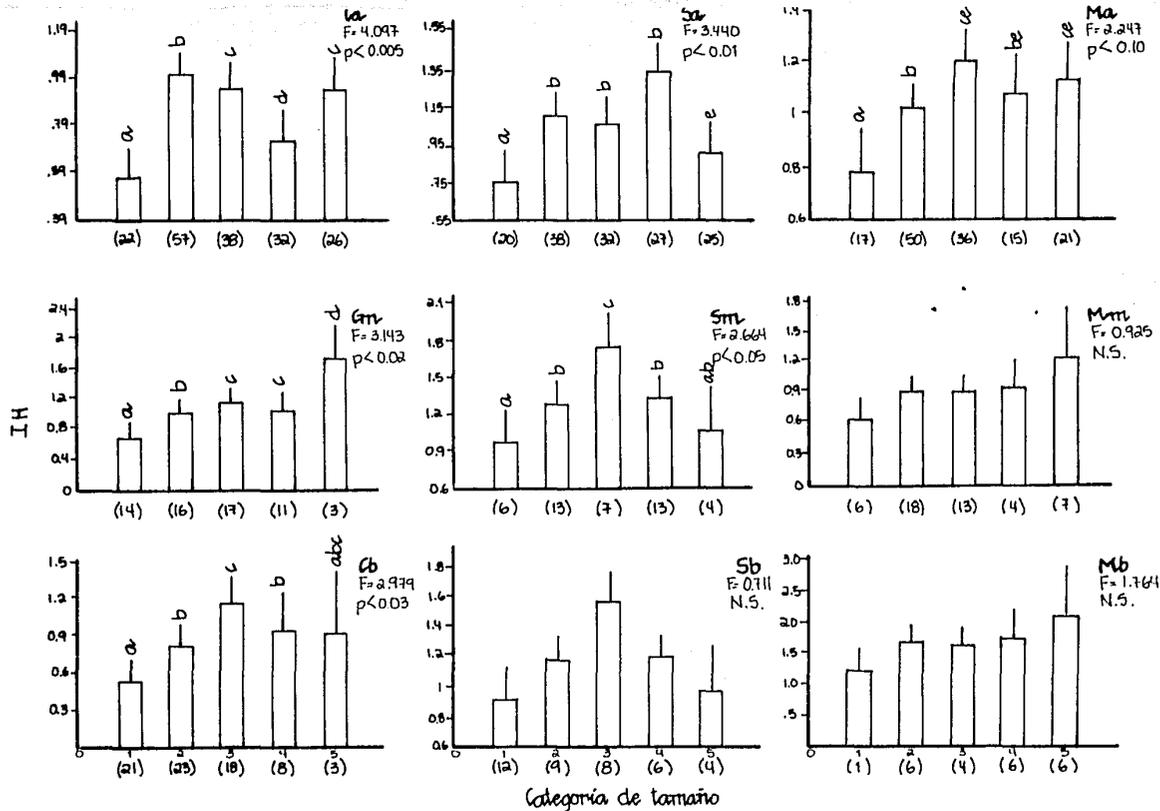


Fig. II.8 Valores promedio del índice de herbivoría para individuos de diferentes categorías de tamaño (cm) dentro de cada uno de los nueve sitios de observación. Entre paréntesis se indica el número de individuos. Las categorías señaladas con la misma letra no presentan diferencias estadísticamente significativas. Las líneas sobre las barras representan el error estándar.

CUADRO II.6

Coefficientes de variación para el nivel de herbivoría inicial en los diferentes sitios y categorías.

Las celdas sin valores se deben a que solo existe una observación.

Sitio	Categoría de tamaño				
	1 (1-10cm)	2 (11-20)	3 (21-30)	4 (31-40)	5 (+ de 40)
CA	81.82	57.43	50.53	52.05	57.89
CM	100	51.49	37.39	26.92	6.94
CB	84.31	80.46	54.63	54.26	51.65
SA	79.73	55.05	55.24	42.42	53.33
SM	72.92	38.83	26.86	2.31	13.33
SB	65.91	47.66	58.33	42.24	18.60
MA	67.53	54.46	26.89	36.19	49.11
MM	68.75	45.05	30.77	21.05	-----
MB	-----	36.04	46.67	42.45	34.21

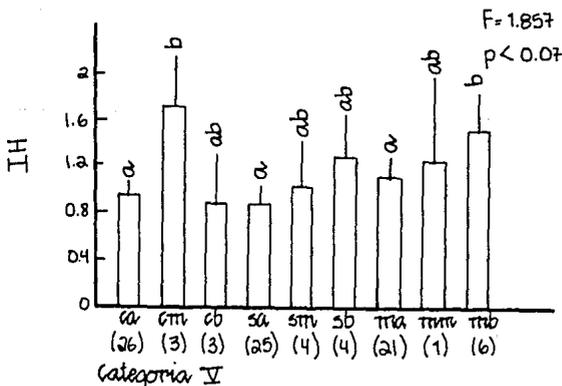
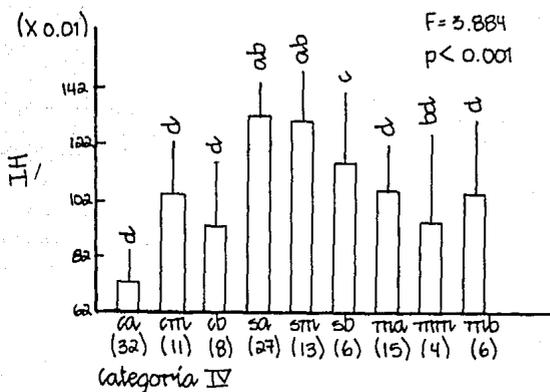
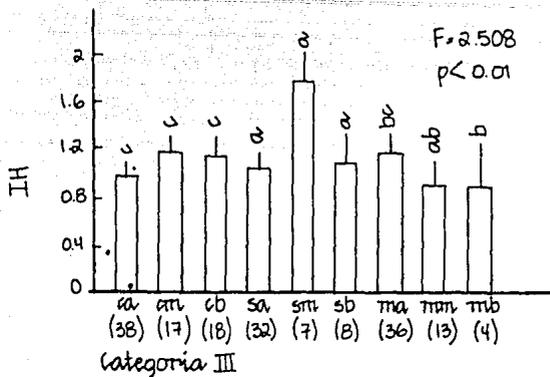


Fig. II.9 Valores promedio del índice de herbivoría en los nueve sitios de observación permanente para individuos de una misma categoría de tamaño. Entre paréntesis se indica el número de individuos. Los sitios señalados con la misma letra no presentan diferencias estadísticamente significativas. Se muestran únicamente los sitios que presentaron un valor de F significativo.

baja y maduro baja presentaron el mayor nivel, mientras que los sitios claro, sucesional y maduro de alta densidad, presentaron los valores más pequeños. El comportamiento del nivel medio de herbivoría para individuos de la misma categoría de tamaño en los diferentes sitios, no presenta ninguna tendencia ni con la edad sucesional ni con la densidad (Fig. 11.9).

II.4.3.2. Herbivoría en estructuras reproductivas.

La herbivoría de inflorescencias o infrutescencias, daña directamente a los óvulos o las semillas según sea el caso. Del muestreo hecho en cuatro fases sucesionales (abierto, claro, sucesional y maduro) cercanas a los cuadros permanentes, se obtuvo que los sitios maduros presentan la mayor intensidad de daño, siendo menor en los sitios abiertos y claros. Las etapas sucesionales presentaron una intensidad de daño intermedia (Fig. 11.10). Un análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis) mostró diferencias significativas en el porcentaje de daño que presentan las inflorescencias en los distintos parches de regeneración. Un análisis de comparación múltiple a posteriori (Daniel, 1978) mostró que los sitios maduros son significativamente diferentes de las demás condiciones (Fig. 11.10).

El daño a las inflorescencias en los sitios permanentes mostró un patrón semejante. Los sitios maduros presentan en promedio, el mayor daño (44.68%). Le siguen los claros (33.74%) y finalmente los sitios sucesionales (22.92%). Sin embargo las diferencias no son significativas (Kruskal-Wallis; $H = 10.4044$).

II.5. Discusión.

II.5.1. Ambiente lumínico.

Los patrones de intensidad lumínica encontrados en este trabajo son semejantes a los reportados por Iriarte (1987) en Los Tuxtlas y por Smith (1987) en Panamá (Cuadro II.1.) Tales patrones indican mayor disponibilidad de recurso lumínico en los claros y un decaimiento de este con la edad sucesional, a medida que se cierra el dosel. Los niveles de luz fotosintéticamente activa y la calidad de la misma (expresada como la relación rojo-rojolejano) encontrados en este trabajo coinciden con dicha tendencia. La intensidad de la luz es mayor en los claros y sitios sucesionales con respecto a los sitios maduros. La calidad de la luz es una característica más variable, sin embargo, es mayor en los claros.

En lo que se refiere a la duración de los sunflecks, estos son más largos que los descritos por Pearcy (1983) para Hawaii, donde el 66% son menores de 0.5 minutos. Existe evidencia que indican que las plantas del sotobosque, creciendo bajo un dosel cerrado, fijan la mayor parte del carbono (el 60%

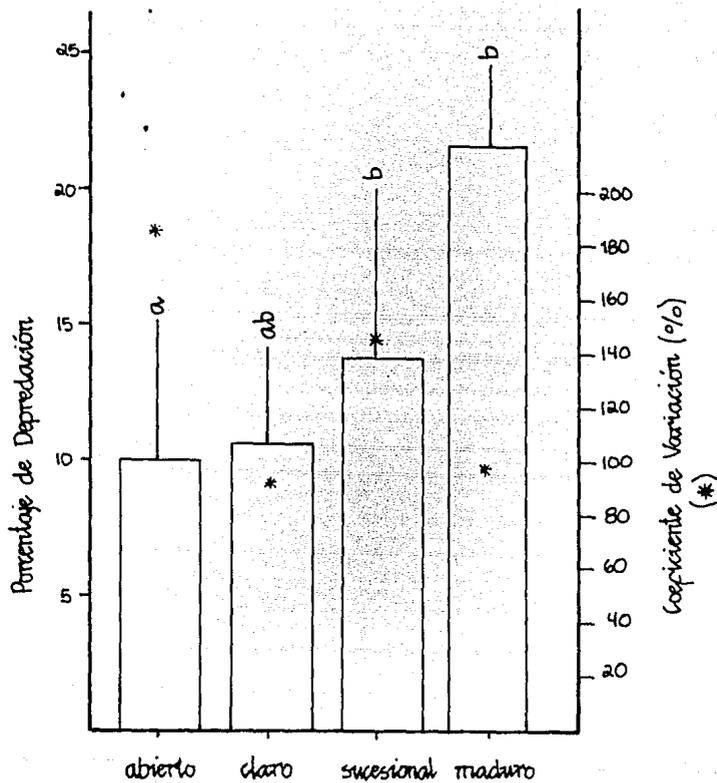


Fig. # II.10 Porcentaje de depredación en inflorescencias de Aphelandra aurantiaca y su variación en el mosaico de regeneración natural en Los Tuxtlas. Los parches de regeneración que presentan letras iguales, no difieren entre si.

aproximadamente) durante periodos de sunflecks (Chazdon y Fetcher, 1984 a y b; Chazdon, 1986). Lo anterior podria indicar que los sunflecks, juegan un papel importante en la ecologia de los individuos en los sitios de bosque maduro donde las condiciones de luz son muy bajas. En particular para el caso de Aphelandra aurantiaca, ya que esta especie puede completar su ciclo de vida bajo un dosel cerrado, es decir puede germinar, crecer y reproducirse bajo condiciones de penumbra.

La dinamica de claros juega un papel importante en definir la heterogeneidad luminica operante sobre el sotobosque. Por lo que el grado de variabilidad luminica a la que estan sometidas las plantas del sotobosque es alto. El concepto de claro como la proyeccion vertical de una apertura en el dosel del bosque hasta una altura de 2 m sobre el suelo (Brokaw, 1982), puede ser operativa para los juveniles de arboles, pero no para plantas cuyo ciclo de vida se desenvuelve dentro de un espacio no mayor a unos cuantos decimetros sobre el suelo. La notable variacion luminica detectada sobre las plantas de A. aurantiaca al interior de los claros (coeficiente de variacion entre 85.72% y 123.16%) refleja un ambiente de luz fuertemente heterogeneo, no obstante la existencia de grandes claros en el dosel. Ademas del claro en el dosel, a nivel de las plantas de Aphelandra los claros que podrian ser mas relevantes son aquellos existentes entre el follaje encontrado a unos cuantos metros por encima del suelo. Podria decirse que para plantas como Aphelandra existe un mosaico de luz de mayor heterogeneidad que para juveniles de arboles dentro de los claros del dosel superior. Por lo tanto queda abierta la pregunta que tanto un claro para un arbol lo es para una herbacea? (Clark & Clark 1987).

II.5.2. Estructura y composicion de la comunidad vegetal.

Una tendencia generalizada que se presenta a lo largo de las diferentes fases sucesionales es que aquellos parches con una intensidad de luz mayor, muestran una mayor cobertura vegetal a nivel del suelo (Anderson et al., 1969). Los resultados obtenidos mostraron que los claros y los sitios sucesionales presentaron una mayor cobertura de herbaceas con relacion a los sitios maduros. Asimismo los datos de número de especies e indices de similitud de Sorensen mostraron que a medida que se cierra un claro el número de especies disminuye, y el indice de similitud aumenta. Es decir la heterogeneidad floristica es mayor en los claros que en los sitios maduros. Lo anterior parece sugerir que son pocas las especies que toleran las condiciones de penumbra de las fases maduras. Aphelandra aurantiaca es una de estas especies. El valor de importancia de Aphelandra aurantiaca en los sitios maduros se encuentra generalmente entre los primeros tres lugares (Apéndice 1). En buena parte, estas especies pueden sobrevivir en condiciones de sombra dados mecanismos fisiológicos que les permiten utilizar la poca luz directa que llega a nivel del suelo (principalmente por sunflecks) (Bjorkman, 1972 en Mooney et. al. 1984; Chazdon, 1986). Sin embargo, se ha observado que aun este tipo de especies desaparecen de sitios con un dosel cerrado por un periodo largo, si no se abren nuevos

claros (Barkham y Hance 1982; Smith, 1987). Es así que la apertura de claros podría jugar un papel determinante en la riqueza y diversidad de formas herbáceas (Brown y Southwood, 1987; Brewer, 1980), ya que constituye un pulso de recursos muy importante (Vitousek y Walker, 1987).

Los resultados obtenidos sugieren la existencia de gremios de especies que ocupan preferentemente algunas fases sucesionales como sucede para árboles tropicales (Martínez-Ramos 1985) y para hierbas de comunidades templadas y tropicales (Collins et al., 1985 y Smith, 1987 respectivamente). Este hecho es reforzado por los valores de similitud (Fig. II.4) para los diferentes sitios. Dichos valores muestran que los sitios maduros son florísticamente más semejantes entre sí y con los sitios sucesionales que con los claros. Asimismo, los claros presentan valores bajos de similitud florística.

Apheleandra aurantiaca es parte importante de la comunidad de herbáceas, con las cuales coexiste con mayor frecuencia, así como con algunas especies de palmas abundantes. La notable variación de sitio a sitio en las especies estructuralmente dominantes (Apéndice 1) sugiere que las posibles interacciones planta-planta se dan en un mosaico de vecindad poco predecible (Núñez-Farfán y Dirzo, 1988). Esto implica que los individuos de una especie están en contacto con individuos de especies distintas en diferentes sitios.

Ya que las plántulas de los árboles parecen tener un valor estructural bajo y las herbáceas uno alto, podría pensarse que las interacciones herbácea-herbácea ocurren con mayor frecuencia que las interacciones herbácea-plántula. En este sentido, resulta difícil pensar que la interacción con plántulas pueda representar un factor ambiental importante para las poblaciones de especies herbáceas. Por el contrario, la abundancia de las hierbas podría sugerir que ellas constituyen un factor importante en la dinámica de poblaciones de plántulas, lo cual es importante de analizar detalladamente. Sin embargo, el nivel de análisis estructural empleado (no se realizaron análisis a nivel de contactos planta-planta) no permite una aseveración definitiva al respecto.

Una gran cantidad de trabajos con herbáceas demuestran que varios patrones demográficos están íntimamente relacionados con la abundancia y cobertura de la vegetación circundante. Entre algunos de los patrones afectados se encuentran: i) patrones de germinación (Watkinson, 1986), ii) patrones de sobrevivencia y natalidad (Werner, 1976; Cook, 1978; Barkham, 1980a,b; Watkinson, 1986), iii) patrones de reproducción, tales como el tamaño a la primera reproducción (Van Valen y Prins, 1983; Brown y Southwood, 1987), iv) patrones de esfuerzo reproductivo (Primack y Antonovics, 1982) y v) dinámica global de las poblaciones (Solbrig et al., 1980; Watkinson 1986). La dinámica y la estructura de la comunidad constituyen el escenario de posibles interacciones planta-planta que pueden jugar o han jugado un papel importante en definir atributos demográficos en las poblaciones de plantas.

II.5.3. Ambiente biótico: herbivoría.

II.5.3.1. Herbivoría en hojas.

El hecho de que la intensidad de la herbivoría sea baja, alrededor del .10% para un alto porcentaje de individuos en la población, podría indicar que Aphelandra aurantiaca presenta compuestos secundarios que podrían actuar como substancias de defensa. O bien, que el contenido nutricional de su follaje es muy bajo. Las evidencias apuntan hacia lo primero, pues Wasshausen (1975) menciona que existen entre 20 y 30 flavonoides para el género, aunque no todas las especies los presentan todos; ni se conoce su papel como posibles substancias de defensa.

La diferencia tan marcada en el nivel medio de herbivoría de los individuos de 10 cm (o menos) de tamaño con relación a individuos mayores, podría deberse a que las plántulas y los individuos pequeños, presentan mecanismos de defensa más eficientes (y posiblemente más costosos) que los individuos mayores. Para individuos con poca área foliar (plántulas e individuos pequeños), la remoción de un 10% de área foliar es considerablemente mayor (en términos de área foliar) con relación a individuos con un área foliar mayor. Esta posible explicación se ve reforzada por el hecho de que son los sitios en los que hay un mayor número de plántulas e individuos pequeños (claro alta, media y baja, sucesional alta y maduro alta) los que presentan diferencias significativas, mientras que los demás sitios, donde el número de plántulas e individuos jóvenes es menor, no presentan diferencias.

Por otro lado, el aumento de la herbivoría con el tamaño de los individuos de A. aurantiaca podría ser en parte, resultado de la acumulación de las hojas a medida que se desarrolla el tallo. La vida media de las hojas es mayor que un año, de manera que las hojas viejas, que también han permanecido expuestas a los herbívoros por un lapso de tiempo mayor, tienden a presentar altos valores de herbivoría acumulada. La medida de herbivoría utilizada en este trabajo es estática y no tiene un seguimiento en el tiempo, por lo que lo observado es producto de la historia del individuo y no de las tasas de herbivoría que sufren las plantas de diferentes tamaños. Este punto además es importante por la enorme variabilidad que puede presentar este proceso (Davis 1981). Sin embargo es necesario recordar que el aumento no es monótonico.

Otra posible explicación al hecho de que, en general, los individuos mayores de 20 cm de tallo son los que presentan mayor intensidad de daño, es que en estos tamaños la energía asignada a medios de defensa se transloca en alguna medida, a la reproducción. Son necesarios estudios detallados que relacionen los patrones de asignación de energía en Aphelandra aurantiaca con diferentes niveles de herbivoría.

Con respecto a la variación del nivel de herbivoría en las distintas fases de regeneración, considero que más bien las diferencias encontradas, se deben a eventos aleatorios particulares a cada sitio. Por ejemplo la presencia de hormigas defolioras (Atta cephalotes) en el sitio sucesional media.

De observaciones personales de campo, parece que no existe un único defolior de la planta, pues la intensidad y los tipos de daño son muy diversos. Lo anterior podría explicar parte del hecho de que no exista ninguna tendencia clara en la intensidad de la herbivoría a lo largo de la sucesión. Este hecho contrasta con una gran cantidad de trabajos (Barkham, 1980a; Dirzo, 1984 a,b; Lincoln y Mooney 1984; White, 1984; Coley, 1987; Brown y Southwood 1987; Harrison, 1987). También, este resultado sugiere que: i) los mecanismos de defensa o la calidad del follaje de A. aurantiaca no cambian con la edad sucesional, o ii) que diferentes herbívoros actúan con la misma intensidad en diferentes sitios, indistintamente de la edad sucesional de los mismos.

En lo que se refiere a la variabilidad de la herbivoría en hojas de distintos individuos, se detectó un patrón de disminución de dicha variabilidad con la edad sucesional. Este patrón puede deberse a que: i) en los claros la actividad de los herbívoros ocurre con mayor heterogeneidad espacial, o que ii) la susceptibilidad de los individuos a la herbivoría tiene un componente de variabilidad (genética?) que se expresa con mayor intensidad en los claros, o iii) una combinación de ambos.

II.5.3.2. Herbivoría en estructuras reproductivas.

La herbivoría de óvulos y/o semillas no dispersadas, representa uno de los factores que afectan de manera negativa la reproducción. A diferencia de la herbivoría de hojas, la de estructuras reproductivas tiene un impacto más directo sobre la dinámica poblacional y gran importancia demográfica, pues puede actuar como un elemento de regulación en el tamaño poblacional afectando directamente los nuevos reclutamientos (cf. Louda 1982).

El fenómeno de la herbivoría en general muestra una tendencia a lo largo de la sucesión. Las especies de etapas tardías son más resistentes y menos apetecibles que las de etapas tempranas. Asimismo se dice que las primeras presentan una concentración alta de compuestos secundarios y que en general asignan una mayor cantidad de energía a la defensa (ver Nunez-Farfán y Dirzo 1985.) Lo anterior ha sido demostrado en diferentes trabajos, pero para el caso de inflorescencias no existen datos (Lincoln y Mooney, 1984; Coley, 1987). Por otro lado, algunos autores sugieren que el patrón de comportamiento de los depredadores es diferente entre sitios de distinta edad sucesional (Williams, 1983 y Langenheim, 1979 en Lincoln y Mooney, op.cit.), lo que podría originar distintos patrones de depredación de semillas para diferentes parches.

Para el caso de Aphelandra aurantiaca, los sitios maduros son aquellos donde el daño por herbivoría en flores y/o frutos es mayor, aunque existe una gran variabilidad. El daño más frecuente sobre las flores o frutos de la especie, fue producido por larvas de lepidópteros, coleópteros y dípteros.

Existen pocos datos para herbáceas tropicales pero parece un hecho común la presencia de larvas de dípteros y lepidópteros en las inflorescencias (Horvitz y Schemske, 1984; Heithaus, 1982). Asimismo para el caso de Bauhinia unguolata, un arbusto pequeño, el 59.4% de las flores presentan algún tipo de daño y es frecuente que exista más de un tipo (Heithaus, 1982). Dichos datos son muy semejantes a los encontrados en Aphelandra.

Es evidente que son necesarios estudios más detallados de la historia natural de la interacción así como experimentos que nos permitan tener una idea más clara de los procesos involucrados en definir los niveles de herbivoría de Aphelandra.

II.6. Conclusiones

El ambiente ocupado por Aphelandra aurantiaca se caracterizó por ser altamente heterogéneo. La dinámica de regeneración de la selva es uno de los factores que determina dicha heterogeneidad.

La intensidad y la calidad de la luz disminuyeron a medida que el dosel es más cerrado. La variación de la intensidad de la luz que llega al suelo, fue mayor en los sitios maduros (coeficiente de variación (cv) entre 69.35 y 130.04%) que en los claros (cv entre 85.72 y 123.16%). La calidad de la luz presentó también fluctuaciones importantes (46.6% a 305.22%). Es necesario redefinir el concepto de claro sensu Brokaw (1982), pues el efecto de la apertura de un claro en el dosel, es diferente para la plántula de un árbol y para una herbácea.

Aphelandra aurantiaca forma parte importante de la comunidad de herbáceas. Se encontró entre las primeras cinco especies dominantes de los diferentes parches de regeneración. La comunidad de herbáceas presentó los valores más altos de cobertura, diversidad y riqueza florística en los claros. Los claros están compuestos por un conjunto de especies menos homogéneo que el conjunto de especies presentes en los sitios maduros. Los sitios maduros presentaron los valores de similitud más altos.

El 70% de los individuos de Aphelandra aurantiaca presentaron niveles de herbivoría sobre las hojas, menores al 10% y sólo un 2% presentaron valores mayores del 20%. El nivel de herbivoría promedio es considerablemente menor en los individuos más pequeños (menores de 10 cm). Los individuos de talla mayor, presentaron niveles de herbivoría mayores, sin embargo el cambio no es monotónico. Los niveles de herbivoría de individuos en diferentes fases del mosaico de regeneración no presentaron un patrón predecible; estos se explican más bien por eventos particulares en cada sitio.

La herbivoría en inflorescencias e infrutescencias presentó un comportamiento diferente en los distintos parches de regeneración. Los sitios maduros, presentaron un porcentaje de depredación mayor.

CAPITULO III

**PATRONES DE DISTRIBUCION Y ESTRUCTURA POBLACIONAL DE
Aphelandra aurentisca**

III.1. Introducción.

III.1.1. Patrones de distribución.

La ecología trata de explicar las interacciones que determinan la distribución y abundancia de las especies (Krebs, 1978). Para el caso de las plantas, los patrones de distribución y abundancia resultan interesantes de estudiar, ya que por el hecho de ser organismos sésiles, la interacción individuo-ambiente es más estrecha y más local que en animales.

Los patrones de distribución y abundancia en plantas son producto de eventos muy dinámicos pues resultan de la continua interacción, tanto en espacio como en tiempo, con factores tanto físicos como bióticos. Por un lado, las variables ambientales físicas y químicas tales como luz, temperatura, humedad, nutrientes y pH, definen, en relación a las características fisiológicas de los individuos, los rangos en los que las especies pueden distribuirse. Por otro lado, la herbivoría, la depredación, el parasitismo, la competencia y el mutualismo, tienen fuerte influencia sobre estos rangos, estrechándolos en algún grado. Es bien conocido el hecho de que las plantas compiten con sus vecinos más cercanos (Harper 1977). Asimismo, existen gran cantidad de ejemplos de depredación, dispersión y herbivoría en los que dependiendo de qué tan apinados o aislados se encuentran los individuos el efecto de dichos procesos, tendrá diferentes repercusiones poblacionales (Harper, 1977; Antonovics y Levin, 1980). En un ambiente heterogéneo, como el mosaico de regeneración de un selva alta, es claro el papel que juega la dinámica de perturbación natural, ya que ésta origina cambios drásticos en las condiciones ambientales.

Para herbáceas perennes, dado que es común que presenten crecimiento clonal, es factible encontrar patrones de disposición agregados (Schellner et al., 1982); sin embargo, un hecho interesante es que la misma población puede presentar diferentes patrones, por ejemplo, agregado como plántulas y aleatorio como adultos (Schellner, op.cit.; Ohara y Kawano, 1986b). Los patrones de distribución espacial de los individuos de una población son reflejo de un conjunto de procesos y factores que operan sobre los individuos. Entre los más importantes se encuentran: i) potencial de dispersión de diásporas, ii) heterogeneidad de la lluvia de semillas, iii) distribución espacial de sitios libres de enemigos naturales y con alta disponibilidad de recursos (denominados por Harper, 1977 "safe-sites"), iv) mortalidad diferencial de los genotipos (Harper, 1977).

La disposición espacial y abundancia de los individuos de una población, puede tener cierto impacto en la estructura genética de la misma, ya que influye directamente en procesos como el flujo de polen y la dispersión (Loveless y Hamrick 1984).

III.1.2. Estructura de poblaciones en plantas.

Una diferencia importante entre especies perennes y anuales, es que las primeras presentan solapamiento de generaciones y por tanto, una población estructurada por individuos de diferentes edades. Para el caso de plantas las poblaciones de especies perennes generalmente se agrupan en categorías de tamaños y no de edad, ya que el tamaño generalmente refleja de mejor manera las tendencias de crecimiento, sobrevivencia y reproducción de los individuos (Harper, 1977)

La estructura poblacional de las especies se ha utilizado en diversas ocasiones para hacer inferencias de eventos pasados, ya que aquella es un reflejo de estos (Harper, 1977). Sin embargo, Harper (1977) menciona que es aventurado hacerlo si no se tiene información histórica y demográfica complementaria.

Para el caso particular de especies herbáceas perennes, principalmente de áreas templadas, se han planteado algunas tendencias demográficas que pueden alterar la estructura poblacional dentro de una secuencia sucesional:

- a) El porcentaje de individuos reproductivos así como el número de semillas por individuo, disminuyen con la edad sucesional. (Ernst, 1979; Bostock y Benton, 1979; Barkham, 1980 a,b, Barkham y Hance, 1982; Dahlem y Boerner, 1985; Jurik, 1985).
- b) La tasa de crecimiento individual disminuye o incluso se detiene (ver Capítulo Crecimiento) al avanzar la sucesión, lo que puede a su vez tener influencia sobre la sobrevivencia y reproducción
- c) La asignación de energía a propágulos sexuales o vegetativos cambia. Sin embargo no se tiene una idea clara de la tendencia que sigue este cambio. Existen dos puntos de vista encontrados: i) la asignación a propágulos vegetativos aumenta en sitios abiertos y disminuye la de propágulos sexuales, ya que los primeros son más eficientes en la ocupación rápida del espacio. Al avanzar la sucesión se asigna mayor energía a propágulos sexuales, con mayor capacidad de dispersión lo que genera una entrada de nuevos genotipos (Williams, 1975 en Jurik, 1985; Kawano, et al 1986); ii) la asignación a propágulos vegetativos es menor con relación a la invertida en sexuales, los cuales son más costosos. Los sitios abiertos brindan condiciones de mayor energía que los cerrados donde existe elevada competencia, por lo que en los primeros se producirá un mayor número de propágulos sexuales (Sarukhán y Gadgil, 1974; Abrahamsom, 1979).
- c) La tasa de crecimiento poblacional disminuye, llegando incluso a la extinción de las poblaciones en las fases maduras (Brakham y Hance, 1982; Horvitz y Schemske, 1986). Por otro lado, para comunidades tropicales Shultz, 1960; Veblen et al., 1979; Hartshorn, 1980, citados en Hubbell y

Foster 1987 proponen una serie de estructuras de tamaños para diferentes especies dependiendo de su tolerancia a la sombra. Es así que las especies intolerantes o pioneras, presentan estructuras de tamaños seniles, i.e. con pocos o ningún individuo en las primeras categorías de edad o tamaño, ya que el reclutamiento está limitado por la aparición de claros grandes en el dosel. En cambio, para especies tolerantes será del tipo J invertida es decir, con un mayor número de individuos en las primeras categorías y pocos en las últimas ya que son especies con un reclutamiento continuo, pues las plántulas y juveniles toleran condiciones de umbría. Sin embargo, dichos autores encuentran que para el caso de árboles de Panamá no es tan clara ni tan estrecha la relación, mas bien, tanto pioneros como tolerantes muestran diferentes estructuras poblacionales en diferentes lugares.

Existe un solo trabajo sobre los cambios generados por la apertura del dosel en los patrones de distribución y abundancia, así como en la estructura poblacional de la comunidad de herbáceas tropicales (Smith 1987). La literatura sobre estos temas en comunidades templadas es un poco más abundante, sin embargo hay características propias de estas comunidades (p.ej. caducifoliedad) que hacen difícil las comparaciones con los bosques tropicales.

Smith (1987) en la selva alta de Barro Colorado, Panamá hizo un estudio de la comunidad de herbáceas. En general observó que la distribución y abundancia de éstas parece estar muy relacionada con la dinámica de la selva.

Este autor postula la hipótesis de que la abundancia de las herbáceas en Selvas Tropicales está regulada por largos periodos de baja iluminación y sequía estacional.

III.1.2.1. Objetivos.

El presente capítulo pretende hacer una descripción de los patrones de abundancia y distribución espacial de Aphelandra aurantiaca, así como analizar la estructura de las poblaciones en las diferentes fases del mosaico de regeneración de la comunidad.

III.2. Materiales y Metodos.

III.2.1. Patrones de abundancia y distribución espacial.

Con el propósito de analizar el patrón de distribución espacial y la abundancia poblacional de Aphelandra aurantiaca dentro del mosaico de regeneración de la comunidad, se usaron los datos de un censo de 2 ha (R. Dirzo, M. de la Cruz, G. Ibarra, M. Martínez-Ramos y J. Núñez-Farfán, datos no publicados). Dichos datos expresan el total de individuos mayores de 50 cm presentes en cuadros de 10 m x 10 m. Para este caso, la prueba de hipótesis de una distribución aleatoria de los individuos fue evaluada usando el modelo de Poisson (Pielou, 1977).

Un análisis a nivel local del patrón de distribución dentro de los sitios permanentes de observación, se llevó a cabo utilizando los datos obtenidos de mapear todos los individuos marcados dentro de los cuadros permanentes (60 m²). Dichos datos se analizaron con el método sin área propuesto por Holgate (1965). El índice de distribución espacial (A) obtenido de este método es:

$$A = \frac{\text{SUM } (d_{12}/d_{22})}{\sqrt{n}}$$

Donde d_1 es la distancia existente entre un punto elegido al azar y el individuo (1) más cercano a este, d_2 es la distancia existente entre el individuo (1) y su vecino más cercano y n es el número de puntos elegidos al azar. Un valor de $A = 0.5$ indica una distribución aleatoria de la población. Si $A < 0.5$ la distribución tiende a ser uniforme. Si se obtiene un valor de $A > 0.5$ el índice indica un patrón de distribución agregado. La hipótesis nula $A = 0.5$ se evaluó usando la prueba de Z (Cox, 1976), en la que:

$$Z = \frac{(0.5 - A/0.289)}{\sqrt{n}}$$

donde 0.289 es el valor de la desviación estándar de A . A un nivel de significancia estadística de $P < 0.05$, la hipótesis nula no se rechaza si Z cae entre valores de -1.96 y 1.96 . Si el valor de Z es menor que -1.96 el patrón es significativamente agregado; si se tiene una Z mayor que 1.96 el patrón es uniforme.

III.2.2. Estructura de la población.

Para cada uno de los sitios permanentes de observación, la estructura de tamaños de la población se analizó por medio de histogramas de frecuencia. El análisis se hizo considerando por separado ramets rotos y no rotos, así como para el total de la población en los diferentes sitios. La variable usada para analizar la estructura poblacional fue la longitud inicial total del tallo.

Para probar la hipótesis de que la estructura de la población es la misma en las distintas fases del mosaico forestal, se realizó un análisis de contingencia, aplicando la prueba de G (Grieg-Smith, 1983), y posteriormente un análisis de los residuales estandarizados (Haberman, 1973 en Grieg-Smith op.cit.) para detectar en qué sitios y para qué categorías se encuentran las diferencias significativas.

III.3. Resultados.

III.3.1. Patrones de abundancia y distribución espacial de Aphelandra aurantiaca.

No se observó ninguna tendencia de variación en la densidad poblacional de A. aurantiaca dentro del mosaico de regeneración. Existieron sitios maduros con densidades iguales a la de sitios en claros o etapas sucesionales, así como parches de diferente edad sucesional sin individuos de A. aurantiaca

Aphelandra aurantiaca presentó un patrón de distribución espacial agregado para los individuos mayores de 50 cm registrados en el censo de 2 ha el patrón fue claramente agregado ($\chi^2 = 1.68$; $p < 0.01$). Al analizar el patrón de distribución de A. aurantiaca dentro de cada uno de los nueve sitios permanentes de observación, se obtuvo que cinco de ellos (dos maduros, dos sucesionales y un claro) presentan un patrón agregado. En los cuatro restantes, (dos claros, un sitio sucesional y uno maduro) el patrón de distribución no difirió del esperado por azar (Cuadro III.1). No se encontró ninguna tendencia con respecto a la edad sucesional del parche ni con la densidad de los mismos.

III.3.2. Estructura de la población.

III.3.2.1. Estructura general.

La estructura poblacional general de la población de A. aurantiaca (utilizando los datos de todos los sitios permanentes), analizada como la distribución de frecuencias de los individuos en función de la longitud del tallo (Fig. III.1), mostró una forma que se asemeja a una J invertida. Tal patrón sugiere que en la población existe un buen potencial de regeneración. Dicha estructura sin embargo, mostró patrones diferentes al analizarla en los diferentes parches de regeneración (Fig III. 2).

Al comparar las estructuras poblacionales de los sitios para el total de individuos y para ramets rotos y no rotos se observó que existen diferencias significativas. Para el caso de ramet no roto y roto en conjunto ($G = 119.43$ $p < 0.01$ con 32 g.l.) el análisis de residuales estandarizados muestra que los claros de media y baja densidad presentan una sobreabundancia de individuos de la primera categoría de tamaño. Así como un número menor al esperado, de individuos de las dos últimas categorías. Mientras que los sitios sucesional alta, madura alta, media y baja presentan una abundancia menor a la esperada en la primera categoría. Los sitios sucesional alta, sucesional media y maduro baja muestran una sobreabundancia de individuos en las dos últimas categorías (Cuadro III.2a).

CUADRO III.1

Patrones de distribución horizontal
 en los nueve sitios. F = probabilidad
 Z = valor de z, (ver texto).
 NS = diferencias no significativas.

SITIO	Z	P	PATRON
CA	-0.091	NS	ALEATORIO
CM	-8.676	0.05	AGREGADO
CB	-2.344	NS	ALEATORIO
SA	-4.793	0.05	AGREGADO
SM	-5.317	0.05	AGREGADO
SB	-0.080	NS	ALEATORIO
MA	-3.044	0.05	AGREGADO
MM	-0.874	NS	ALEATORIO
MB	-10.53	0.05	AGREGADO

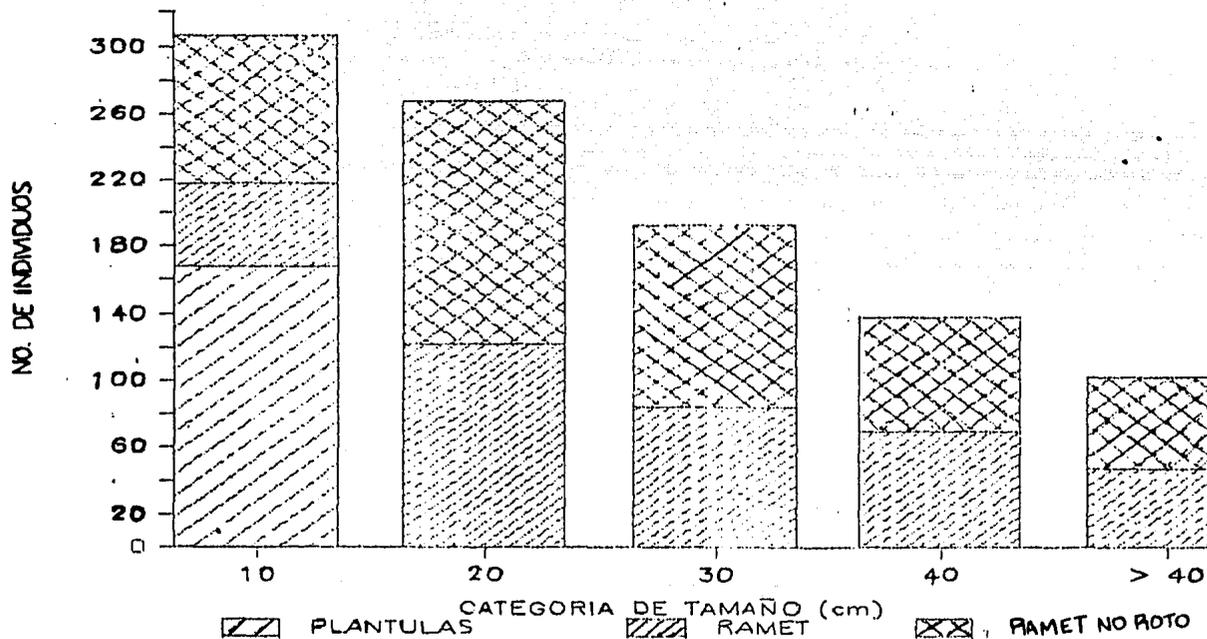
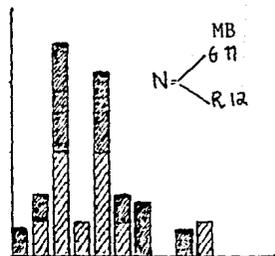
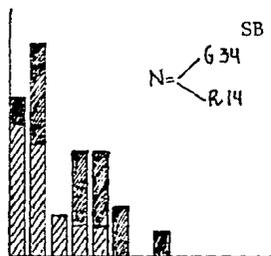
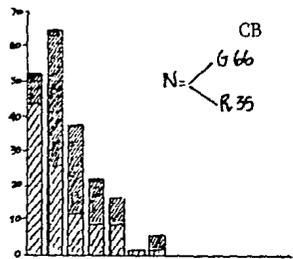
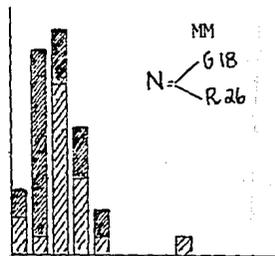
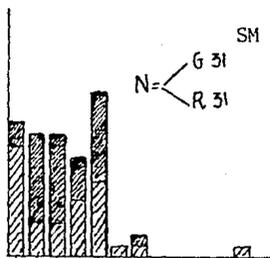
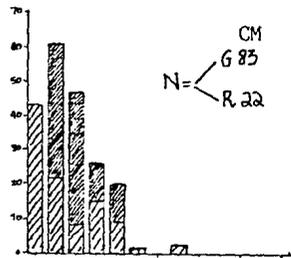
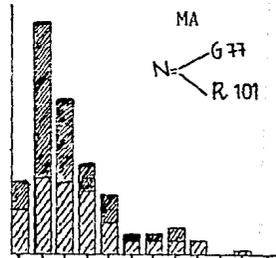
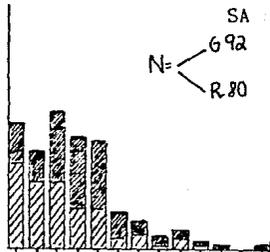
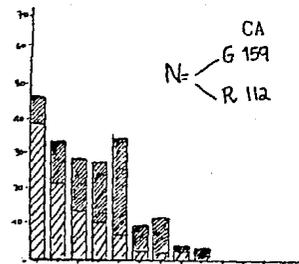


Fig. # III.1 Estructura de tamaños para la población total.
 Las categorías de tamaño se construyeron con base en las medidas de longitud inicial del tallo.



LT (cm)

LT (cm)

LT (cm)

Fig. III.2 Histogramas de frecuencia de la longitud inicial del tallo de (■) Ramets rotos y (▨) Ramets no rotos, de *Abelanda aurantiaca* en Los Tuxtlas. Se observa la estructura de tamaños de las nueve poblaciones estudiadas.

CUADRO III.2

Análisis de contingencia para el número de individuos en cada categoría de los nueve sitios de observación permanente. La tabla muestra los valores observados. En la tabla se presenta entre paréntesis el valor del residuo ajustado, para aquellos sitios y categorías que presentaron un valor de G significativo en los subtotales (también entre paréntesis). A = población total, B = ramet no roto y C = ramet roto

(A)

Categ	CA	CM	CB	SA	SM	SB	MA	MM	MB	TOTAL
1	97	47 (3.61)	44 (2.91)	36 (-2.72)	12	18	36 (-3.0)	6 (-2.36)	1 (-2.52)	299 (44.44)***
2	64	21	24	42	18	12	64	20	6	272 (14.17)N.S.
3	42	21	28	36	10	8	41	13	4	204 (8.25)N.S.
4	37	13	7 (-2.12)	30	18 (3.61)	7	16 (-2.03)	4	6 (2.0)	139 (20.58)**
5	31	3 (-2.50)	3	28 (3.21)	4	3	21	1	4	98 (31.99)***
	271 (8.46) NS	105 (16.28) **	111 (19.36) **	172 (13.25) **	62 (11.86) **	48 (4.84) NS	178 (15.62) **	44 (17.53) **	21 (9.67) **	1012 (110.37) ***

(B)

Categ	CA	CM	CB	SA	SM	SB	MA	MM	MB	TOTAL
1	85	43	35	26 (-3.10)	10	16	18 (-3.72)	20	0 (-2.91)	253 (31.87)***
2	33	14	13	27	5	9	19	7	3	130 (4.71)N.S.
3	20	14	12	14	4	5	20	7	2	98 (5.91)N.S.
4	10	9	4	14	9	4	7	1	4 (2.82)	62 (20.45)**
5	11	3	2	11	3	0	13 (3.18)	1	2	46 (20.94)**
	159 (8.98) NS	83 (4.88) NS	66 (5.72) NS	92 (10.81) *	31 (8.65) NS	34 (5.85) NS	77 (18.14) **	36 (5.97) NS	11 (14.94) **	589 (83.91) ***

(C)

Categ	CA	CM	CB	SA	SM	SB	MA	MM	MB	TOTAL
1	12	4	11	10	2	2	18	4	1	64 (10.78)N.S.
2	31	7	12	15	13	3	45	13	3	142 (14.11)N.S.
3	22	7	7	22	6	3	21	6	2	96 (2.57)N.S.
4	27	4	4	16	9	3	9	3	2	77 (11.48)N.S.
5	20	0	1	17 (2.63)	1	3	8	0	4	54 (27.43)**
	112 (7.23) NS	22 (6.47) NS	35 (9.74) *	80 (11.23) *	31 (7.57) NS	14 (-1.77) NS	101 (11.92) *	26 (9.17) NS	12 (4.84) N.S.	433 (66.38) ***

Para el caso de los ramets no rotos las diferencias en la estructura poblacional de los distintos parches de regeneración son significativas ($G = 83.91$, $p < 0.01$, g.l.=38). Del análisis de residuos estandarizados, se observó que los sitios sucesional alta, maduro alta y maduro baja presentan una subabundancia de individuos de la primera categoría. Los sitios maduro alta y baja presentan un número de individuos mayor que el esperado en las dos últimas categorías (Cuadr III.2b). De igual manera, los ramets rotos presentan diferencias significativas ($G = 66.38$, $p < 0.05$, g.l.=38), en este caso sólo el sitio sucesional alta presenta una sobreabundancia de individuos de la última categoría de tamaño (Cuadro III.2c).

III.4. Discusión.

III.4.1. Patrones de distribución horizontal.

De los resultados obtenidos al analizar los patrones de distribución de los individuos de Aphelandra aurantiaca en los diferentes parches de regeneración, no se observó ninguna tendencia clara con relación a la edad sucesional o la densidad de los mismos (cf. Cuadro III.1). Dado que los patrones de distribución horizontal de los individuos dependen de una gran cantidad de variables, es necesario analizarlos a un nivel más detallado para definir sus posibles causas. Son necesarios estudios sobre la dispersión de semillas tanto primaria como secundaria, así como detectar posibles factores denso-dependientes sobre todo en el estadio de plántulas donde el grado de agregación de los individuos es más marcado (se han detectado en el campo manchones densos de aproximadamente 0.2 ind/cm^2).

III.4.2. Estructura de la población.

Existe una tendencia generalizada para herbáceas de sotobosque en la que la forma de la estructura poblacional cambia de una J invertida en los sitios abiertos, a una forma más senil (en la que predominan individuos de mayor tamaño) a medida que avanza la sucesión. Lo anterior es semejante a lo que ocurre con poblaciones de árboles (Hubbell y Foster, 1987). Desgraciadamente existen pocos datos para poblaciones de la misma especie (ver p. ej. Barkham, 1980 a,b) y la mayoría se refieren a diferentes especies, algunas veces emparentadas (Kawano et al., 1986).

Para las poblaciones de Aphelandra aurantiaca la estructura de tamaños en la población cambia dependiendo del tipo de parche de regeneración. Los claros presentan un mayor número de individuos en las primeras categorías, a diferencia de los sitios maduros en los que son las últimas categorías las que presentan un número mayor. Este patrón es más evidente al analizar en conjunto los dos tipos de ramet así como al analizar los ramets no rotos. Sin embargo al analizar los ramets rotos, el patrón no es claro. La diferencia en los valores totales de G obtenidos al llevar a cabo el análisis de contingencia, apoyan lo antes mencionado pues el valor más alto ($G = 119.43$) se obtiene al

analizar a las poblaciones en conjunto y el más bajo ($G = 66.38$) al analizar únicamente los ramets rotos (cf. Cuadro III.2).

Esta tendencia podría deberse a que existe una mayor producción de semillas (ver Capítulo VII) en los claros así como un mayor reclutamiento de plántulas en los mismos. Aun no es claro a qué se debe este reclutamiento diferencial entre los sitios, pues experimentos de germinación demuestran que las semillas germinan de igual manera en claros y sitios cerrados (ver Capítulo VIII). Es necesario intensificar los censos en las primeras etapas de vida de las plántulas para describir de manera detallada su dinámica.

2

Al analizar el comportamiento de la densidad (ind/m²) en función de la edad sucesional no se observa ninguna tendencia. Lo anterior indica que aunque el número de individuos por metro cuadrado no está correlacionado con cambios en la edad sucesional, la estructura poblacional en cada uno de los parches es diferente.

III.5. Conclusiones.

El patrón de distribución de Aphelandra aurantiaca es en general agregado, aunque en algunos sitios presentaron una distribución aleatoria. No se observó ninguna tendencia ni en la abundancia ni en el patrón de distribución de Aphelandra aurantiaca con respecto al tipo de parche de regeneración.

La estructura de tamaños de las diferentes poblaciones de Aphelandra aurantiaca varió dependiendo de la edad sucesional del sitio. En los claros se presentó una sobreabundancia de individuos de la primera categoría, mientras que los sitios maduros presentaron una sobreabundancia de individuos mayores y un menor número al esperado por azar en las primeras categorías. Lo anterior tiene implicaciones tanto a nivel demográfico como genético.

CAPITULO IV
PATRONES DE SOBREVIVENCIA EN
Aphelandra aurantiaca

IV.1. Introduccion.

La sobrevivencia es uno de los componentes demográficos necesarios de conocer para entender la dinámica de una población. Los patrones de sobrevivencia, definen junto con los de fecundidad, el crecimiento de una población. La mortalidad es un proceso que depende de una serie de variables ambientales (p.ej. calidad del sitio, interacciones bióticas) y factores intrínsecos al individuo (p.ej. constitución genética) por lo que descubrir su o sus causas no resulta trivial. Para plantas herbáceas perennes son poco conocidos los patrones de mortalidad y los factores que los determinan (Harper 1977). Tal situación es aun más precaria para las especies herbáceas perennes de áreas tropicales (Horvitz y Schemske, 1986).

La muerte individual es un proceso que opera diferencialmente entre los estadios del ciclo de vida de los organismos. Un factor de mortalidad en un estadio puede no serlo en otro (Harper, 1977). El impacto de la mortalidad sobre la dinámica de la población depende en gran medida, de la fase del ciclo de vida en la que se da. Por ejemplo, desde el punto de vista demográfico, la muerte de un óvulo acarrea diferentes consecuencias que la muerte de un individuo en plenitud reproductiva.

A partir de varios trabajos demográficos con especies herbáceas, (la gran mayoría de zonas templadas) emergen varios patrones de sobrevivencia:

- a) Las tasas de mortalidad son constantes a lo largo del ciclo de vida. En general presentan una curva de sobrevivencia del tipo II en la clasificación de Deevey (1947). Tal patrón se da principalmente en plantas con crecimiento clonal (p.ej. en Ranunculus repens (Sarukhán y Harper, 1973)).
- b) La probabilidad de muerte es mayor en el estadio de plántula y decrece con el tamaño (edad). Este patrón está descrito por una curva de sobrevivencia del tipo III de Deevey (1947) y aparece principalmente en herbáceas con propagación sexual (p.ej. Ranunculus acris (Sarukhán y Harper, 1973)).
- c) La época de mayor riesgo de muerte coincide con el periodo de crecimiento más activo (Harper, 1977).
- d) Las plántulas tienen una alta probabilidad de muerte en comparación con ramets del mismo tamaño (Harper, 1977; Cook, 1986; Hutchings, 1986).

Sin embargo, dichas tendencias distan mucho de ser generalizaciones. Los estudios realizados no cubren la gran diversidad de formas y ciclos de vida que incluye el grupo de las herbáceas. Existe también una falta de claridad al hablar de genets o ramets. Son contados los estudios demográficos de largo plazo para herbáceas perennes (Solbrig et al., 1980; Barkham, 1980 a,b) y prácticamente no existe uno de este tipo para especies tropicales (ver Horvitz y Shemske 1986). Es a partir de estudios más profundos del grupo que podremos encontrar patrones generalizables.

Los estudios de herbáceas perennes que se distribuyen en gradientes sucesionales han mostrado que la probabilidad de muerte en individuos de igual tamaño, aumenta a medida que avanza la sucesión (Barkham, 1980a; Horvitz y Schemske, 1986).

Otra característica importante, íntimamente relacionada con la sobrevivencia, es la longevidad. En la medida en que un individuo está expuesto al ambiente por lapsos mayores, mayor será la probabilidad de reproducirse en condiciones favorables, mayor el número de eventos reproductivos, mayor el tiempo disponible para acoplarse a ambientes cambiantes y mayor el tiempo de ocupación de un espacio. Sin embargo, la longevidad tiene en contra presiones impuestas por un aumento en los riesgos de muerte a causa del ataque de enemigos naturales (herbívoros, patógenos y depredadores). La longevidad en herbáceas perennes es muy variable y va desde los 4 hasta los 180 años (Harper 1977).

IV.1.1. Objetivos

Dada la distribución de Aphelandra aurantiaca en los diferentes parches, es posible que los patrones de sobrevivencia se vean afectados por la variabilidad ambiental existente, así como por la estructura misma de la población. Con base en lo anterior, el presente capítulo pretende responder las siguientes preguntas: existen diferentes riesgos de muerte en individuos de distinto tamaño, existen diferencias en los patrones de sobrevivencia de ramets no rotos y ramets rotos? cual es el efecto de la dinámica de regeneración en los patrones de sobrevivencia? cuáles son las posibles causas de mortalidad?

IV.2. Material y Método.

Los datos utilizados para describir los patrones de sobrevivencia en los diferentes parches se obtuvieron a partir del registro mensual de los individuos marcados. En estos se anotaba el número del individuo muerto y la posible causa de muerte.

Los datos de individuos muertos en los diferentes estadios, y parches sucesionales se utilizaron para describir la variación temporal en la mortalidad por medio de curvas de sobrevivencia.

La variación espacial se evaluó calculando la tasa anual de mortalidad "qx" para individuos de diferente tamaño en los nueve sitios permanentes (qx = no. de ind. muertos en la categoría x / no. total de individuos, en la categoría x). Con la finalidad de explorar cuales son las posibles causas de muerte en los individuos de diferente tamaño y en condiciones ambientales distintas, se utilizaron pruebas de U de Mann-Whitney (Daniel, 1978) entre individuos muertos y vivos para varias características (tamaño inicial, área foliar inicial, diámetro y daño por herbivoría).

IV.3. Resultados.

IV.3.1. Patrones de mortalidad a nivel de toda la población.

La población de Aphelandra aurantiaca en los Tuxtlas, presentó una curva de sobrevivencia tipo III (en la clasificación de Deevey, 1947). Es decir, una alta mortalidad en los primeros estadios de vida. La curva de sobrevivencia para las plántulas de la cohorte 1986-87 (Fig. IV.1) se ajustó a un modelo exponencial negativo ($r = -0.9212$ $p < 0.001$). La mortalidad fue notablemente mayor durante los primeros tres meses de vida (Fig. IV.1). Las curvas de sobrevivencia de individuos juveniles y adultos, tanto de ramets no rotos como de ramets rotos, se ajustaron también a un modelo exponencial negativo (ramets no rotos: $r = -0.9833$; ramets rotos: $r = -0.9689$, $p < 0.01$ ambas). La tasa de mortalidad por mes obtenida de las pendientes de los modelos ajustados para la población de ramets no rotos ($m = -0.0059 \pm 0.0002$) no difirió de aquella observada en la población de ramet roto ($m = -0.0053 \pm 0.0003$ prueba de t, $t = 3.22$ $p < 0.05$).

El Cuadro IV.1. presenta los parámetros de las curvas de sobrevivencia ajustadas a un modelo lineal para los nueve sitios de observación permanente. En general se observó que para los genets y las plántulas la pendiente fue mayor en los claros, mientras que para ramets, la pendiente fue menor en los claros. Al parecer también existe una relación con la densidad. Sin embargo es necesario un análisis estadístico detallado para llegar a alguna conclusión.

Al analizar la variación en la tasa anual de mortalidad (qx) con respecto al tamaño de los individuos para el conjunto de poblaciones, se observó que las plántulas y los individuos más pequeños (entre 2.5 y 13 cm) presentan valores altos, mientras que en los individuos de categorías superiores, la tasa anual de mortalidad permanece más o menos constante alrededor de un valor de 10% (Fig. IV.2).

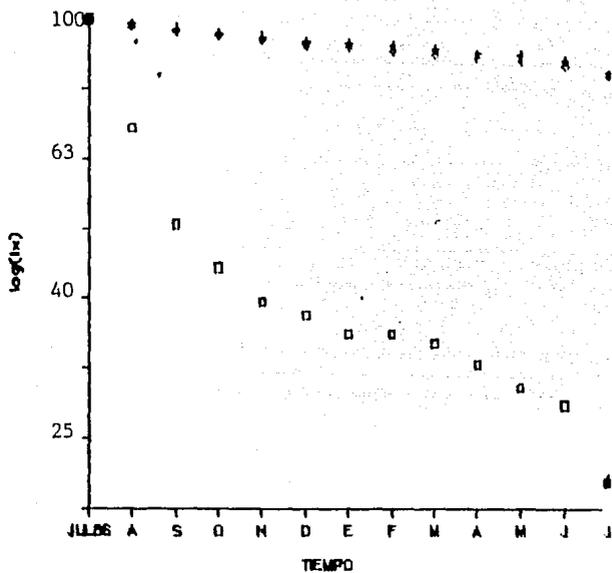


Fig. IV.1 Curva de sobrevivencia (Deevey, 1947) para plántulas (□) de la cohorte 1986-1987. Curva de sobrevivencia para ramets no rotos (◇) y ramets rotos (+) en la población de *Aphelandra aurantiaca*.

CUADRO IV.1

Parámetros de las curvas de sobrevivencia para ramets no rotos (A) ramets rotos (B) y plántulas (C). m = pendiente, b = ordenada al origen, r = coeficiente de correlación y n = número de observaciones. Se presentan los errores estándar asociados a los parámetros. ** = $p < 0.01$. Solo se presentan los sitios con más de 50 individuos

A

Sitio	m	b	r	n
CA	-0.0063 ± 0.0004	1.993 ± 0.006	0.9743 (**)	13
CM	-0.0163 ± 0.0010	2.001 ± 0.014	0.9787 (**)	13
CB	-0.0089 ± 0.0031	2.024 ± 0.042	0.6524 (**)	13
SA	-0.0021 ± 0.0004	1.993 ± 0.005	0.8694 (**)	13
SM	-0.0065 ± 0.0012	2.018 ± 0.016	0.8571 (**)	13
SB	-0.0082 ± 0.0010	1.983 ± 0.014	0.9249 (**)	13
MA	-0.0070 ± 0.0006	1.992 ± 0.0083	0.9604 (**)	13
TOTAL	-0.0059 ± 0.0002	1.995 ± 0.0031	0.983 (**)	13

B

Sitio	m	b	r	n
CA	-0.0053 ± 0.0004	1.991 ± 0.005	0.9825 (**)	13
CM	-0.0063 ± 0.0011	2.013 ± 0.0153	0.7692 (**)	13
CB	-0.0045 ± 0.0005	1.992 ± 0.0063	0.9478 (**)	13
SA	-0.0039 ± 0.0006	1.997 ± 0.0095	0.8823 (**)	13
SM	-0.0100 ± 0.0007	1.989 ± 0.0086	0.9740 (**)	13
MA	-0.0073 ± 0.0005	2.001 ± 0.0061	0.9797 (**)	13
TOTAL	-0.0053 ± 0.0003	1.998 ± 0.0040	0.9843 (**)	13

C

Sitio	m	b	r	n
CA	-0.04557 ± 0.0079	1.7428 ± 0.106	0.8677 (**)	13
CM	-0.04303 ± 0.0045	1.8814 ± 0.060	0.9452 (**)	13
CB	-0.03035 ± 0.0046	1.8811 ± 0.062	0.8930 (**)	13
SA	-0.03688 ± 0.0042	1.9616 ± 0.056	0.9367 (**)	13
TOTAL	-0.0410 ± 0.0052	1.9430 ± 0.070	0.9212 (**)	13

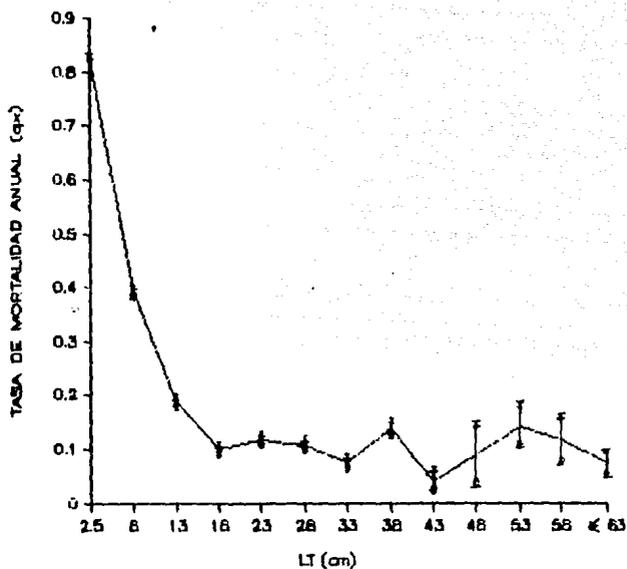


Fig. # IV.2 Tasa de mortalidad anual (q_x) para la población total en función de la longitud total inicial de los individuos. Las líneas representan dos veces el error estándar.

IV.3.2. Patrones de mortalidad en el mosaico de regeneración.

Al analizar el comportamiento de la tasa anual de mortalidad en los diferentes sitios, se observó un patrón semejante al obtenido para las poblaciones en conjunto. Las plántulas e individuos en categorías inferiores de tamaño, mostraron consistentemente una tasa de mortalidad mayor. La mayor mortalidad se concentró en los claros, donde también existieron más plántulas. En el otro extremo, los sitios maduros de media y baja densidad mostraron las mínimas tasas de mortalidad en todos los estadios de vida (Cuadro IV.2). El análisis de contingencia para el número de individuos muertos en las diferentes categorías de tamaño para los nueve sitios mostró que existen diferencias significativas (X^2 total = 61.80). Del análisis de residuos estandarizados (Haberman, 1976 en Greig-Smith 1983) se observó que los sitios sucesional media, maduro alta y maduro baja presentan un número menor al esperado de individuos muertos en la primera categoría. Así como una sobreabundancia de individuos muertos en la segunda categoría para los sitios maduros y en la cuarta para el sitio sucesional (Cuadro IV.3.)

IV.3.3. Patrones de mortalidad en el tiempo.

Las Figuras IV.3 y IV.4 muestran cómo varía la tasa de mortalidad mensual a lo largo del año de observación para la población total de plántulas, ramets no rotos y ramets rotos. Para el caso de la población de plántulas, la mortalidad siguió el patrón temporal de reclutamiento de las mismas ($r = 0.6925$ $p < 0.01$; $g.l. = 12$) (Fig. IV.3). Este patrón de mortalidad refleja que las plántulas recién nacidas tienen un alto riesgo de muerte.

Por otro lado, en las poblaciones de ramets no rotos y ramets rotos las tasas de mortalidad más altas en los meses de junio y julio, parecen coincidir con la época de producción foliar intensa y posiblemente de mayor crecimiento individual (Fig. IV.4). Sin embargo la relación no mostró ser significativa ($r = 0.491$; $g.l. = 12$).

IV.4. Causas de mortalidad

IV.4.1. Vigor individual.

Para la población total, el tamaño individual, medido como longitud, diámetro del tallo, número de hojas iniciales o el número de cicatrices foliares en el tallo, tuvo una relación significativa con la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas en los claros. Las plántulas sobrevivientes tuvieron un tamaño inicial significativamente mayor que las plántulas que murieron (Cuadro IV.4).

Para los individuos de diferentes categorías de tamaño sin incluir a las plántulas, se observó también que el tamaño inicial individual fue significativamente mayor en individuos vivos que en individuos muertos (Cuadro IV.5). Los individuos muertos y vivos de las dos últimas categorías de tamaño no presentaron diferencias significativas (Cuadro IV.5).

CUADRO IV.2

Tasa anual de mortalidad para las diferentes categorías de tamaño (cm) en las nueve condiciones de regeneración. Se presenta la media con su intervalo de confianza y entre paréntesis el número de individuos. Asimismo, se presentan la media y el coeficiente de variación para cada categoría de tamaño en las tres condiciones de regeneración.

(cm)	CA	CM	CB	Promedio	CV
2.5	0.875 + 0.014 (56)	0.909 + 0.021 (33)	0.808 + 0.037 (26)	0.864	0.048
8	0.634 + 0.027 (41)	0.200 + 0.115 (15)	0.200 + 0.050 (20)	0.344	0.593
13	0.194 + 0.030 (31)	0.308 + 0.129 (13)	0.059 + 0.035 (17)	0.187	0.544
>13	0.105 + 0.005 (143)	0.159 + 0.020 (44)	0.053 + 0.014 (38)	0.105	0.409
	SA	SM	SB	Promedio	CV
2.5	0.667 + 0.082 (15)	0.500 + 0.319 (6)	0.500 + 0.319 (6)	0.555	0.141
8	0.285 + 0.053 (21)	0.500 + 0.39 (6)	0.250 + 0.099 (12)	0.345	0.320
13	0.157 + 0.048 (19)	0.333 + 0.157 (9)	0.200 + 0.114 (10)	0.230	0.325
>13	0.090 + 0.003 (172)	0.243 + 0.024 (41)	0.050 + 0.027 (20)	0.027	0.651
	MA	MM	MB	Promedio	CV
2.5	-----	-----	-----	-----	-----
8	0.515 + 0.036 (33)	0 (6)	----- (1) (0)	0.171	1.414
13	0.235 + 0.029 (34)	0 (12)	----- (2)	0.078	1.414
>13	0.219 + 0.005 (178)	0.083 + 0.028 (24)	----- (20)	0.100	0.896

CUADRO IV.3

Análisis de contingencia del número de individuos muertos en las diferentes categorías de tamaño para los nueve sitios de observación permanente.

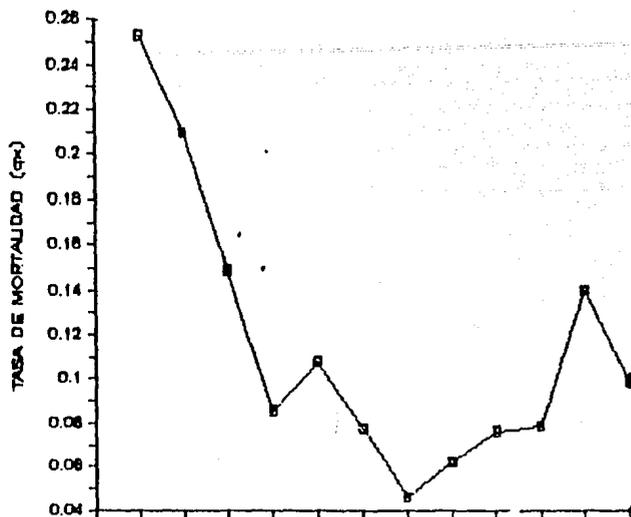
La tabla muestra los valores observados. En los totales entre parentesis se señala el valor de X². Asimismo, se presentan los valores del residuo ajustado (entre parentesis) para aquellos sitios y categorías cuyo valor de X² fue significativo.

Valores mayores de 1.976 para el residuo ajustado son significativos

* = $p < 0.1$, ** = $p < 0.05$ y *** = $p < 0.01$

CAT	CA	CM	CB	SITIO (TOTAL)			OBSERVADOS			TOTAL
				SA	SM	SB	MA	MM	MB	
1	75	33	23	16	7	6	22	0	0	182 (8.5)NS
2	7	5	1	0 (-1.99)	2 (-0.10)	3	13 (4.03)	2 (3.75)	0	33 (26.68)**
3	4	4	3	3	3	0	5	0	0	22 (6.01)NS
4	5	2	0	3 (1.43)	4 (3.28)	0	1 (-0.98)	0 (-0.35)	0	15 (14.37)*
5	5	1	1	3	1	0	0	0	0	11 (6.63)NS
TOT	96 (5.52) NS	45 (0.24) NS	28 (4.28) NS	25 (9.02) *	17 (13.28) *	9 (4.75) NS	41 (16.63) *	2 (13.94) *	0 (0.0) NS	263 (68.16)***

A



B

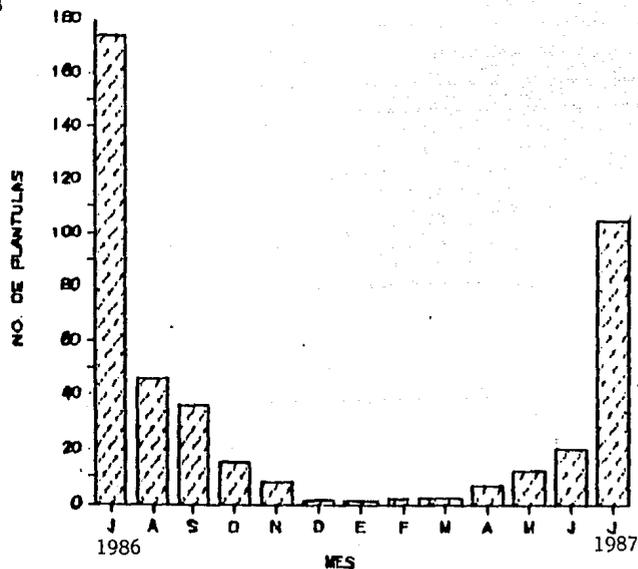
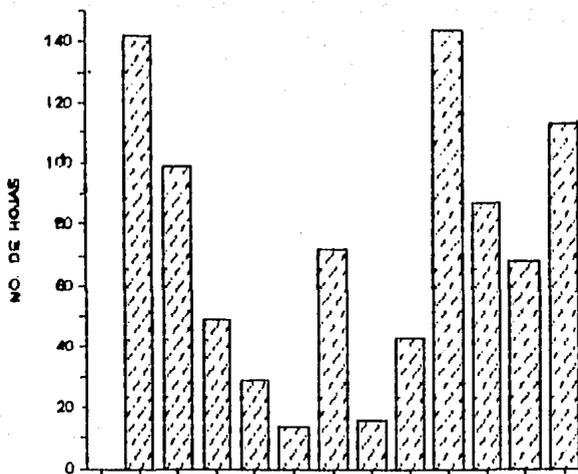


Fig. # IV.3 Tasa anual de mortalidad para plántulas (A) y el reclutamiento de las mismas (B) en función del tiempo, para Aphelandra aurantiaca en Los Tuxtlas, Veracruz.

A



B

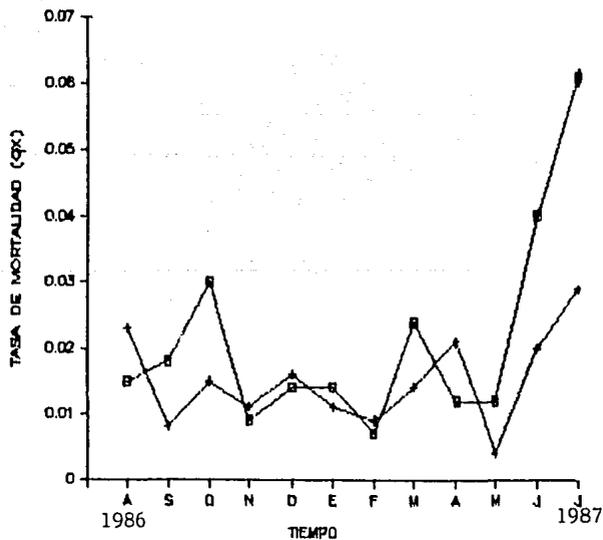


Fig. IV.4 Producción de hojas (A) y tasa anual de mortalidad (B) para ramet roto (□) y ramet no roto (+) en Aphelandra aurantiaca para la población total.

CUADRO IV.4

Análisis de las posibles causas de mortalidad para el total de la población de plántulas

\bar{X} = Promedio y N = no. de individuos.

** = $p < 0.01$ y * = $p < 0.05$.

		Longitud inicial	Area foliar inicial	Nivel de herbivoría
MUERTAS	\bar{X}	3.914	3.952	0.240
	N	130	130	130
VIVAS	\bar{X}	7.184	26.820	0.631
	N	38	38	38
Z		-5.092	-7.37	-4.55
Significancia		***	**	**

CUADRO IV.5

Posibles causas de mortalidad par individuos juveniles y adultos de diferentes tamaños. Se presentan los datos para la población en conjunto.

Categoría (cm)		Longitud inicial	Diámetro	Nivel de herbivoría	Area foliar inicial
I					
MUERTOS	X	6.943	2.47	0.955	36.227
	N	53	53	53	53
VIVOS	X	7.935	2.86	0.769	51.617
	N	85	85	85	85
F		7.667	3.681	2.246	2.34
Significancia		0.0064	0.0571	0.136	0.129
II					
MUERTOS	X	14.29	3.089	1.417	45.712
	N	39	39	39	39
VIVOS	X	15.34	3.761	1.0331	171.55
	N	228	228	228	228
F		4.5	13.27	0.958	23.53
Significancia		0.035	0.0003	0.339	0.00001
III					
MUERTOS	X	25.19	4.476	1.124	223.445
	N	21	21	21	21
VIVOS	X	25.462	4.708	1.084	324.85
	N	171	171	171	171
F		0.161	0.821	0.115	4.245
Significancia		0.693	0.376	738	0.041
IV					
MUERTOS	X	36.55	5.44	1.2421	418.57
	N	15	15	15	15
VIVOS	X	35.4	5.433	1.049	1.049
	N	122	122	122	122
F		2.656	1.846	0.0014	0.0371
Significancia		0.1056	0.176	0.975	
V					
MUERTOS	X	55	6	0.897	527.575
	N	9	9	9	9
VIVOS	X	55.89	5.99	1.055	559.218
	N	93	93	93	93
F		0.048	0.0005	0.609	0.835
Significancia		0.828	0.983	0.445	0.776

IV.4.2. Herbivoría.

Para las plántulas y los individuos adultos en las diferentes categorías de tamaño (Cuadro IV.4 y IV.5), el área foliar removida por herbívoros no pareció ser una posible causa de muerte. Es posible que las medidas de herbivoría no hayan sido lo suficientemente detalladas para notar su efecto en los patrones de mortalidad.

IV.5. Longevidad.

Con el propósito de obtener un estimación de la edad máxima alcanzada por Aphelandra aurantiaca se analizaron los individuos con el mayor número de cicatrices foliares (incluidas las hojas aún en pie) encontrados en un claro, un sitio sucesional y un sitio maduro. Suponiendo que la tasa de producción de hojas se mantuvo constante a lo largo de la vida de un individuo, se estimó la edad de los mismos dividiendo el número total de cicatrices entre la tasa anual en promedio de la producción foliar (ver Capítulo V) para cada sitio. Suponiendo que la tasa promedio anual de producción de hojas es igual a la tasa anual promedio de producción de cicatrices, obtenida para cada sitio. La edad máxima calculada varió entre 13 y 18 años (Cuadro IV.6).

IV.6. Discusión.

Se han encontrado una gran cantidad de especies tanto anuales como herbáceas perennes con curvas de sobrevivencia del tipo III de Deevey (1947) (Harper, 1977; Silvertown, 1982). Una curva de este tipo implica que la mortalidad es mayor en las primeras edades y disminuye a un valor constante e independiente del tamaño a medida que crecen los individuos. Al hacer un análisis de este tipo de curvas es necesario aclarar qué estadios se incluyen. Para el caso de herbáceas perennes es un hecho generalizado que las curvas de sobrevivencia para plántulas y ramets no rotos o ramets rotos son del tipo II, sin embargo al unir ambas curvas, se obtiene una curva tipo III ya que la pendiente de la primera es mayor que la de estadios posteriores. Este hecho se acentúa aun más si se incluyen los datos de óvulos y semillas (Hickman 1979)

Los claros representan sitios donde el riesgo de muerte es mayor, sobre todo para el estadio de plántula en Aphelandra aurantiaca. Algo similar sucede con la palma Astrocaryum mexicanum en los Tuxtlas (Martínez-Ramos et al., 1988b).

El estadio de plántula resulta ser el de mayor riesgo de muerte en muchas especies, independientemente de su forma de vida. Sin embargo, el hecho de que en Aphelandra aurantiaca la mayor mortalidad tienda a ocurrir en los claros contrasta con datos de otras especies en las que la mortalidad es mayor en sitios cerrados (Barkham, 1980a; Augspurger, 1984 a y b; Illescas, 1988).

CUADRO IV.6

Longevidad en Apheleandra aurantiaca.
 Estimada a partir del número máximo de cicatrices
 foliares y las tasa promedio de producción de
 hojas en las tres condiciones de regeneración.

Sitio	Cic. fol. max.	No. hojas/año	Edad
CA	38	2.83	13.43
SA	46	2.64	17.42
MA	62	3.36	18.45

Para herbáceas tropicales solo existen los datos de Calathea ovandensis (Horvitz y Schemske 1986) en la que las plántulas tienen una mortalidad anual del 68.68%, los juveniles del 18.4%, los reproductivos pequeños del 21.2% y los reproductivos grandes del 0.01%. Estos valores de mortalidad son menores que los que operan en Aphelandra (77.51%, 27.0%, 15.04%, 10%, respectivamente). Las diferencias en las categorías mayores pueden deberse al hecho de que Calathea pierde todas sus estructuras vegetativas en la época de secas (Marzo a Mayo) y permanece latente debajo del suelo, lo que hace que sus estructuras vegetativas no estén expuestas a factores de mortalidad la misma cantidad de tiempo que Aphelandra.

De los resultados de variación en el tiempo, resulta interesante el hecho de que coincida la etapa de mayor mortalidad de ramets no rotos y ramets rotos con la de mayor producción foliar, y posiblemente la de mayor crecimiento vegetativo. Este patrón se ha encontrado en otras especies herbáceas de áreas templadas (Harper, 1977; Sarukhán y Harper, 1973). Se ha argumentado que los periodos de máximo crecimiento (más acentuado en áreas templadas que en regiones tropicales), conllevan un riesgo de muerte mayor debido a que se intensifican los efectos de la competencia por recursos limitados (Sarukhán y Harper, 1973). Es difícil sostener este argumento para el caso de Aphelandra ya que el patrón existió tanto en claros, donde aparentemente existe una sobreabundancia de recursos (al menos lumínicos), como en sitios cerrados del bosque. Otra hipótesis posible se relaciona con el programa de asignación de energía y crecimiento. Aphelandra tiene un programa de crecimiento y reproducción que depende de meristemos apicales para su realización (ver Capítulos V y VII) y están tan estrechamente relacionados que al ocurrir la reproducción cesa el crecimiento. El cambio entre una y otra actividad debe significar nuevos arreglos en la asignación de energía a las diferentes partes de la planta. Probablemente las plantas que no pueden reajustar su balance metabólico después de un evento reproductivo estén expuestas en mayor grado a factores ambientales de mortalidad. Son necesarios estudios detallados en esta parte de la biología de la especie.

La alta mortalidad de plántulas coincide con el periodo de mayor reclutamiento (aunque la respuesta muestra un retraso en el tiempo), lo anterior podría explicarse por la acción inmediata de la selección natural ante las nuevas combinaciones genéticas, al germinar individuos en sitios no seguros en los que las condiciones físicas y bióticas no son favorables. Sin embargo es necesario hacer trabajos experimentales y registros por periodos más largos. Asimismo, es posible que la dinámica de mortalidad en plántulas sea muy rápida (sobre todo en sitios maduros) y con censos mensuales no sea posible registrarla.

Son diversas las causas que se le han atribuido a la mortalidad en los diferentes estadios de vida de las plantas. Para especies tropicales tenemos entre las más comunes: caída de árboles y ramas (Alvarez-Buylla, 1986; De Steven, 1986; Mendoza

et al., 1987; Oyama, 1987; Nunez-Farfán y Dirzo, 1988), densidad intraespecífica, distancia al progenitor, depredación, herbivoría y patógenos (Janzen, 1971; Augspurger, 1983; 1984a y b; Coley, 1987; Nunez-Farfán y Dirzo, 1988), diferencias en recursos maternos, tiempo de germinación (Alvarez-Buylla 1986), deficiencias hídricas (Chazdon, 1986; Fetcher et al. 1987) y el efecto sinérgico de varias de éstas (Dirzo 1984). Asimismo, éstas causas se expresan de manera e intensidad diferente en los diferentes estadios del mosaico de regeneración de una selva (Martínez-Ramos et. al., en prensa).

Para el caso de los adultos, es interesante que la herbivoría en ningún ambiente parece jugar un papel importante en la mortalidad de los adultos. Dicho resultado podría indicar la existencia de un mecanismo de defensa eficiente (ver Capítulo II). Es posible que la forma de medir la herbivoría no halla sido la adecuada para detectarlo.

La caída de árboles y ramas es probablemente una causa importante de mortalidad en esta especie, y posiblemente la flexibilidad del tallo y la capacidad de reiteración hayan evolucionado como respuesta a esta presión selectiva, sobre todo si pensamos que es una especie que todo su ciclo de vida lo lleva a cabo en el sotobosque donde esta presión es continua.

La longevidad de los ramets de Aphelandra aurantiaca parece ser corta en comparación con la de otras especies (Harper, 1977). Este punto sería un argumento para pensar que es difícil que la dinámica de regeneración de la comunidad juegue un papel importante en dirigir la historia de vida de la especie, pues resulta difícil que un mismo genotipo experimente más de una apertura en su vida, siendo por tanto un fenómeno poco predecible. Sin embargo, no hay que perder de vista la posibilidad de tener un genotipo "inmortal" por la producción de un ramet roto. La probabilidad media anual de que un individuo (mayor de 10 cm de longitud del tallo) produzca un ramet roto es de 0.195 (Capítulo VII y VIII). Esto significa que en el lapso de su vida, (13 a 18 años) un ramet producirá entre 2 y 3 ramets rotos. El período medio de tiempo que pasa entre la formación de dos claros en un mismo punto de la selva en Los Tuxtlas se ha calculado en 48 años (Martínez-Ramos et. al., 1988a). Considerando una tasa de muerte anual del 10 % y suponiendo que los ramets rotos se producen en promedio cada 5 años (1/0.195), estos datos sugieren que el genotipo estará expuesto a más de un claro en su vida ya que al menos un ramet hijo sobrevivirá hasta la producción de otro. Deben pasar cerca de 10 generaciones de ramets rotos para que el mismo genotipo este presente en dos claros.

IV. 7. Conclusiones

Aphelandra aurantiaca presenta para las plántulas, una curva de sobrevivencia del tipo III en la clasificación de Deevey (1947). Los ramets rotos y no rotos presentan una curva de tipo II.

La probabilidad de muerte disminuye con el tamaño, es decir, la tasa de mortalidad anual fue mayor en individuos menores de 10 cm.

Los claros constituyen sitios donde el riesgo de muerte es mayor para los individuos, pero de manera más clara para las plántulas.

Una posible causa de mortalidad es el tamaño o vigor inicial de los individuos, pues para el caso de plántulas e individuos menores de 30 cm, la probabilidad de muerte fue significativamente mayor en los individuos con una longitud de tallo inicial, un diámetro inicial y un área foliar inicial menores que los individuos vivos. Los individuos mayores de 30 cm no presentaron diferencias significativas.

La longevidad en Aphelandra aurantiaca es de entre 13 y 18 años. Sin embargo, dada la capacidad que presenta de producir ramets, existe la posibilidad de producir genotipos "inmortales", lo que tendría repercusiones en la posibilidad de que la dinámica de regeneración natural tenga cierta influencia en delinear la historia de vida de la especie.

CAPITULO V

PATRONES DE CRECIMIENTO INDIVIDUAL DE

Arborea* *aurantiaca

V.1. Introducción

V.1.1 Construcción modular en plantas.

Harper (1967) menciona que la plasticidad y la propagación vegetativa retrásaron por mucho tiempo los estudios demográficos en plantas. Ambas características son resultado, en parte, de la forma como están construidas las mismas, es decir, por la continua iteración de unidades básicas de construcción idénticas o módulos (White, 1984). La idea de que las plantas están compuestas por una serie de unidades repetidas es bastante antigua (White 1984), sin embargo, sus implicaciones en la biología de poblaciones no fueron consideradas sino hasta hace algunos años (Harper, 1967; Sarukhán y Harper, 1973; Harper y White, 1974; Sarukhán, 1974; Harper, 1977). Esta estructura modular es una de las características que diferencia los estudios demográficos de plantas y de animales (Harper, 1967). Las plantas, en contraste a la alta integración morfológica y funcional de los animales, están compuestas de subpoblaciones de módulos generalmente independientes, que tienen una dinámica de nacimientos y muertes semejante a la de una población de individuos. Del crecimiento e integración fisiológica de tales subpoblaciones (o metapoblaciones, White, 1984) depende el éxito reproductivo y la contribución genética del individuo como un todo.

V.1.2. Plasticidad.

La variedad de respuestas que pueden tener las plantas ante los estímulos ambientales es una característica que la diferencia de organismos unitarios (animales móviles). Tal versatilidad permite a las plantas "escapar" o tolerar ambientes desfavorables, compensando su incapacidad de movimiento. Bradshaw (1965) realizó una revisión sobre el tema en la que plantea varias preguntas que aún hoy siguen sin respuesta clara. Bradshaw definió la plasticidad como: "el grado con el que la expresión de un carácter individual del genotipo es alterado o modificado por diferentes ambientes. Por tanto un genotipo es plástico cuando su expresión genotípica es susceptible de ser alterada por influencias ambientales". Según este autor existen dos tipos de plasticidad: fisiológica y morfológica. Este concepto de plasticidad no implica forzosamente que los cambios ocurridos tengan un valor adaptativo (y por tanto sean producto de la selección natural), aunque muchos tipos de plasticidad pueden tener efectos importantes a nivel evolutivo. El trabajo de Bradshaw aporta varias conclusiones importantes:

- a) La plasticidad debe ser evaluada en estados específicos de desarrollo dentro del ciclo de vida de las plantas.
- b) La plasticidad es una propiedad específica de características individuales, con relación a influencias ambientales particulares. Dado que el fenotipo no es un agregado de

características morfológicas y fisiológicas programadas por la presencia de genes unitarios específicos, sino que surge de la interacción de un programa de desarrollo particular (genotipo) con un ambiente dado (Sultan, 1987), existen ciertas restricciones en la expresión del genotipo. Bradshaw propone que existen dos tipos extremos de características:

- (i) Continuas: con un amplio rango de modificación dependiendo de la intensidad del estímulo. (p.ej. altura, número de semillas).
- (ii) Discretas: modificaciones en uno u otro sentido, pero no intermedias. El estímulo funciona como un "switch" que estimula o inhibe la respuesta (p.ej. germinación).

Existe una jerarquía en la respuesta plástica de diferentes características, la cual aumenta la adecuación del individuo como un todo. Esto se logra con la integración de características estables o canalizadas y caracteres plásticos o variables. Este equilibrio es diferente en especies y ambientes distintos (Bradshaw, 1965; Schlichting, 1986).

- d) La plasticidad está bajo control genético, no necesariamente relacionado a la heterocigosis.
- c) La plasticidad es susceptible de ser radicalmente alterada por la selección natural.

Sultan (1987) argumenta que dada la plasticidad fenotípica de los individuos y la heterogeneidad tanto temporal como espacial del ambiente, las diferencias consistentes entre la adecuación de diferentes genotipos son minimizadas. Por lo que la plasticidad funciona como un amortiguador de la acción de la selección natural. Asimismo, si la selección direccional es muy severa y directa, la variación genética adaptativa es muy limitada, por lo que la plasticidad actúa como una fuente de variación complementaria.

Con base en lo mencionado, podemos concluir que la relación de los individuos con el ambiente comprende dos niveles:

- a) Genético, en el que las frecuencias génicas cambian con el tiempo por diversos mecanismos (deriva génica, migración, mutación y selección natural).
- b) Fenotípico, en el que debido a la interacción genotipo-ambiente ciertos fenotipos son seleccionados favorablemente. Es así que existe una continua interacción entre diversidad genética y plasticidad fenotípica (Sultan, 1987).

V.1.3. Crecimiento individual.

Los estudios del crecimiento de plantas así como los procesos y condiciones asociados a éste en herbáceas perennes tropicales son realmente escasos (ver Bazzaz y Pickett 1980) y la mayoría de estos se han llevado a cabo en comunidades templadas (Pitelka et al., 1980; Pitelka y Curtis, 1986). Los estudios en comunidades tropicales se enfocan principalmente a árboles del dosel (p.ej. Palomeque, 1987), en particular sobre sus plántulas (Bazzaz y Pickett, 1980; Augspurger, 1984), o bien en plantas del sotobosque, generalmente palmas y pequeños árboles (Sarukhan et al., 1984; Oyama, 1987; Martínez-Ramos et al., 1988b)

El crecimiento en plantas es particularmente plástico es decir, muy variable dependiendo de las condiciones ambientales (Hunt, 1984). Sin embargo, se sabe muy poco de las bases genéticas de las diferentes tasas de crecimiento. Existen evidencias de que la diferencia en la respuesta se debe a la variación fenotípica motivada principalmente por variabilidad ambiental más que a la respuesta de diferentes genotipos locales (Sarukhan et al., 1984; Zangerl y Bazzaz, 1983).

Una de las preguntas inmediatas que surgen al estudiar el crecimiento es: cuáles son los factores ambientales (tanto físicos como bióticos) que modulan el crecimiento individual y cómo operan en el espacio y en el tiempo?

Uno de los factores que más influencia tiene en la respuesta tan diversa del crecimiento vegetal es la luz, y por tanto es una de las variables mejor estudiada (Bazzaz y Pickett, 1980; Bazzaz, 1984). En comparación con los estudios sobre la luz, es poco lo que se sabe sobre el papel de otros factores como: tipo de suelo, nutrientes, temperatura, humedad e interacciones bióticas.

V.1.4. Crecimiento individual bajo ambientes sucesionales.

Existen varios trabajos que comparan el crecimiento individual de conjuntos de especies que ocupan diferentes etapas sucesionales (Bazzaz y Pickett 1980; Mulkey 1986) (Cuadro V.1). Asimismo, existen trabajos en los que la comparación se hace a nivel de individuos de una misma especie, en parches de diferente edad sucesional (Pínero y Sarukhan 1982; Pínero et al., 1984; Sarukhan et al. 1984; Horvitz y Schemske, 1986; Martínez-Ramos et al., 1988b).

CUADRO V.1. Características fisiológicas y tasas de crecimiento para distintos gremios ecológicos de selvas altas perennifolias.

	ARBOLES DEL DOSEL		SOTOBOSQUE		CITA
	PIONEROS	PRIMARIOS	PALMAS	HERBACEAS	
Tasa fotosintética máxima (mol m s)	12.6-18.9	----	4.4-5.0	1.3-1.9	1
Punto de saturación de luz (mol m s)	250-370	----	125	25-37	1
Punto de compensación de luz (mol m s)	12.0	----	6 - 12	2.6-6	1
Tasa fotosintética promedio (mol m s)	14.1	6.9	2.9		2
Tasa de respiración promedio (mgCo dm hr)	2.0	1.0	0.3		2
Densidad estomática	+++	++	+	--	2
Tasa transpiración (litros/día)	-----	1180	2.7		2
Tasa de crecimiento	+++	++	+	--	2
Fotosíntesis/Biomasa	23	14	11		2
Tasa recambio hojas	rápida	intermedia	lenta		2

1 = Mooney et. al. 1984

2 = Bazzaz y Picket 1980

Bazzaz y Carlson (1982) con base en estudios de especies de distintas etapas serales, proponen que las pioneras son especies más plásticas y con mayor flexibilidad fisiológica que las especies tardías (suponen que los factores ambientales son más fluctuantes en la fase de colonización temprana).

Las tendencias mencionadas generalmente no se cumplen, o bien no son tan claras cuando se trata de analizar el crecimiento de individuos de la misma especie en diferentes etapas sucesionales, las tendencias no son tan claras (Mulkey 1986).

Las herbáceas perennes de bosques templados, generalmente están bien acopladas al ciclo fenológico de los árboles, de manera que su metabolismo es más activo en la época de la caída de hojas en los árboles del dosel. Este fenómeno no se presenta en selvas perennifolias donde el dosel impone fuertes limitaciones luminicas, aún cuando existe un cierto grado de estacionalidad.

Algunas de las características fisiológicas y morfológicas que se proponen como "adaptativas" para tolerar las condiciones de umbria (Bazzaz y Pickett 1980; Mooney et al. 1984;) son:

- a) Tasa de respiración reducida (y por tanto un bajo punto de compensación).
- b) Mayor proporción de fotosíntesis por unidad de energía capturada y por unidad de área foliar.
- c) Mayor concentración de clorofila por unidad de peso foliar
- d) Arquitectura que minimize el sombreado de hojas
- e) Estomas permanentemente abiertos para maximizar la fotosíntesis en periodos de alta intensidad luminica (sunflecks)

V.1.5. Consecuencias poblacionales del crecimiento diferencial.

Dada su estructura modular, el crecimiento en plantas es en sí un proceso poblacional, es decir, depende del nacimiento y muerte de módulos (Harper y White 1974; Harper 1981; Watkinson y White, 1985). Por su alta variabilidad, es bien conocido el hecho que plantas de igual edad pueden presentar tamaños muy diferentes. Por otro lado, en las plantas el tamaño, y no la edad, generalmente define de mejor manera el vigor vegetativo (i.e. crecimiento) y reproductivo de los individuos. Solbrig (1981) menciona que todas las poblaciones de plantas presentan una jerarquía de tamaños entre sus individuos (coetáneos), y que cuatro son los factores responsables del lugar que estos ocupan en dicha jerarquía:

- a) Capital inicial (reservas en la semilla, peso del embrión)
- b) Tasa de crecimiento relativo en diferentes ambientes
- c) Tiempo de duración del periodo de crecimiento
- d) Restricciones impuestas por vecinos

Con base en lo anterior, generalmente individuos de la misma edad pero de diferente tamaño, presentan probabilidades de sobrevivencia y reproducción así como fecundidades distintas. Generalmente los individuos pequeños presentan una probabilidad menor de sobrevivencia y reproducción, el tiempo a la primera reproducción es mayor y la fecundidad es menor. Las diferencias

antes mencionadas tienen un impacto importante sobre sobre la adecuación de los individuos y en última instancia sobre el crecimiento de la población. Por lo tanto, los estudios poblacionales de plantas se basan en el análisis demográfico de los individuos considerando su tamaño más que su edad. Harper (1977) sugiere que es muy importante para estudios evolutivos conocer la edad de los individuos, por lo que trabajos que utilicen ambas características brindan mayor información (Sarukhán et al. 1984).

V.1.6. Objetivos.

Como ya se ha visto en los capítulos anteriores, Aphelandra aurantiaca crece en las distintas etapas del mosaico de regeneración de la comunidad. Este capítulo pretende responder las siguientes preguntas: ¿cuál es el patrón de crecimiento a lo largo de un año en los individuos de A. aurantiaca? ¿difiere este patrón para "ramets no rotos" y "ramets rotos"? ¿qué factores ambientales podrían estar involucrados en definir dicho patrón?

V.2. Materiales y Métodos.

El crecimiento de los individuos de Aphelandra aurantiaca se evaluó a través de dos fuentes. Una de ellas fue usando el incremento anual en la longitud total del tallo. La segunda fue usando la producción foliar anual y el incremento de área foliar.

V.2.1. Crecimiento del tallo.

Este crecimiento se calculó como la diferencia entre la longitud total inicial y la longitud total final del tallo en los individuos presentes en los 9 sitios permanentes de observación. Dicho análisis se hizo únicamente con individuos vivos a la fecha del último censo. Se obtuvo una tasa de incremento relativo medida como: $(\text{longitud final del tallo} - \text{longitud inicial del tallo}) / (\text{longitud inicial del tallo})$.

Para explorar el patrón de crecimiento en longitud del tallo se llevaron a cabo análisis de regresión simple (Zar, 1984) usando a la tasa de crecimiento relativo, como variable dependiente y la longitud total inicial del tallo como variable independiente. Por otro lado se realizaron análisis de varianza para conocer la variabilidad del crecimiento en individuos de diferentes tamaño y en distintos parches de regeneración.

Para explorar la relación entre la calidad y cantidad de luz y el crecimiento, se efectuó un análisis de correlación usando los datos del sitio sucesional de baja densidad. Se utilizó este sitio pues es el único para el que se tomaron medidas de luz encima de todos los individuos marcados.

Para explorar efectos combinados de variables intrínsecas y extrínsecas a los individuos sobre el crecimiento, se llevó a cabo un análisis de regresión múltiple considerando el incremento en longitud del tallo como variable dependiente y a variables tales como área foliar, fecundidad y herbivoría como variables independientes.

Por otro lado, dada la susceptibilidad de Aphelandra aurantiaca de ser golpeada por objetos caídos del dosel y perder parte de su tallo original por rompimiento, se analizó la probabilidad de decremento del tallo como función de la longitud inicial del mismo. El patrón se obtuvo para toda la población, mezclando los datos de los 9 sitios permanentes de observación, y separadamente para cada uno de los sitios.

V.2.2. Producción foliar.

Otra manera de evaluar el crecimiento se llevó a cabo mediante la producción foliar por individuo. Para estimarla se marcaron al azar el 30% de los individuos de cada sitio. Se anillo con un alambre delgado, recubierto de plástico de color, el primer par de hojas en la copa de cada individuo. Cada mes se registró la producción de hojas nuevas, marcándolas con un color diferente. De cada hoja nueva, al estar totalmente desarrollada, se obtuvo el largo y ancho de la lámina foliar. Estos datos se usaron para obtener la ganancia anual de área foliar relativa por individuo (área foliar final - área foliar inicial / área foliar inicial). Esta variable se usó para llevar a cabo los mismos análisis descritos arriba para el incremento en longitud del tallo.

V.3. Resultados

V.3.1. Crecimiento: longitud del tallo.

Las variables alométricas que presentan correlación con el crecimiento realtivo fueron: longitud inicial ($r = -0.5499$), área foliar inicial ($r = -0.2367$), porcentaje de área foliar removida ($r = -0.2010$), y cicatrices florales ($r = -0.2344$) ($p < 0.05$ con 737 grados de libertad en todos los casos).

A partir de un análisis de regresión simple para el sitio sucesional baja, único sitio en el que se tomaron medidas de luz para todo los individuos marcados, se obtuvo que no existe una correlación entre la intensidad de la luz y el crecimiento relativo individual ($r = 0.1768$ $p < 0.05$; g.l. = 39). Lo mismo se observó cuando la variable independiente fue la calidad de la luz ($r = 0.1162$, $p < 0.05$; g.l. = 39).

En general, se observó que la mayoría de los individuos crecen poco y unos cuantos tiene un crecimiento considerable (Fig. V.1). Un patrón muy similar se observó para el decremento en longitud aunque existe una mayor variabilidad.

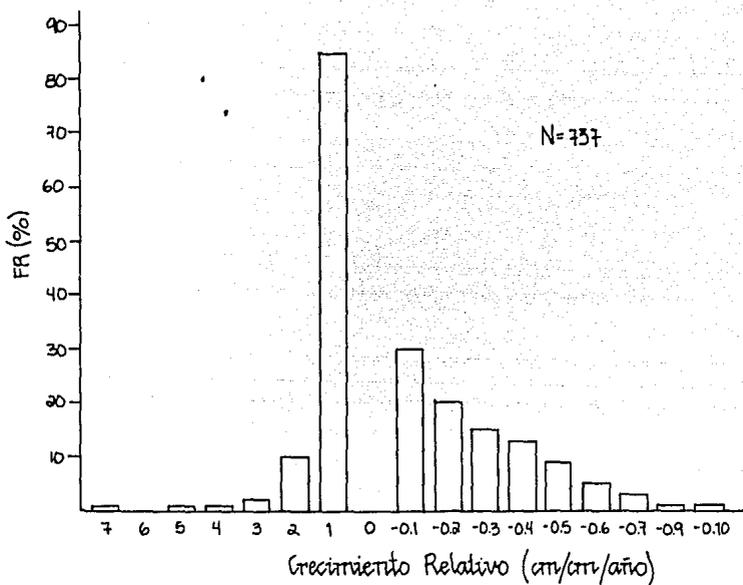


Fig. V.1 Distribución de frecuencias del crecimiento relativo para el total de la población de Aphelandra aurantiaca en Los Tuxtlas, Veracruz.

Para la población en su conjunto, el crecimiento relativo anual (CRA) en función de la longitud inicial del tallo se ajustó a un modelo potencial negativo en el que los individuos con menor tamaño crecen a tasas mayores que los individuos mayores. (Fig. V.2). De la transformación logarítmica de ambas variables se ajustó un modelo lineal que resultó significativo ($r = -0.403$ con 735 g.l.) (Fig. V.2) y para 8 de los nueve sitios (Cuadro V.2). La pendiente del modelo lineal expresa la razón con la que disminuye la tasa de crecimiento del tallo medida que éste se prolonga. De los valores de la pendiente para las diferentes rectas ajustadas en los nueve sitios, parece que son los sitios claro baja, sucesional baja y maduro baja los que presentan una pendiente mayor. Lo anterior podría indicar que la densidad tiene cierto efecto sobre la tasa de crecimiento relativo. Son necesarios análisis estadísticos detallados para poder afirmarlo.

La ordenada al origen expresa la tasa de crecimiento con la que inician su desarrollo los individuos de Aphelandra aurantiaca. Este parámetro podría ser utilizado como una medida del efecto del ambiente sobre el rendimiento de los individuos. Al igual que para el caso de la pendiente, son necesarios estudios estadísticos detallados.

/ Al analizar la variación para el crecimiento promedio en individuos de diferente tamaño en el mismo sitio, los ANDEVAS mostraron que existen diferencias significativas (con excepción del sitio sucesional baja). La tasa de crecimiento relativo es mayor en los individuos más pequeños y decrece a medida que aumenta el tamaño individual. En los individuos de mayor talla el crecimiento promedio es incluso negativo (Fig. V.3).

El ANDEVA utilizado para describir la variación del crecimiento relativo para individuos de la misma categoría de tamaño en diferentes sitios, mostró diferencias significativas para las tres primeras categorías de tamaño (Fig. V.4). Los individuos mayores de 30 cm no mostraron diferencias significativas. Las pruebas de comparación múltiple (Sokal y Rohlf, 1981) llevadas a cabo para los sitios con diferencias significativas mostraron que: para la primera categoría el sitio sucesional media presentó el valor más alto. Los sitios maduro alta, maduro media y claro media presentan los valores más bajos. En la segunda categoría los sitios claro alta, media y baja así como sucesional baja tuvieron los valores mayores (el sitio maduro baja no presentó diferencias con estos sitios pero es debido muy posiblemente, al bajo número de datos). El sitio maduro alta de nuevo presentó el menor valor. En la tercera categoría, los sitios sucesional alta y media fueron mayores, mientras que los sitios maduro alta y media tuvieron un valor menor (Fig. V.4). En general los claros y los sitios sucesionales presentaron valores mayores que los sitios maduros.

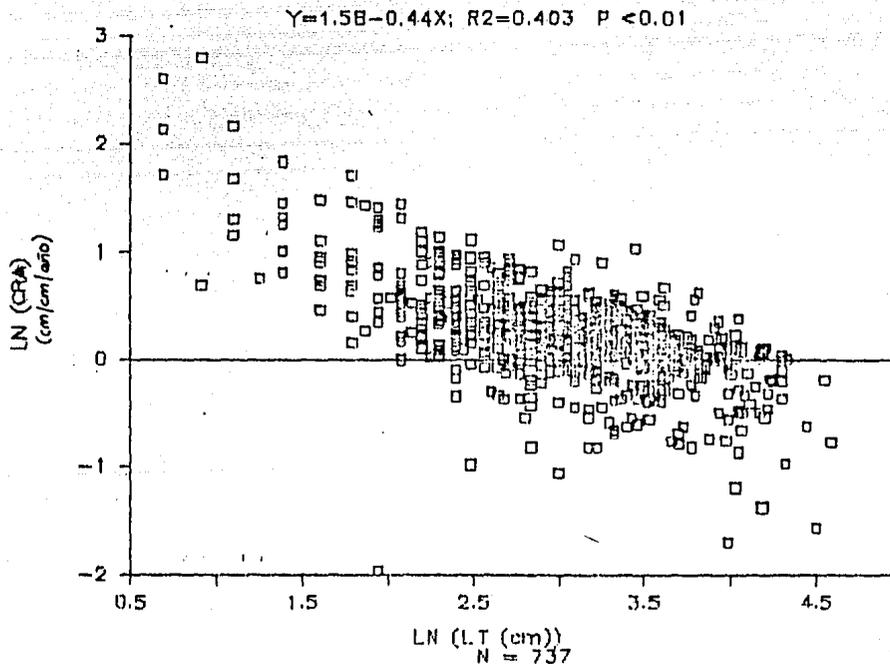
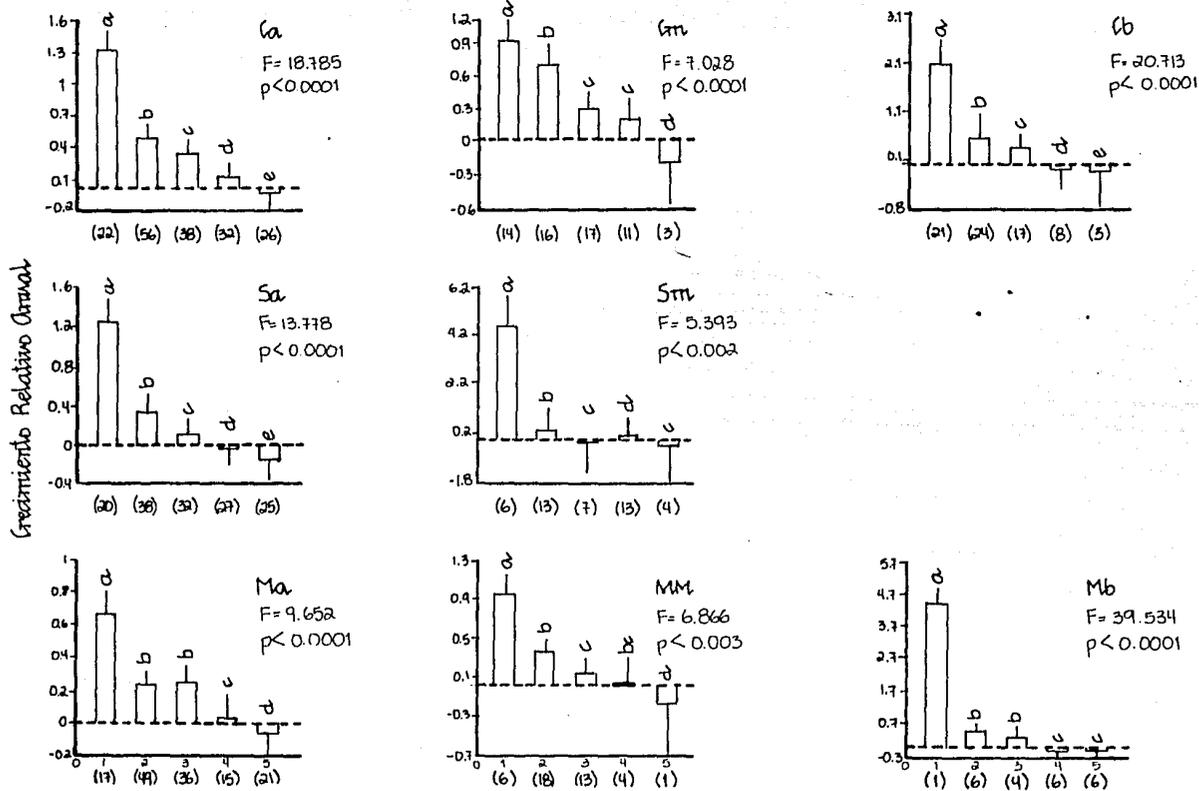


Fig. # V.2 Crecimiento relativo anual (CRA) para la población total, en función de la longitud inicial total (lt). Ambas en escala logarítmica.

CUADRO V.2

Parámetros de la curva del crecimiento relativo en función de la longitud total inicial, ambas en escala logarítmica
 m = pendiente, b = ordenada al origen r = coeficiente de correlación y n = número de individuos. ** = $p < 0.01$
 Se muestran los valores del error estándar de los parámetros

Sitio	m	b	r	n
CA	-0.403 ± 0.041	1.495 ± 0.347	0.595 (**)	175
CM	-0.324 ± 0.057	1.302 ± 0.285	0.593 (**)	61
CB	-0.615 ± 0.015	2.187 ± 0.358	0.769 (**)	73
SA	-0.465 ± 0.041	1.551 ± 0.340	0.689 (**)	142
SM	-0.436 ± 0.072	1.625 ± 0.351	0.703 (**)	39
SB	-0.614 ± 0.082	2.052 ± 0.431	0.759 (**)	43
MA	-0.222 ± 0.055	0.815 ± 0.376	0.326 (**)	139
MB	-0.523 ± 0.085	1.900 ± 0.273	0.804 (**)	23
MM	-0.319 ± 0.079	1.157 ± 0.264	0.538 (**)	42



Categoría de tamaño

Fig. V. 3 Valores promedio del crecimiento relativo anual (cm/cm/año) para individuos de distinto tamaño dentro de los nueve parches de regeneración. Entre paréntesis se indica el número de individuos. Las líneas verticales muestran el error estándar. Las categorías de tamaño señaladas con las mismas letras no presentan diferencias estadísticamente significativas. Se presentan únicamente los sitios que presentaron valores significativos de F.

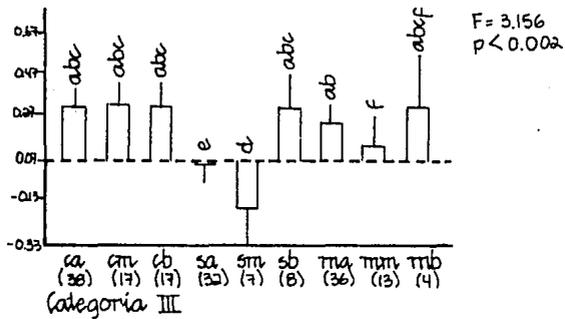
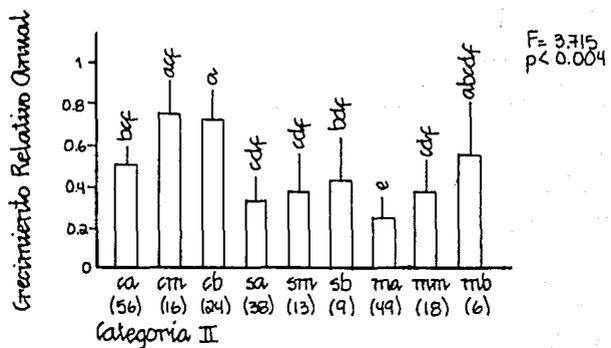
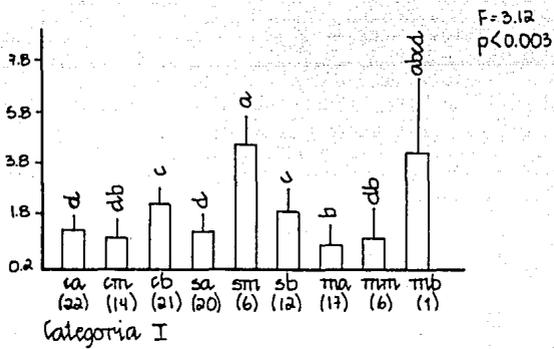


Fig. V.4 Valores promedio del crecimiento relativo anual (cm/cm/año) en los nueve sitios de observación permanente para individuos de una misma categoría de tamaño (cm). Entre paréntesis se indica el número de individuos. Los sitios señalados con la misma letra no presentan diferencias estadísticamente significativas. Se muestran únicamente las categorías de tamaño con un valor de F significativo. Las líneas verticales muestran el error estándar.

V.3.2. Crecimiento: producción foliar.

El número de hojas producidas por individuo en un año varía entre cero y diez. En general se observan dos tendencias: 1) la mayoría de los individuos produjo entre cero y dos hojas y muy pocos individuos produjeron más de dos (Fig. V.5). Un ANDEVA no paramétrico (Kruskal-Wallis), mostró que únicamente en los sitios claro alta y media los individuos dependiendo de su tamaño, producen un número significativamente diferente de hojas. Para el claro de alta densidad, los individuos de la cuarta categoría de tamaño produjeron un número menor de hojas. En el sitio claro media, los individuos de menor producción foliar pertenecían a la primera categoría. La producción foliar en los diferentes sitios presentó diferencias significativas para los individuos de las cinco categorías de tamaño. Un análisis de comparación múltiple (Daniel, 1978) mostró que en general los claros son los sitios de mayor producción foliar, en particular el sitio claro baja. El sitio maduro baja tuvo una alta producción foliar, sin embargo, sus valores pueden estar sesgados por el bajo número de observaciones (Cuadro V.3).

La producción de hojas en el tiempo (fenología foliar) presenta su máximo nivel en los meses de abril a septiembre y la mínima actividad en el periodo de octubre a marzo (Fig. V.6). Para los sitios existen dos tendencias (Fig. V.7). La primera es la que se repite el patrón de la población total, lo cual se presenten la mayoría de los sitios, con excepción del sitio sucesional de densidad media y el sitio maduro de baja densidad, en los que el pico de producción ocurrió en el mes de enero (Fig. V.7). Al parecer, estos patrones estuvieron correlacionados con el ambiente lumínico operante en los sitios ya que el nivel mensual de producción foliar fue precedido por niveles similares de luz con un mes o dos de desfase. Es decir, a un pico de luz le sigue en el tiempo, un pico en la producción de hojas. Tal efecto parece ser más evidente en los claros (Fig. V.7). Sin embargo, únicamente el coeficiente de correlación del sitio claro alta resultó ser significativo ($r = 0.4749$). Son necesarias medidas de la intensidad lumínica que llega a cada uno de los individuos para describir con más detalle este proceso.

Existió una correlación positiva entre el número total de hojas producidas en un año y el incremento en altura aunque, el coeficiente de correlación no es muy alto ($r = 0.22$; 205 g.l.). Es necesario realizar observaciones más detalladas y por un lapso de tiempo mayor pues ésta medida sería de una gran utilidad práctica para estimar la edad de los individuos.

V.3.3. Crecimiento: ganancia en área foliar.

La ganancia de área foliar constituye otra manera de medir el crecimiento. El ANDEVA de una vía para individuos de diferente tamaño dentro de cada sitio mostró diferencias estadísticamente significativas para todos los sitios, excepto en sucesional media y baja (Fig. V.8). Del análisis de comparaciones múltiples a posteriori (Sokal y Rohlf, 1981) se

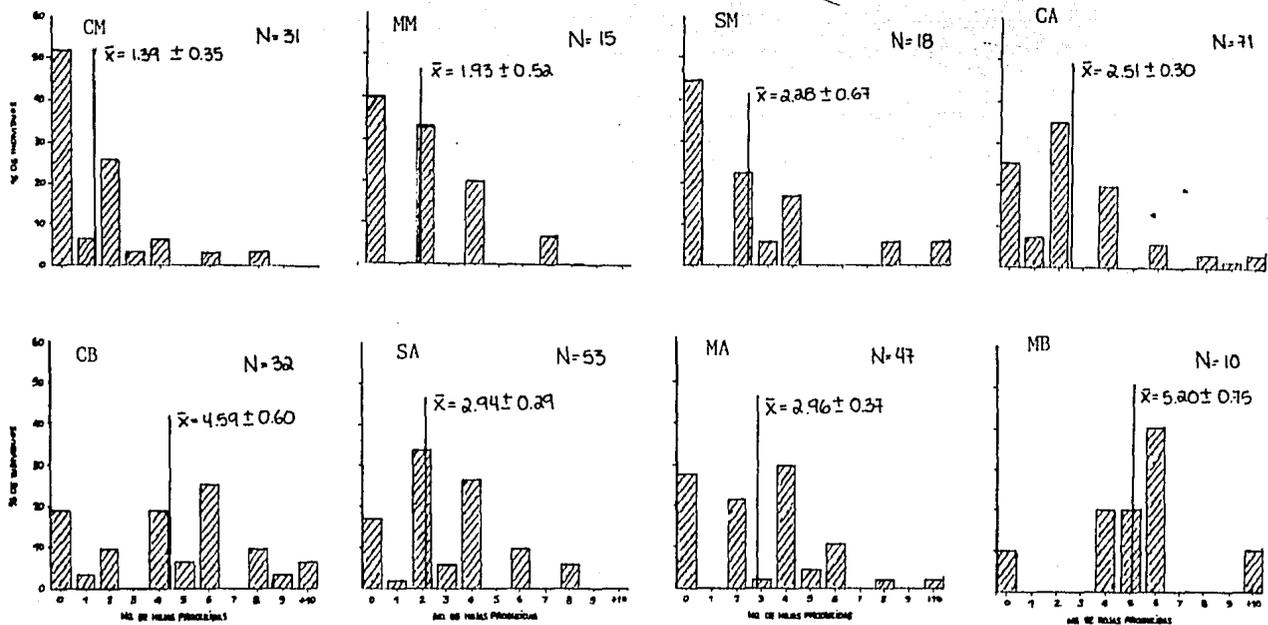


Fig. # V.5 Histogramas de frecuencia del número de hojas producidas en las diferentes condiciones de regeneración, para individuos de Aphelandra aurantiaca en el año de estudio.

Se presentan los valores de la media ± el error estándar.

CUADRO V.3

Valores promedio del número de hojas producidas por individuos de diferente tamaño dentro de los nueve sitios de observación permanente. Asimismo, se muestran los valores promedio de la producción de hojas en los diferentes ambientes de regeneración para Aphelandra aurantiaca. Las líneas en los sitios claro alta y media unen valores que no difieren estadísticamente. * = $p < 0.05$ y ** = $p < 0.01$.

SITIO	CATEGORIA DE TAMANO					H	N	Signif
	1	2	3	4	5			
CA	2.38	3.73	2.18	1.42	2.11	11.53	68	*
CM	0.25	1.6	2.33	2.27	---	12.35	30	**
CB	4.5	4.67	3.86	5	3.56	2.31	31	NS
SA	3.56	2.25	3.82	2.73	2.67	5.28	52	NS
SM	0.67	3.4	3	2	1.5	3.6	17	NS
SB	2.8	2	2	2	8	5.49	13	NS
MA	2.5	3.38	2.75	2	3.67	0.386	46	NS
MM	2	1.5	3	1	0	4.79	14	NS
MB	6	5.5	6.33	3	5	1.41	9	NS
H	43.43	23.74	17.89	34.99	15.73			
N	69	85	54	46	30			
Signifi	**	**	*	**	*			

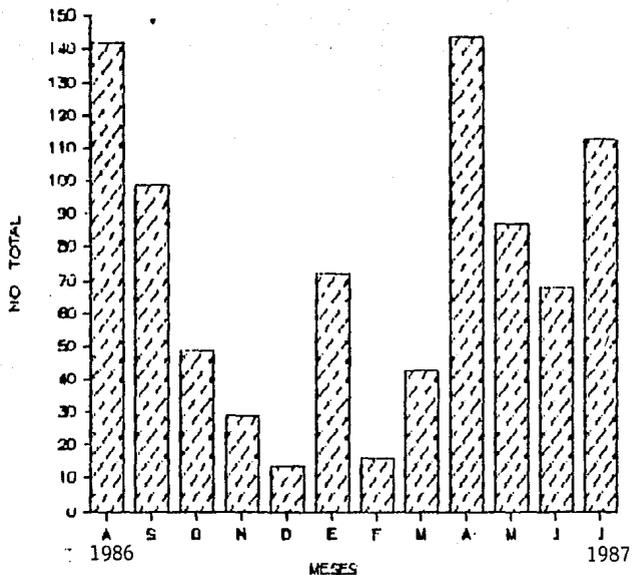


Fig. # V.6 Fenología de la producción de hojas (Julio 1986 a Julio 1987) para el total de la población de Aphelandra aurantiaca en Los Tuxtlas, Veracruz.

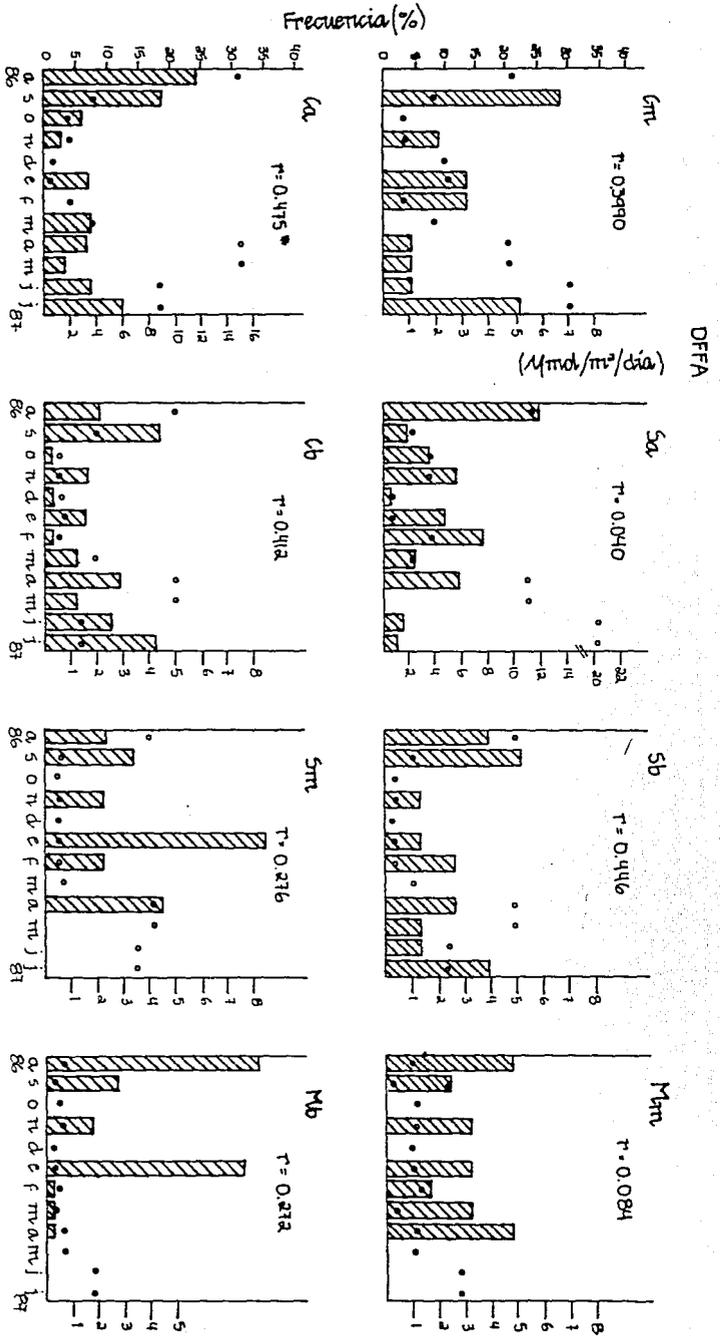


Fig. V. 7 Fenología foliar de *Abutilon aurantiaca* en los diferentes sitios para el periodo de estudio. Se muestra el coeficiente de correlación entre el porcentaje de hojas producidas mensualmente y la densidad de fotones fotosintéticamente activos correspondiente (círculos abiertos). * = $p < 0.05$

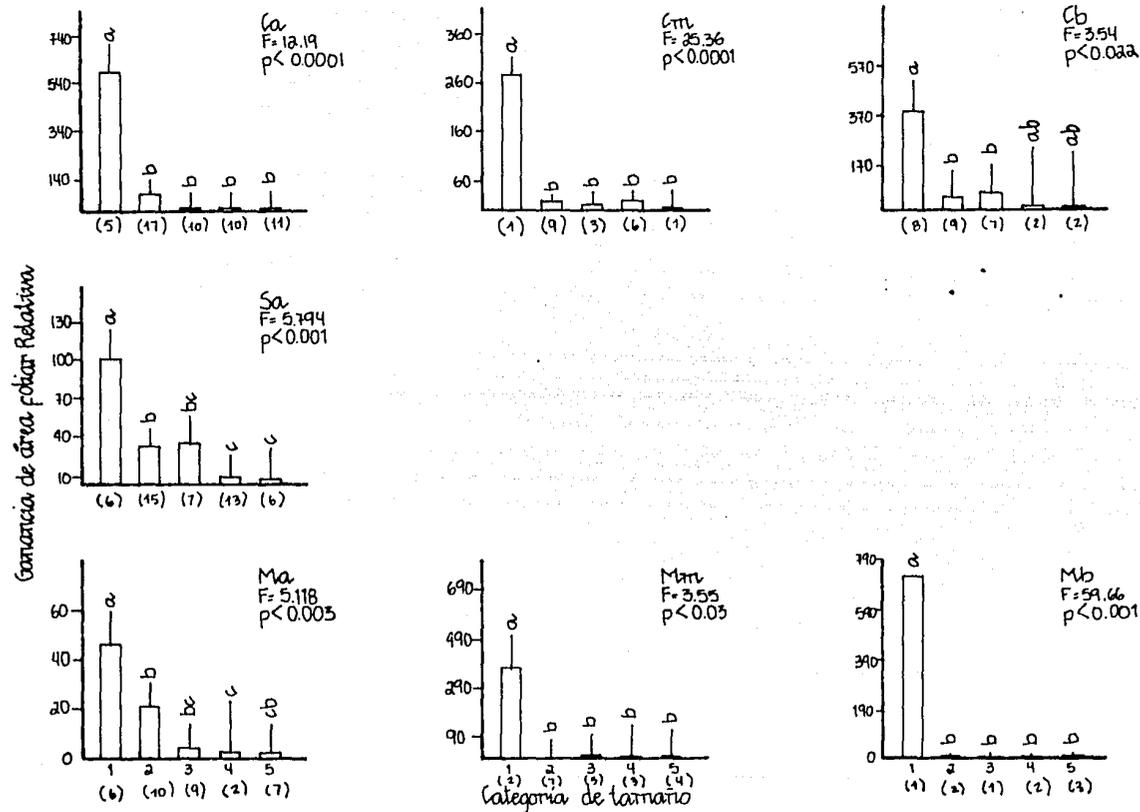


Fig. V.8 . Valores promedio de la ganancia de área foliar relativa (cm²/ cm²/año) para individuos de diferentes categorías de tamaño dentro de los nueve sitios de observación permanente. Se presentan únicamente los sitios con un valor de F significativo. Entre paréntesis se indica el número de individuos. Las categorías de tamaño señaladas con las mismas letras no difieren significativamente. Las líneas verticales sobre las barras representan el error estándar.

observó que en general los individuos de la primera categoría de tamaño presentan un valor mayor en la ganancia relativa de área foliar. Las demás categorías no presentan diferencias significativas excepto los sitios claro baja (donde la primera categoría es igual a la 4a. y 5a., sin embargo, son sólo dos datos) sucesional alta (donde la categoría dos presenta un valor mayor que la 4a. y 5a) y el sitio maduro alta (Fig. V.8). Este resultado es semejante al obtenido para el crecimiento relativo, lo que podría indicar una estrecha relación entre ambas variables.

La ganancia relativa de área foliar en los diferentes sitios fue diferente únicamente para los individuos de la primera y la tercera categoría de tamaño. En los individuos menores de 10 cm se observó que los claros presentaron valores mayores que los demás sitios. Los sitios sucesional media, maduro media y baja no difirieron del claro de alta densidad, sin embargo es un solo dato. Para la tercera categoría, el sitio claro de baja densidad presentó el valor mayor (Fig. V.9).

V.4. Discusión

Los datos de correlación negativa del crecimiento con longitud inicial, área foliar inicial, área foliar removida y cicatrices florales podrían ser un reflejo de un patrón de asignación de energía/muy estricto, pues al parecer son los primeros estadios en los que los individuos asignan una mayor proporción de la energía al crecimiento. Lo mismo sucede con Chamaedorea tepejilote una palma del sotobosque en Los Tuxtlas, la cual presenta un crecimiento importante en las primeras categorías y éste es mínimo en las mayores (Oyama 1987). Sin embargo, en esta palma las diferencias del crecimiento individual en una misma categoría para diferentes sitios no son estadísticamente significativas. En la misma comunidad, la palma Astrocaryum mexicanum muestra diferencias significativas entre sitios de diferente edad sucesional para los individuos adultos pero no para las plántulas (Martínez-Ramos et al. 1988b). Este patrón es contrario al encontrado en Aphelandra, sin embargo Astrocaryum es una palma con una altura considerablemente mayor a la de la especie estudiada.

A partir de una gran cantidad de trabajos con especies de etapas sucesionales diferentes se ha generalizado el hecho de que la tasa fotosintética, y por tanto el crecimiento, disminuye a medida que avanza la sucesión (Bazzaz y Pickett, 1980; Zangerl y Bazzaz, 1983; Bazzaz, 1987; pero ver Fetcher et al. 1987). Sin embargo, estos trabajos son en general con especies templadas (Collins et al., 1985) o con plántulas de árboles (Augsburger 1984 a,b; Fetcher et al., 1987; Iriarte, 1987). Existen muy pocos trabajos con herbáceas tropicales (Bjorkman et al., 1972 en Mooney et al., 1984; Mulkey, 1986; Smith, 1987) y mucho menos para una misma especie en diferentes etapas sucesionales. Asimismo es muy importante definir qué parámetro es utilizado para estimar el crecimiento, pues los resultados con algunos de éstos son más claros que con otros (ver Iriarte, 1987 para una discusión).

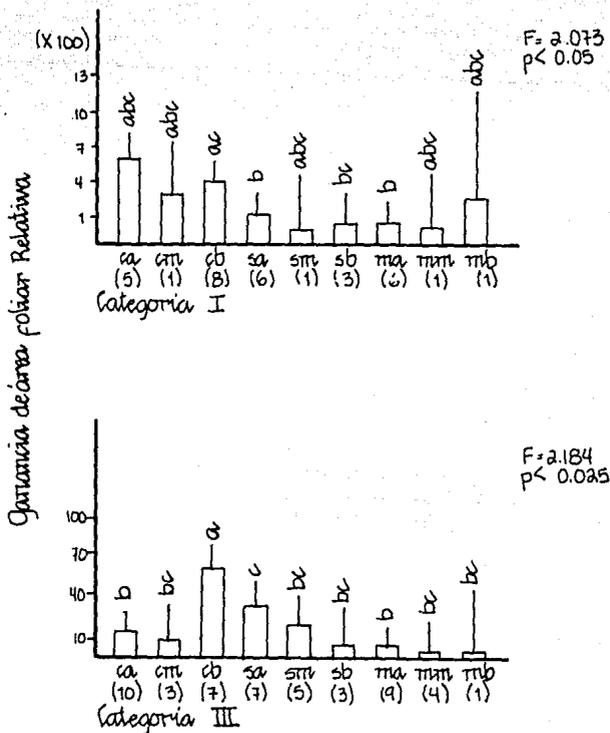


Fig. V.9 Valores promedio de la ganancia relativa de área foliar ($\text{cm}^2/\text{cm}^2/\text{año}$) en los nueve sitios de observación para individuos de una misma categoría de tamaño (cm). Entre paréntesis se indica el número de individuos en cada sitio. Los sitios señalados con la misma letra no presentan diferencias estadísticamente significativas. Se muestran únicamente las categorías con un valor de F significativo. Las líneas verticales sobre las barras representan el error estándar.

Para el caso particular de Apheleandra aurantiaca, el crecimiento (medido ya sea como incremento del tallo, producción de hojas o ganancia de área foliar) en los diferentes parches de regeneración presentó un patrón en el que los individuos en claros presentaron valores mayores. Los individuos de sitios maduros presentaron los valores más bajos y los de sitios sucesionales valores intermedios. El hecho de que las diferencias no sean tan claras puede tener varias explicaciones:

- a) Un claro para un individuo de más de 2 metros de altura puede ser muy diferente que para una herbácea. Por, ejemplo en el claro de densidad media la apertura en el dosel estuvo obstruida por una capa densa de copas de la palma Astrocaryum mexicanum sobre los individuos de Apheleandra aurantiaca.
- b) Para especies que toleran condiciones de penumbra el ambiente de un claro y el de un sitio maduro pueden ser igual de heterogéneo en lo que a luz se refiere dada la presencia de sunflecks (ver Capítulo II). La fijación de la mayor parte del carbono en sitios maduros se da durante los periodos de sunflecks (hasta un 60%) (Pearcy, 1983; Chazdon, 1986), con la ventaja de que en los sitios maduros no se presentan problemas de estrés hídrico (Bjorkman et al. 1972 en Mooney et al. 1984; Collins et al., 1985; Fetcher et al., 1987) ni alta cobertura de otras plantas a nivel del suelo que pueda llevar a fenómenos de interferencia por luz (Barkham 1980a).
- c) Dadas las características metabólicas necesarias para tolerar condiciones de baja intensidad lumínica y crecer, es posible que por restricciones de diseño (tanto morfológicas como fisiológicas), los individuos no sean capaces de aprovechar al máximo el pulso de recursos en el momento en que se presenta.
- d) Las restricciones en el patrón de asignación de energía a diferentes actividades de la planta podrían hacer que para las plantas adultas, en las que probablemente se dedica la mayor parte de la energía fijada a la reproducción, el crecimiento no se altere con la condición del sitio. Por el contrario, en plantas pre-reproductivas, como las plántulas, el crecimiento puede ser función de la calidad del sitio ya que la canalización de la energía en estos estadios es primordialmente hacia el crecimiento.
- e) Un factor importante que determina todas estas posibles explicaciones es el tiempo de duración del efecto del claro sobre las herbáceas, pues éste pudo haber sido tan corto que realmente no representó un pulso de nutrientes. A este respecto Fetcher et al. (1987) mencionan que las condiciones lumínicas a nivel del suelo en un claro y un sitio maduro después de dos años son iguales. Asimismo, Horvitz y Schemske (1986) estiman que para la herbácea Calathea ovandensis el efecto del claro dura aproximadamente 9 años. Para Astrocaryum mexicanum el efecto del claro en el

Crecimiento para juveniles y adultos es de 6 a 12 años, mientras que para infantiles las diferencias con sitios cerrados no son significativas a los 3 años de edad del claro (Martínez-Ramos et.al. 1988b). Es evidente que las características mismas del claro (por ejemplo tamaño) tendrán un papel importante en definir el tiempo de duración del efecto.

Entre las posibles características adaptativas que se reportan en la literatura para especies que viven en condiciones muy bajas de luz se encuentran: elevado nivel de reservas en la semilla (Grime y Jeffrey 1965, en Verkaar y Schenkeveld 1984) y la presencia de pigmentos en las hojas que aumentan la captura de radiación fotosintéticamente activa (Lee et al. 1979). Por ahora no hay elementos para evaluar el nivel de reservas en las semillas de Aphelandra comparado con el de otras especies herbáceas de sombra. Respecto a los pigmentos que presenta Aphelandra aurantiaca, los individuos con hojas de color blanco (variegadas) son más abundantes en los claros y no en sombra como cabría esperarse (Cuadro V.4). Otro autor (Smith, 1986) menciona que el hecho de presentar hojas variegadas pueden jugar un papel de defensa contra herbívoros y patógenos.

Resulta difícil hacer comparaciones de la tasa de crecimiento relativo, dado que para herbáceas tropicales no existe información suficiente. En los bosques templados, la apertura del dosel por eventos estacionales de caída de hojas es un evento periódico, recurrente y predecible, por lo que resulta lógico pensar que dichos claros han actuado como un factor selectivo sobre las historias de vida de las especies herbáceas de estas comunidades. Por el contrario, las aperturas del dosel en las selvas no son eventos predecibles ni periódicos y el lapso de tiempo con el que ocurren es igual o mayor al periodo de vida de varias de las especies herbáceas. Son necesarios estudios detallados en este sentido con diferentes especies que nos permitan evaluar el papel jugado por los claros en la evolución de las historias de vida de las herbáceas tropicales.

La fenología de las hojas parece estar acoplada con la reproducción, pues su periodo de menor actividad coincide con el de mayor actividad reproductiva (septiembre a diciembre (Capítulo VII) y no es sino hasta abril o mayo, momento en que las semillas ya han sido dispersadas que se reinicia la producción foliar. Lo anterior puede ser reflejo de: i) un patrón de asignación de energía estricto en el que las actividades de crecimiento, mantenimiento y reproducción están claramente calendarizadas, o bien de ii) una restricción morfológica, pues dado que la inflorescencia es apical y lo mismo el crecimiento no es posible que ambos se den simultáneamente. El resultado que muestra a la dinámica de producción foliar acoplada con el patrón de disponibilidad temporal de luz parece apoyar la idea (i) de que la planta se prepara para el momento reproductivo.

Para la ganancia de área foliar se observó que el patrón es semejante al del crecimiento relativo, es decir la ganancia relativa es significativamente mayor en las primeras categorías

CUADRO V.4

Análisis de contingencia para el número de individuos con hojas variegadas en los nueve sitios de observación permanente. La tabla muestra los valores observados. Se presenta entre paréntesis el valor del residuo ajustado para aquellos sitios que presentaron un valor de G significativo. Valores mayores de 1.976 para los residuos ajustados son significativos.

* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$.

Categoría	CA	CM	CB	SA	SM	SB	MA	MM	MB	TOTAL
Variegadas	39 (7.15)	8	3	2 (-2.83)	1	2	1 (-3.27)	2	0	58 (56.25)**
No variegadas	232 (-7.15)	97	98	170 (2.83)	67	46	177 (3.27)	42	23	952 (3.44)NS
TOTAL	271 (27.0) **	105 (0.67) NS	101 (1.73) NS	172 (9.74) **	68 (3.22) NS	48 (0.24) NS	178 (14.29) **	44 (0.13) NS	23 (2.72) NS	1010 (56.69) **

en comparación con las últimas. Asimismo parece que es por medio de la ganancia de área foliar que los individuos aprovechan el pulso de luz que significa la apertura del dosel, ya que ésta es en general mayor en los claros. Sin embargo, existe una enorme variación.

V.5. Conclusiones.

El crecimiento individual (evaluado como incremento en longitud, área foliar y número de hojas) en Aphelandra aurantiaca mostró marcadas diferencias en individuos de distinto tamaño. Los individuos menores de 10 cm presentaron tasas de crecimiento mayores con respecto a los individuos más grandes. El cambio en las tasas de crecimiento como función de la longitud inicial y del área foliar inicial presentó una forma potencial.

La variación del crecimiento individual en el mosaico de regeneración mostró que son los claros (en particular el sitio claro de baja densidad) los sitios donde los individuos presentaron un mayor crecimiento. Los sitios maduros presentaron los niveles más bajos de crecimiento individual y los sitios sucesionales mostraron niveles intermedios. Esta tendencia fue más clara al analizar la ganancia relativa de área foliar. La producción de hojas presentó una variación mayor.

CAPITULO VI
PRODUCCION DE RAMETS EN
Arbolandia SUEDANESA

VI.1. Introducción

Entre las plantas terrestres existe un número considerable de especies que tienen la potencialidad de producir clones a través de estructuras tales como estolones, rizomas, bulbos y cormos. Exceptuando mutaciones somáticas los individuos clonados son genéticamente idénticos a la planta progenitora y tienen la capacidad potencial de vivir independientemente de ella. Harper (1967) acuñó el término "ramet" para denominar a este tipo de individuos en contraste con el término "genet" que define el conjunto de unidades que provienen de la germinación de una semilla. Recientemente, ha surgido polémica sobre las consecuencias fisiológicas, ecológicas, genéticas y evolutivas que conlleva la capacidad de clonación.

Existen autores que argumentan que este proceso debe ser considerado como crecimiento, ya que es solo una forma horizontal de ramificación, semejante a la ramificación de un árbol (Harper, 1981, 1986). Por otro lado, otros autores consideran que el término de reproducción vegetativa es más adecuado ya que este proceso propaga el material genético del organismo progenitor en tiempo y espacio, y esta es una de las funciones de la reproducción (Abrahamson, 1980). Otros tratan de conciliar ambos puntos de vista argumentando que si bien el crecimiento clonal origina ramets por medio de crecimiento y ramificación, este proceso es diferente a la ramificación en árboles, en los cuales las ramas no constituyen individuos potencialmente independientes (excepto en algunos casos como en Populus tremuloides) (Cook, 1983)).

Tiffney y Niklas (1986) consideran al crecimiento clonal como una manera de duplicar al individuo genético sin recurrir a la reproducción sexual. Estos autores distinguen tres categorías de crecimiento:

- a) Crecimiento de establecimiento (p.ej. de semilla a individuo adulto).
- b) Crecimiento restaurador (p.ej. formación de tejido calloso para cicatrizar algún daño local).
- c) Crecimiento regenerativo (p.ej. duplicación del individuo fisiológico), incluyendo dos clases:
 - i) Reiteración traumática: producción de un nuevo individuo fisiológicamente independiente bajo condiciones desfavorables.
 - ii) Reiteración programada: producción de nuevos individuos fisiológicos a partir de un meristemo existente como parte normal del desarrollo.

De estos tres tipos de crecimiento unicamente el tercero puede generar clones (ramet roto). Del mismo modo, estos autores distinguen dos tipos de crecimiento clonal:

- a) Unido al progenitor : la dispersión de ramets se da por crecimiento de estolones, ramificación, rizomas, en los que el tiempo de unión es muy variable.
- b) No unido al progenitor: la dispersión de ramets se da por medio de agamospermia y bulbilos con la ayuda de factores bióticos y abióticos (p. ej. agua, viento, y animales) y no por crecimiento.

El crecimiento clonal conlleva una serie de implicaciones a diferentes niveles, por lo que surgen varias preguntas: cómo es la percepción e integración del ambiente a través de los ramets? cómo se da la captura y repartición de recursos entre ramets? ocurre competencia inter e intra ramets? cómo es la interacción de los ramets con herbívoros, patógenos, polinizadores y dispersores? de qué manera definen los ramets la contribución reproductiva del genet?

A nivel evolutivo se argumenta que el crecimiento clonal lleva finalmente a un descenso en la variación genética de las poblaciones. Sin embargo, sobre este tema existe polémica ya que hay evidencias que apoyan estos argumentos y otras que invalidan la idea (Ellstrand y Roose, 1987). Dado que las plantas no presentan las células somáticas separadas de las germinales, las mutaciones somáticas juegan un papel importante en definir la variabilidad genética de una población. Las mutaciones somáticas son tan comunes o más que las germinales, ocurriendo a tasas tan elevadas como 10⁻³ y 10⁻⁵ mutaciones por locus por generación, y pueden ocurrir tanto a nivel nuclear como citoplásmico, afectando a todo un meristemo de crecimiento (Silander, 1986). Las mutaciones somáticas son heredables y pueden constituir una fuente de evolución rápida en plantas. De aquí que algunos autores consideren a las plantas como mosaicos genéticos (Gill, 1986). Silander (1986) compara las posibles ventajas adaptativas de síndromes de reproducción sexual y asexual como vías alternativas (Cuadro VI.1).

Cuadro VI.1. Diferencias ecológicas y genéticas de la reproducción clonal sobre la sexual (tomado de Silander, 1986)

TIPO DE REPRODUCCION	
SEXUAL	CLONAL
1. Variación genética	Replicación del genotipo
2. Mayor dispersión	Menor dispersión
3. Periodo largo de latencia	Selección activa del habitat
4. Escape de patógenos	Persistencia local
5. Escape de efectos somáticos	Bajo costo reproductivo
6. Escape a la senectud	Inmortalidad potencial
7. Baja probabilidad/ de establecimiento.	Alta probabilidad

VI.1.1. Objetivos.

El presente capítulo pretende obtener los patrones de producción de ramets rotos por medio del crecimiento clonal en Aphelandra aurantiaca. Asimismo, pretende evaluar la variación de dichos patrones en el mosaico de regeneración de la selva de Los Tuxtlas.

VI.2. Material y Método

Con la finalidad de conocer el patrón de producción de propágulos vegetativos en Aphelandra aurantiaca en los diferentes parches de regeneración, se utilizó la siguiente metodología: durante los registros mensuales, se anotaba si los individuos producían reiteraciones así como el momento en el que las mismas se separaron del progenitor. De igual manera se anotaban las características de las reiteraciones tales como: longitud inicial, número de hojas, nivel de herbivoría, área foliar inicial, producción de semillas entre otras.

Para probar la hipótesis de que la producción de reiteraciones es producto de un traumatismo sufrido por el golpe de una rama, se realizó un experimento. En este, se eligieron 23 parejas de individuos (semejantes en altura, número de hojas y nivel de herbivoría) ramet no rotos, es decir que claramente provenían de una semilla, con el tallo completamente erecto. Los miembros de cada par estaban separados por una distancia de aproximadamente 50 cm. Para cada pareja uno de los individuos era doblado y fijado al suelo por medio de un alambre a manera de grapa y el otro individuo permaneció erecto, como un control. Mensualmente se anotaba si permanecían vivos, así como la producción de reiteraciones.

La probabilidad de fractura del tallo para individuos de diferente tamaño se evaluó mediante el cociente: número de individuos fracturados en un año en la categoría x / total de individuos en dicha categoría.

Debido a que son pocos los ramets rotos producidos en el período de estudio, el análisis se hizo conjuntando los datos de cada una de las tres condiciones de regeneración, es decir para claros, sucesionales y maduros. En algunos casos incluso, se analiza el comportamiento del conjunto de poblaciones.

VI.3. Resultados y Discusión.

Aphelandra aurantiaca no es una planta clonal estrictamente, más bien la producción de ramets se lleva a cabo a partir de la fractura o daño que sufre el tallo o el meristemo apical. La producción de ramets rotos, puede seguir dos caminos: i) la fractura directa del tallo por la caída de algún objeto y posteriormente la producción de una reiteración; ii) el tallo se dobla por la caída de algún objeto, una vez doblado el tallo produce una reiteración, la cual después de un cierto período de tiempo se separa del individuo progenitor. Es así que dicha producción está íntimamente ligada a la probabilidad de romperse de los tallos, la cual está a su vez ligada a la caída de ramas y árboles así como al daño causado por herbívoros y/o patógenos que atacan el meristemo apical.

Tanto para la población en su conjunto, como para los individuos de los nueve sitios permanentes de observación, la probabilidad de fractura de un tallo de A. aurantiaca está directamente relacionada a su tamaño, más particularmente a su longitud. Mientras más largo sea un individuo, mayor probabilidad tiene de romperse (Figs VI.1 y Cuadro VI.2). Esta probabilidad puede variar dependiendo de las características propias del sitio en el que crecen las plantas, es decir si existen árboles muertos en pie que se caen en fracciones, si es una zona expuesta a vientos o de pendiente pronunciada.

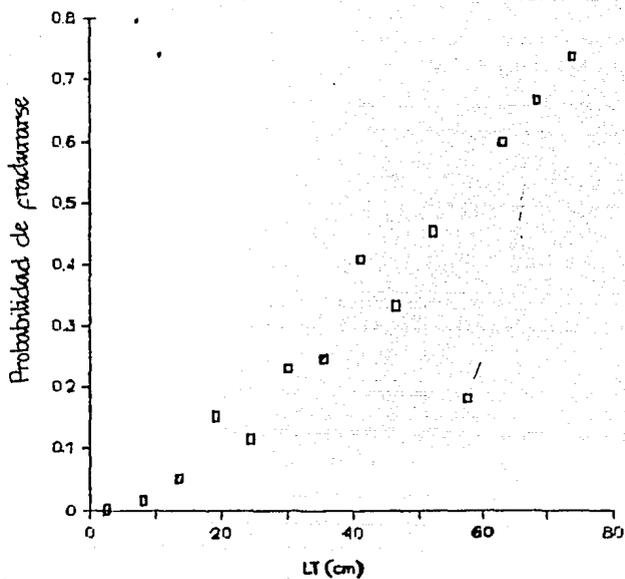


Fig. # VI.1

Probabilidad de fracturarse como función de la longitud inicial del tallo para individuos de *Aphelandra aurantiaca* en la selva de Los Tuxtlas. $N = 737$ individuos.

CUADRO VI.2

Parámetros de la curva de la probabilidad de romperse en función de la longitud total inicial, para la población en su conjunto.
 m = pendiente, b = ordenada al origen r = coeficiente de correlación
 n = número de observaciones. ** = $p < 0.01$ y * = $p < 0.05$.
 NS = no significativas. Se muestran los errores estándar de los parámetros.

Sitio	m	b	r	n
CA	0.0113 ± 0.0081	-0.0665 ± 0.118	0.891 (**)	13
CM	0.0165 ± 0.0037	-0.2640 ± 0.232	0.826 (**)	11
CB	0.0162 ± 0.0045	-0.1338 ± 0.224	0.789 (**)	10
SA	0.0095 ± 0.0029	-0.0034 ± 0.194	0.706 (**)	13
SM	0.0036 ± 0.0048	-0.0265 ± 0.292	0.381 (NS)	10
SB	0.0173 ± 0.0031	-0.0165 ± 0.161	0.769 (**)	11
MA	0.0073 ± 0.0039	-0.0159 ± 0.232	0.557 (*)	13
MM	0.0163 ± 0.0047	-0.2101 ± 0.215	0.817 (*)	8
MB	0.0159 ± 0.0034	-0.1078 ± 0.189	0.870 (**)	9

La pendiente de las rectas que describen el comportamiento de la probabilidad de fracturarse como función de la longitud del individuo, para los diferentes sitios parece ser mayor (en promedio) en los claro y sitios sucesionales (0.015 y 0.013) respectivamente (Cuadro VI.2). Lo anterior podría deberse a las características de los mismos, pues durante el censo fue en estos sitios donde se observó con mayor frecuencia la caída de ramas así como el hecho mismo de la creación del claro aumentó el número de individuos rotos. Las características ambientales y estructurales de los diferentes sitios tienen mucho que ver con la historia de perturbación de los mismos. Sin embargo son necesarios estudios más detallados y un análisis estadístico apropiado, para concluir.

Un análisis de contingencia (Greig-Smith, 1983) para el número de individuos rotos y no rotos agrupados en cinco categorías de tamaño en los diferentes sitios mostró que no existen diferencias significativas entre los sitios ($G = 30.71$; 32 g.l.) (Cuadro VI.3). Lo anterior parecería indicar que la probabilidad de fractura se distribuye de manera aleatoria en el mosaico de regeneración. Sin embargo, es necesario tomar con cautela estos resultados pues el número de individuos rotos para el periodo de estudio fue muy bajo.

Los resultados del experimento en el cual un miembro del par elegido se mantenía doblado, mientras el otro permaneció erecto a manera de testigo, muestran claramente que son los individuos doblados los que producen reiteraciones que al separarse originan los ramets rotos. De los individuos control (11) ninguno produjo reiteraciones, sin embargo, de los doblados (9) cuatro produjeron reiteraciones, lo que significa un 44.44% del total. La prueba exacta de Fisher (Daniel 1978) mostró que existen diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los dos grupos con relación a la probabilidad de producir una reiteración. Otro dato interesante es que de los individuos control murieron dos individuos, mientras que los doblados fueron cuatro los muertos, lo anterior podría sugerir que la caída de ramas o árboles constituye un factor de mortalidad importante (ver Capítulo IV).

El número de reiteraciones producidas por un individuo es comunmente de uno, pero pueden llegar a producir hasta trea en un año (Fig. VI.3 b). Asimismo, el porcentaje de individuos que producen reiteraciones aumenta con el tamaño. Lo anterior es reflejo de que la probabilidad de golpe es mayor en individuos de mayor longitud (Fig. VI.3 d).

La mayoría de los individuos no producen en un año, ramets rotos a partir de la separación de una reiteración del progenitor. Aquellos que los producen generalmente producen uno sólo aunque pueden producir hasta tres (Fig. IV.2a). La probabilidad de producir al menos un ramet aumenta con el tamaño de los individuos (Fig. VI.3 c). Asimismo, la probabilidad de producir al menos un ramet parece aumentar con el tamaño de los individuos, es decir el porcentaje de individuos grandes que producen ramets rotos es mayor al porcentaje de individuos

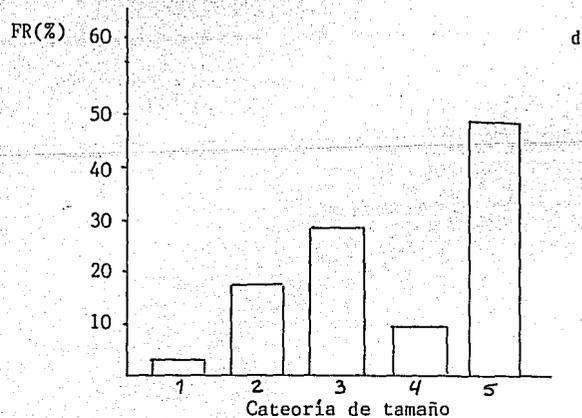
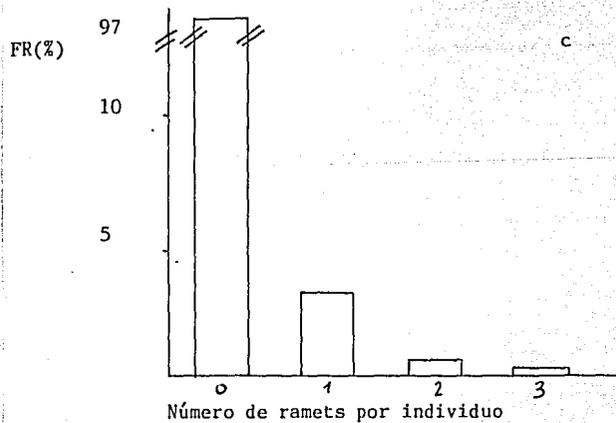
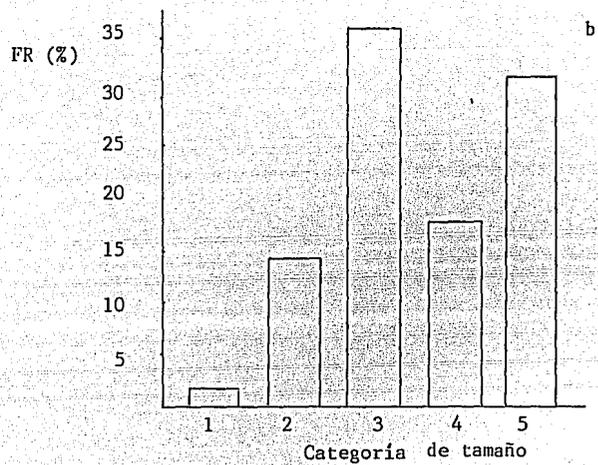
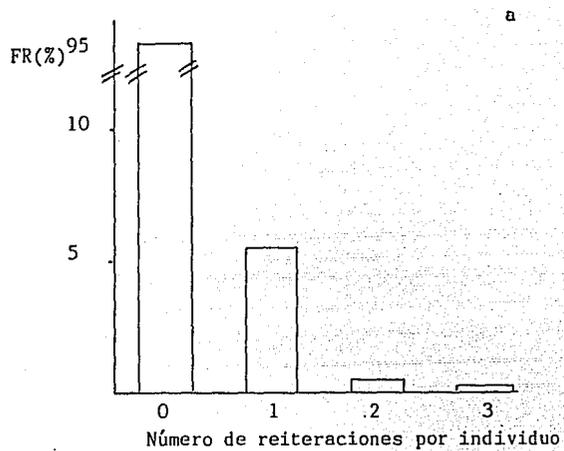
CUADRO VI.3

Analisis de contingencia para el numero de individuos rotos en cada categoria de los nueve sitios de observacion permanente. La tabla muestra los valores observados En la tabla se presenta entre parentesis el valor de G para los subtotales y el total.

Categ	CA	CM	CB	SA	SM	SB	MA	MM	MB	TOTAL
1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2 (7.65)
2	7	0	2	5	3	0	9	2	1	29 (7.29)
3	7	1	4	17	5	0	4	2	0	40 (10.23)
4	10	2	5	12	4	1	7	1	4	46 (2.47)
5	14	1	2	14	3	1	9	1	4	49 (2.57)
	38 (2.16)	5 (5.94)	13 (2.12)	48 (5.12)	15 (1.41)	2 (1.18)	30 (4.92)	6 (1.72)	9 (6.15)	166 (30.71) NS

Fig. # VI.2 Crecimiento vegetativo

- a. Histograma de frecuencias del número de reiteraciones que produce un individuo
- b. Contribución relativa a la producción de reiteraciones producidas por individuos de distinta categoría de tamaño
- c. Histograma de frecuencias del número de ramets que produce un individuo
- d. Contribución relativa a la producción de ramets producidos por individuos de distinta categoría de tamaño



Pequeños que producen ramets rotos. Lo anterior no es más que el resultado de que la probabilidad de fractura o doblez depende de la longitud (y por tanto del tamaño) (Fig. VI.2c).

El Cuadro VI.4 muestra el análisis de contingencia realizado para evaluar si el número de ramets (b) y reiteraciones (a) es diferente para individuos de distinto tamaño en tres condiciones de regeneración (claro, sucesional y maduro). El valor de la G (10.9073, 32 g.l.) muestra que no existieron diferencias significativas en la producción de ramets (b) ni reiteraciones (a) para individuos de diferente tamaño ni para las tres condiciones de regeneración. Sin embargo, la Fig. VI. 4 muestra que al parecer, los sitios maduros presentan una mayor producción de ramets rotos. Lo anterior parecería estar en contradicción con lo obtenido para la probabilidad de romperse, pues ésta parece ser mayor en los claros. Sin embargo, es importante recordar que los ramets rotos se producen en el momento en que se separa una reiteración del individuo progenitor. A su vez, la reiteración es producida al ser un individuo golpeado o fragmentado por la caída de algún objeto. El tiempo de separación es muy variable, pero en general los individuos permanecen unidos por varios años. Es así que la producción de ramets rotos por la separación de reiteraciones es un proceso que se da en periodos largos de tiempo. Así, posiblemente el alto número de ramets rotos en los sitios maduros es el resultado de la apertura de un claro en dicho sitio varios años atrás. El hecho de que los sitios sucesionales presenten valores intermedios en la producción de ramets rotos parecería apoyar lo antes mencionado.

Los resultados antes descritos indican que la actividad de crecimiento clonal es importante en Aphelandra aurantiaca, sin embargo para evaluar su impacto demográfico es necesario integrarla con el proceso de reclutamientos de nuevos genotipos por la vía de la germinación de las semillas (Capítulos VIII y IX). Al parecer, la producción de ramets no presenta un patrón con relación a la edad sucesional de los sitios, ni con la densidad, es decir, la dinámica de producción de ramets se da de manera aleatoria en el mosaico de regeneración natural. Sin embargo, son necesarios estudios por un periodo mayor, pues el número de ramets rotos producidos en un año es muy bajo y no permite emitir conclusiones.

CUADRO VI.4

Análisis de contingencia para el número de reiteraciones (A) y ramets (B) producidos por individuos de distinto tamaño en los nueve sitios de observación permanente. En la tabla se presenta entre paréntesis el valor del residuo ajustado, para aquellos sitios y categorías que presentaron un valor de G significativo en los subtotales (también entre paréntesis).

(A)

Categoría	Claros	Sucesionales	Maduros	TOTAL
1	0	1	1	2 (1.65)
2	4	2	3	9 (0.59)
3	8	9	11	28 (0.48)
4	6	5	3	14 (1.09)
5	6	6	6	18 (0.007)
	24 (2.18)	23 (0.54)	24 (1.10)	71 (3.8215) NS

(B)

Categ	CA	CM	CB	TOTAL
1	0	0	1	1 (1.39)
2	1	2	3	6 (0.34)
3	4	1	7	12 (2.62)
4	3	0	2	5 (4.36)
5	3	8	9	20 (2.56)
	11 (3.68)	11 (6.47)	22 (0.76)	44 (10.91) N.S.

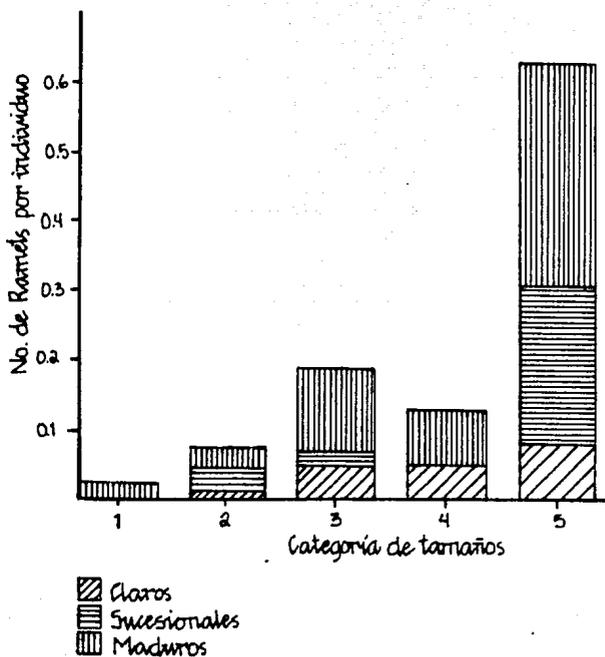


Fig. VI. 3 Valores promedio del número de ramets rotos producidos por individuos de distinto tamaño en los nueve sitios de observación permanente. Las categorías de tamaño se definieron con base en el largo del tallo.

CAPITULO VII

PATRONES REPRODUCTIVOS EN

Arbolandra aurantiaca

VII.1. Introducción.

La reproducción, el crecimiento y la sobrevivencia de los individuos son procesos íntimamente relacionados de cuya interacción depende la dinámica de una población. A su vez, estos procesos son afectados por la cantidad de energía que un individuo captura. De la eficiencia del reparto de dicha energía depende en gran medida el éxito del individuo al dejar descendencia (Wilson, 1983).

Un evento, reproductivo está definido por una serie de factores tanto intrínsecos como extrínsecos al individuo (Sarukhán et al., 1984). Sin embargo, aun no es claro en qué medida tal evento está determinado por uno u otro tipo de factores. Los componentes genéticos que determinan atributos tales como la edad a la primera reproducción, número y peso de las semillas, número de eventos reproductivos y longitud del período reproductivo, constituyen una fuente intrínseca de variación intrapoblacional. Factores bióticos, tales como polinizadores, dispersores, patógenos y depredadores, así como condiciones físicas como la temperatura, humedad, y la disponibilidad de luz, actúan sobre esta variabilidad reduciéndola o aumentándola a nivel del fenotipo.

La edad a la primera reproducción, número y peso de las semillas y periodicidad de los eventos reproductivos, son componentes primordiales de las historias de vida de las plantas (Wilson 1983). Dependiendo de la interacción de éstos componentes, la selección natural eliminará las combinaciones menos exitosas.

El número y peso de las semillas producido por una planta está íntimamente integrado a las características del genotipo, pero tiene también un componente ambiental fuerte. Donde termina uno y empieza el otro no es fácil de definir. Existen evidencias de que la fecundidad puede estar limitada por falta de recursos (luz, agua, nutrientes). Por otro lado, también existen evidencias de que el rendimiento reproductivo puede verse limitado por la cantidad de polen (Wilson, 1983; Mc Dade, 1985).

Generalmente, existe una fuerte correlación positiva entre el tamaño del individuo y la fecundidad, la cual aumenta al aumentar el tamaño (Pínero y Sarukhán, 1982; Wilson, 1983; Sarukhán et al., 1984). Lo anterior significa que dependiendo de la estructura de tamaños en la población (por ejemplo si solo hay algunos individuos de alto vigor), puede suceder que un reducido número de individuos contribuya en forma desproporcionada al reclutamiento de nuevos individuos a la población. Lo anterior tiene implicaciones sobre la estructura genética de la población (Sarukhán et al., 1984).

Asimismo, la edad a la primera reproducción presenta una estrecha relación con el tamaño. Para el caso de herbáceas perennes, existe evidencia que muestra que el estado sexual sólo se alcanza después de rebasado un cierto tamaño crítico (Barkham, 1980a y b; Solbrig et al., 1980; Kawano et al., 1986). La edad a la primera reproducción tiene un enorme efecto en la tasa a la que un genotipo dado contribuye al acervo genético de la población. El retraso en este evento, debiera traer consigo (para compensar su impacto demográfico negativo), un aumento de la sobrevivencia y la fecundidad posterior (Wilson, 1983; Watkinson y White, 1985).

Es difícil medir claramente el costo de la reproducción, pues no se tienen claras las unidades energéticas adecuadas para hacerlo (p. ej. carbón, microelementos, calorías, variables demográficas), ni si éstas deban ser iguales para todas las especies. Por otro lado, resulta muy complicado definir qué estructuras intervienen (y cuáles no) en este proceso (Harper, 1977; Silvertown, 1982; Wilson, 1983 y Watkinson y White 1985). En plantas con crecimiento clonal se desconoce la manera y la magnitud con la que la energía asimilada fijada es asignada en forma diferencial al crecimiento clonal y a la producción de semillas (Harper, 1977)

Otro factor importante para describir los patrones reproductivos de especies vegetales es la senectud. No se tiene claro si ésta se presenta en todas las especies, si debe considerarse a nivel de ramet no roto y/o de ramet y cuáles son los procesos que la determinan (p.ej. acumulación de mutaciones desfavorables) (Watkinson y White, 1985).

Por lo que se refiere a las tendencias de las características reproductivas a lo largo de secuencias sucesionales, existe una buena cantidad de evidencia que sugiere la existencia de gremios de especies que ocupan diferentes fases a lo largo del gradiente sucesional. Dichos conjuntos de especies presentan claras diferencias en sus características reproductivas (ver Abrahamson, 1979 para el caso de herbáceas en zonas templadas y Bazzaz 1987 para otras formas de vida) (Cuadro VII.1).

Cuadro VII.1. Algunas características reproductivas esperadas para gremios de plantas presentes en estadios tempranos y tardíos de un gradiente sucesional.

ATRIBUTO REPRODUCTIVO	TEMPRANAS	TARDIAS
Asignación a reproducción sexual	Alta	Baja
Periodo prereproductivo	Corto	Largo
Longevidad	Corta	Larga
Número de semillas	Grande	Pequeno
Tamaño de semillas	Pequeño	Grande
Amplitud de respuesta a cambios ambientales	Mayor	Menor

Sin embargo, la evidencia que existe de estudios para individuos de la misma especie en diferentes estados sucesionales, es poco clara. Para el caso de herbáceas perennes existen algunas tendencias generales que emergen de los trabajos realizados principalmente en zonas templadas:

- a) Existe un tamaño mínimo para adquirir la madurez sexual (p. ej. Viola sororia (Solbrig et al. 1980), Narcissus pseudonarcissus (Barkham, 1980 a,b).
- b) La fecundidad medida como número de flores, frutos, óvulos o semillas, es mayor en sitios abiertos que en sitios cerrados.

Son necesarios un mayor número de estudios demográficos en especies herbáceas con historias de vida diferentes, para conocer las tendencias del comportamiento de los patrones reproductivos en un gradiente sucesional.

VII.1.1. Objetivos.

El presente Capítulo describe algunos aspectos de la historia natural relacionada con la biología reproductiva de A. aurantiaca. Como objetivo principal se pretende, definir el patrón de fecundidad de Aphelandra aurantiaca, así como evaluar en qué grado varía dicho patrón en el mosaico de regeneración de la selva de Los Tuxtlas.

VII.2. Materiales y Metodos.

La metodología empleada para describir la biología reproductiva de Aphelandra aurantiaca puede agruparse en dos: la utilizada para estudiar la historia natural (biología floral, polinización, dispersión de semillas) y la utilizada para obtener los patrones de fecundidad y sus implicaciones demográficas.

VII.2.1. Historia Natural.

VII.2.1.1. Biología floral.

En los primeros días de diciembre de 1987 se escogieron 18 inflorescencias de individuos encontrados fuera de los cuadros permanentes de observación. Dichas inflorescencias fueron encapuchadas por medio de una malla de tela muy fina (de aproximadamente 1 mm de apertura). El encapuchamiento se llevó a cabo antes de que los botones florales abrieran, para determinar tanto la curva de secreción de néctar como para evaluar la posibilidad de autofecundación. Por otro lado, para describir fenómenos como tiempo de permanencia y hora de apertura de las flores, se marcaron con una etiqueta varias flores de distintas inflorescencias y se observaron diariamente durante cinco días.

Para la curva de néctar, se colectaron en tres horas diferentes (8:00, 10:00 y 12:00) 25 flores de las inflorescencias encapuchadas. De las 75 flores totales se extrajo y se midió el volumen de néctar por medio de micropipetas de 25 microlitros de capacidad. Por otro lado, se midió la concentración de azúcar en el néctar utilizando un refractómetro de campo.

VII.2.1.2. Evaluación de autocompatibilidad.

Las inflorescencias encapuchadas se siguieron a lo largo de su desarrollo y maduración como infrutescencias, y estas se colectaron una vez maduras. En el laboratorio se anotó para cada infrutescencia el número de frutos producidos, el nivel de daño sufrido por herbívoros (ver Capítulo II), el número de semillas producidas, el número de óvulos abortados, así como el número de frutos en desarrollo. Las semillas obtenidas de las infrutescencias se sembraron para conocer si eran viables. El porcentaje de semillas viables se comparó con el obtenido para una muestra aleatoria de semillas obtenidas de frutos que provenían de inflorescencias marcadas que no fueron encapuchadas.

VII.2.1.3. Flujo de polen.

Para determinar el flujo de polen entre individuos, alrededor de las 17 hrs del 4 de diciembre de 1986, se colocaron polvos fluorescentes en varias flores recién abiertas de un individuo encontrado en un claro. Varias horas después, procurando que el período de mayor actividad de los colibríes (polinizadores de A. aurantiaca (Toledo, 1977)) hubiera pasado (5-12 A.M.). A partir del individuo marcado se colectaron las flores claramente expuestas a polinizadores, es decir que estuvieran completamente abiertas, de individuos encontrados dentro de un radio aproximado de 10 metros. Se anotó la distancia en centímetros entre estos individuos y la planta marcada. Las flores se revisaron con un microscopio estereoscópico, bajo luz negra, para detectar la presencia de los polvos fluorescentes en el estigma de las flores.

VII.2.1.4. Dispersión.

Para estimar el potencial de dispersión de las semillas de Aphelandra aurantiaca se elaboró en el laboratorio un modelo físico de una planta reproductiva. Este modelo consistió de un asta de madera que representó el tallo de una Aphelandra reproductiva. Sobre el asta se colocaron, por medio de una tachuela, infrutescencias maduras. Este sistema permitió regular diferentes alturas de las infrutescencias para simular individuos de diferentes tamaños. Las infrutescencias contienen frutos dehiscentes, de dispersión balística, que explotan al estar suficientemente secos.

El experimento consistió en dejar una sola infrutescencia montada en el asta por un lapso de entre uno y tres días hasta que todas las semillas fueron dispersadas. Diariamente se registraba la distancia de cada semilla expulsada al asta, colectándola posteriormente para evitar equivocaciones. El experimento se repitió colocando infrutescencias (una sola cada vez) a 3 distintas alturas del asta, 100, 50 y 20 cm, tratando de cubrir el rango de alturas de los individuos reproductivos de A. aurantiaca. Para la primera altura sólo se usó una infrutescencia, en los otros dos casos se usaron tres y cinco réplicas, respectivamente.

VII.2.2. Obtención de patrones de fecundidad.

Para la parte demográfica, se siguieron los individuos marcados en los sitios permanentes de observación. De los individuos que produjeron inflorescencias se obtuvieron los siguientes datos: i) fecha de producción de inflorescencias inmaduras y maduras, ii) largo total de las inflorescencias maduras, iii) fecha de dispersión de las semillas y iv) depredación de inflorescencias e infrutescencias.

De 108 inflorescencias colectadas dentro del mosaico de regeneración de la selva, se ajustó una función lineal del número de flores por inflorescencia como función de la longitud de la misma (Fig. VII.1). Dado que cada flor produce 4 óvulos, el modelo puede usarse para estimar la fertilidad de las plantas considerando únicamente la longitud total de inflorescencias por individuo. Para determinar la fecundidad, i.e., número de semillas producidas por individuo, el valor de fertilidad estimado se ajustó por un factor de absorción de óvulos (que se supuso constante para los diferentes sitios de observación) calculado con base en las infrutescencias colectadas de distintos ambientes, y un factor de reducción numérica de óvulos y semillas por daños de herbivoría (que varió entre los sitios). Este último factor de corrección se obtuvo de los registros de herbivoría en los sitios permanentes de observación (Capítulo II). Esta metodología permitió estimar la fecundidad individual sin provocar alteraciones en la dinámica de los sitios.

La probabilidad de reproducción se evaluó por dos vías: en la primera se estimó la proporción de individuos que se reprodujeron el año de estudio, en las diferentes categorías de tamaño para los nueve sitios de observación permanente; es decir la probabilidad de reproducción en un año. La segunda se evaluó por medio de la presencia de la cicatriz que deja la inflorescencia al caerse (Fig. I.5). Se estimó el porcentaje de individuos que presentaban al menos una cicatriz de inflorescencia, en las cinco categorías de tamaño para los nueve sitios. Este valor describe la probabilidad asociada a que un individuo de cierta categoría de tamaño se halla reproducido al menos una vez (aún cuando en el año de estudio no se reprodujera). Estos individuos fueron considerados como individuos reproductivos.

En un intento de explorar los posibles factores que influyen en el rendimiento reproductivo de los individuos, los valores de fertilidad calculados para los individuos del sitio sucesional de baja densidad se correlacionaron con medidas de luz obtenidas por encima de dichos individuos (ver Capítulo II).

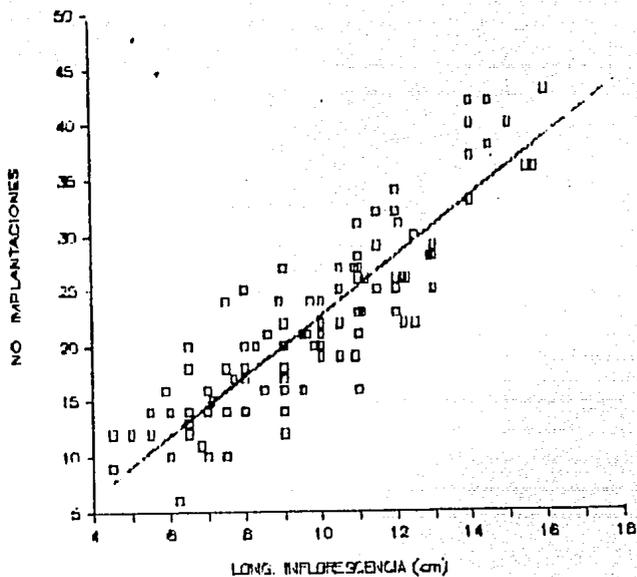


Fig. #VII.1 Características de las inflorescencias de Apelandra aurantiaca.

Modelo de regresión lineal del número de implantaciones en función del largo de la inflorescencia. La ecuación que define la recta es: $y = 2.7024x - 4.3350$, con un coeficiente de correlación de 0.8887 ($p < 0.01$, con 106 grados de libertad).

VII.3. Resultados y Discusion.

VII.3.1. Historia natural de la reproducción.

VII.3.1.1. Fenología.

El periodo de floración de Aphelandra aurantiaca comienza en septiembre, tiene su pico en noviembre y algunos individuos aún florecen en enero y febrero. Los primeros individuos florecen en sitios abiertos (borde de la selva y claros), y los individuos mas tardios en la selva madura. La maduración de los frutos lleva entre dos y tres meses, por lo que los encontramos maduros desde diciembre hasta mayo, con el máximo en febrero; La dispersión (por explosión de los frutos en el momento en que estos estan suficientemente secos) se lleva a cabo en la época de sequia, inicia a finales de febrero con un pico en abril y termina en mayo. Las plántulas comienzan a germinar desde marzo (Fig. VII.2), sin embargo el pico se encuentra en los meses de junio y julio y algunas aún aparecieron en octubre (Capitulo VIII). Así, al parecer las semillas tardan entre 1 y 6 meses en germinar.

VII.3.1.2. Biología floral.

Las inflorescencias varían en longitud entre 4.5 y 19 cm, lo que significa, a partir de la regresión calculada entre número de flores y largo de la inflorescencia (cf. Fig. VII.1) un número de entre 8 y 47 flores o bien entre 32 y 188 óvulos por inflorescencia. Generalmente, los individuos presentan una sola inflorescencia, aunque existen algunos que llegan a tener hasta cuatro.

La apertura de las flores no ocurre sincronicamente en toda la inflorescencia. Estas abren secuencialmente desde aquellas que se encuentran en la base hasta aquellas encontradas en la punta de la inflorescencia. A partir de que se origina un botón floral hasta que abre la flor transcurre aproximadamente un mes. Las flores permanecen abiertas entre uno y tres días, pero probabemeté son receptivas sólo durante el primer día. Mc Dade y Kinsman (1980), mencionan que para otra especie de Aphelandra en Costa Rica, Aphelandra golfodulcensis, la mayoría de las flores duran un día y abren entre las 5:45 y las 7:00 A.M.

VII.3.1.3. Polinización.

Las flores de Aphelandra aurantiaca son polinizadas por colibríes en particular, por un colibrí no territorial residente de la selva de Los Tuxtlas, Phaetornis superciliosus (Toledo, 1977 y observaciones personales).

Toledo (1977), menciona que Aphelandra aurantiaca es también visitada por mariposas. Registros para otras especies de Aphelandra, mencionan a Phaetornis superciliosus como el polinizador legítimo y a otros colibríes así como abejas como ilegítimos, que roban néctar y polen. La hora mas común de visita para dichas especies es entre las 10:00 y 11:00 con un rango de entre las 7:00 y 17:00 horas. Las visitas ilegítimas

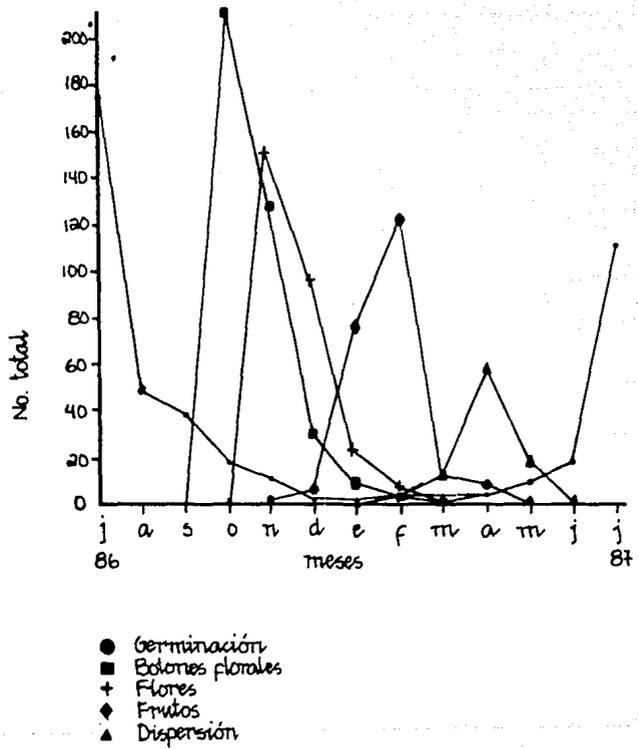


Fig. VII.2 Fenología de *Aphelandra aurantiaca* en Los Tuxtlas, Veracruz.

disminuyen en gran medida el número de semillas producidas. (Mc Dade y Kinsman, 1980). Opler et al. (1980) mencionan que el 90% de las especies de plantas menores de 5 metros en las selvas neotropicales, son polinizadas por abejas, en particular del género Trigona. Tal es el caso de varias especies de herbáceas del género Costus (Schemske 1981, 1982, 1983, 1984). Toledo (1977) menciona que para el caso de Los Tuxtlas existen 11 especies de colibríes y 26 especies de plantas polinizadas por éstos. De acuerdo a la fenología de la especies visitadas por colibríes, existe una abundancia de néctar disponible de febrero a junio con un pico en abril y un período de escasez de septiembre a diciembre. Ya que éste último es el período de floración de Aphelandra aurantiaca, lo anterior podría estar indicando a una competencia de dichas plantas por polinizadores sin embargo, no existen datos para afirmarlo.

Por otro lado, se ha observado (Toledo, 1977) que Phaetornis superciliosus presenta un comportamiento nómádico y que en época de frío (noviembre a febrero) migra a regiones elevadas (850 m s.n.m.). Lo anterior podría explicar el hecho de que hayan sido pocas las observaciones de colibríes en Aphelandra durante este período. Esto podría significar que los polinizadores constituyen un recurso limitante en la reproducción de esta herbácea, particularmente en los sitios maduros de la selva (ver adelante), en los que la entrada de luz y la temperatura son menores que en los claros. Existe evidencia que sugiere que el número de granos de polen depositados sobre el estigma de las flores para especies de la misma familia que Aphelandra es determinante en la producción de semillas (Trichanthera gigantea) (Mc Dade, 1983), lo mismo sucede con otras herbáceas (Colosi y Cavers 1984). Son necesarias observaciones más detalladas del comportamiento de este polinizador con respecto al éxito reproductivo de Aphelandra aurantiaca.

El volumen de néctar por flor para las tres diferentes horas de registro, permaneció constante (Cuadro VII.2). El volumen de néctar máximo (8.133 microlitros) fue relativamente bajo al compararlo con datos de otras especies de la misma familia, polinizadas por colibríes. Por ejemplo: Aphelandra golfodulcensis y Justicia aurea en Costa Rica, producen 33.4 y 22.3 microlitros de néctar respectivamente (Mc Dade y Kinsman, 1980). Sin embargo, otras especies polinizadas por colibríes producen cantidades de néctar menores en comparación con Aphelandra aurantiaca, entre ellas: Cuphea sp. (1.77 microlitros) e Inga brenessi (0.85 microlitros) (Feisinger, 1978). Es necesario aclarar que los resultados pueden estar sesgados ya que no se hizo una evaluación de la cantidad de néctar producido por la madrugada, que es cuando más néctar se produce en otras especies de Aphelandra (como A. golfodulcensis (Mc Dade y Kinsman, 1980).

La concentración de azúcar del néctar es de 17.55%, dato intermedio a los registrados en otras especies de la misma familia. La concentración de azúcar en Aphelandra golfodulcensis y Justicia aurea es de 26 y 20.2% respectivamente (Mc Dade y Kinsman, 1980)

CUADRO VII.2

Volúmen de néctar a distintas horas del día, en flores de
Aphelandra aurantiaca en Los Tuxtlas, Veracruz

Hora del día	Microlitros promedio (media + e.s.)	Coefficiente de variación	Número de flores
8:00	8.133 + 1.74	35.41	11
10:00	6.791 + 2.58	56.91	9
12:00	7.013 + 1.84	43.63	11

VII.3.1.4. Evaluación de la capacidad de autofecundación.

Existe la posibilidad de autofecundación en esta especie; de las inflorescencias encapuchadas (18) 14 produjeron semillas. En estas, el porcentaje promedio de óvulos que originaron semillas fue de 28.2%, valor muy semejante al encontrado en inflorescencias (no encapuchadas) de sitios abiertos (23.78%) y de sitios maduros (24.75%) de las selva. Al poner a germinar un lote de semillas ($N = 28$) provenientes de óvulos autofecundados, bajo condiciones de sol (ver Capítulo VIII para el método), se obtuvo un 33% de germinación. Este valor es menos de la mitad del porcentaje obtenido ($x + d.s. = 69\% \pm 11.5$), bajo las mismas condiciones, para semillas de infrutescencias colectadas al azar en diferentes ambientes (Capítulo VIII). Una prueba de X^2 mostró que la diferencia es significativa ($X^2 = 8.012 p < 0.001$).

Así, si bien existió autofecundación esta redujo la capacidad de germinación de las semillas. Schemske (1983) menciona que tres especies de Costus, presentan autofecundación, y este evento reduce el número de semillas producidas en un 12% a 33%. Es necesario hacer un estudio con más detalle, y con un mayor número de semillas para entender el papel que juega la autofecundación en la biología de Aphelandra aurantiaca.

VII.3.1.5. Flujo de polen.

Los pocos datos que obtuvimos para el flujo de polen indican que la mayoría de los granos viajaron a una distancia promedio de metro y medio, llegando algunos hasta 5 m (Fig. VII.3). Estas distancias son menores a las reportadas por Linhart (1973) para una especie de Heliconia, cuyo vector de polinización es también Phaetornis superciliosus. Sin embargo es necesario llevar a cabo estudios con un mayor número de observaciones en los diferentes ambientes.

VII.3.1.6. Aborción de óvulos.

La aborción de óvulos es otro aspecto que determina el resultado de los patrones reproductivos. Existen varias ideas para explicar el por qué de la misma (Stephenson, 1981) recibiendo mayor atención la limitación de recursos. Al parecer, existen en las plantas mecanismos fisiológicos que balancean el número de óvulos que pueden desarrollarse en función de la energía que posee la planta materna. El compromiso energético es el de obtener un número óptimo de semillas con las características necesarias para su desarrollo y éxito en su establecimiento como plántulas. Generalmente se ha planteado que en lugares sombreados donde la intensidad de luz es baja, el número de abortos es mayor (Dahlem y Boerner, 1985).

De 108 inflorescencias colectadas, el promedio de aborción de óvulos por inflorescencia fue del 10%. Este dato es semejante al descrito para Bauhinia unguolata una leguminosa arbustiva perenne, que presenta un porcentaje de aborción de 3.2 y 7.7% (Heithaus, 1982).

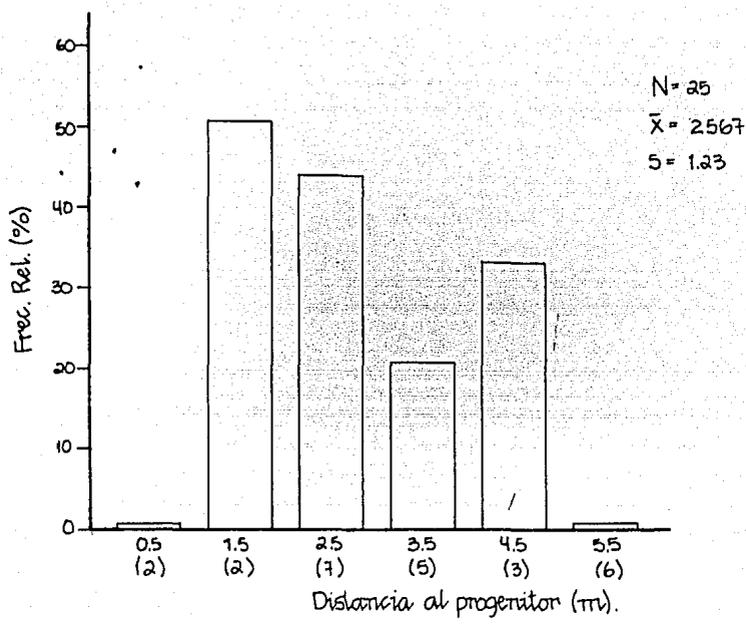


Fig. VII.3 Distribución de frecuencias de la distancia (m) a la que fueron transportados polvos fluorescentes depositados en una inflorescencia de Aphelandra aurantiaca en Los Tuxtlas. Entre paréntesis se indica el número de flores que presentaron polvos en el estigma.

VII.3.1.7. Dispersión de semillas.

La dispersión es un proceso que tiene impacto a diferentes niveles. En el nivel genético influye en la estructura genética de la población pues es, junto con el flujo de polen, una de las vías de movimiento de genes y puede jugar un papel determinante en la diferenciación poblacional (Hamrick y Loveless, 1987). En el nivel demográfico puede aumentar la probabilidad de sobrevivencia futura al transportar a los individuos lejos de la madre donde el riesgo de muerte sea menor (por herbivoría, patógenos, depredación y competencia) y las condiciones de micrositio sean más favorables (Janzen, 1971; Howe y Smallwood, 1982; Dirzo y Domínguez, 1986). La mayor cantidad de información que existe es principalmente sobre dispersión primaria y poco se sabe sobre el impacto o el papel que juega la dispersión secundaria.

Para el caso de Aphelandra aurantiaca la dispersión de las semillas es balística, es decir las semillas son expulsadas de la cápsula por la acción del retináculo que al secarse se desprende y las arroja con fuerza. De los experimentos llevados a cabo en el laboratorio se observó que las semillas pueden ser lanzadas a una distancia de hasta 8.57 metros. La distancia de dispersión varió dependiendo de la altura a la cual fué colocada la infrutescencia. Las curvas de dispersión generadas (Fig. VII.4) muestran que la mayoría de las semillas caen a menos de 3 m de distancia del punto de dispersión, con un valor modal de 1.5 m. Valores muy cercanos, de unos cuantos centímetros en la vecindad de la infrutescencia, son poco comunes. Asimismo, se observó que a menor altura de la infrutescencia, la distancia de dispersión promedio fué menor. La forma de la curva se sesgó hacia valores pequeños (cf. Fig. VII.4). Un ANDEVA de una vía para la distancia promedio alcanzada por las semillas dispersadas de inflorescencias colocadas a diferentes alturas, mostró que existen diferencias significativas para las tres alturas (1m, 50 y 20 cm) ($F(2,295) = 10.112$, $p < 0.001$). Se han reportado patrones de dispersión semejantes para algunas especies del sotobosque de selvas. Para Dalechampia spathulata, un arbusto perenne de la familia Euphorbiaceae en los Tuxtles, la dispersión es también balística y las semillas alcanzan entre 1 y 6 m (Armbuster, 1982). Esta especie presenta individuos de altura mayor que la especie aquí estudiada. Para Calathea ovandensis (Horvitz y Beattie, 1980) la distancia alcanzada por las semillas, dispersadas balísticamente, es de unos cuantos centímetros alrededor de la planta madre. Posteriormente, las semillas son llevadas a mayores distancias por hormigas (hecho bastante común en hierbas del sotobosque) a una distancia entre 5 cm y 9.04 metros.

Es posible que mediante este tipo de dispersión las interacciones que podrían darse entre individuos de la misma cohorte se vean reducidas, pues son pocos los individuos que caen cerca de la planta progenitora; la mayoría cae entre uno y tres metros de distancia, la cual es considerable si tomamos en cuenta que el tamaño medio de Aphelandra en Los Tuxtles es de 30 cm. Además las semillas son dispersadas en varias direcciones sin que caigan al suelo en manchones.

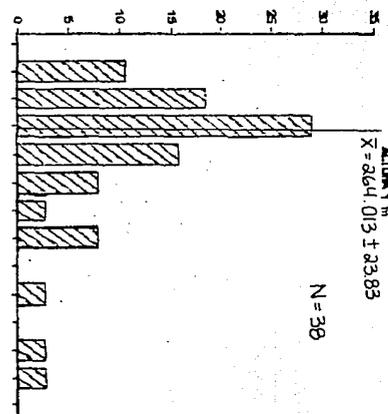
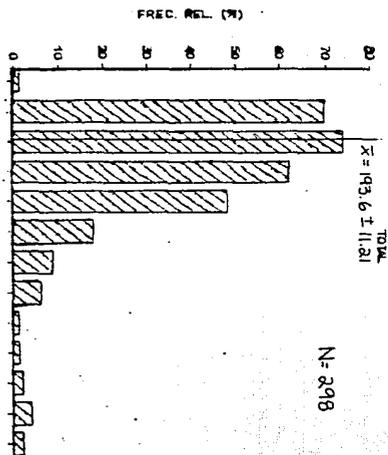
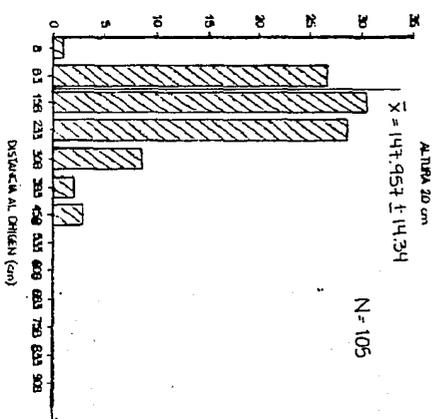
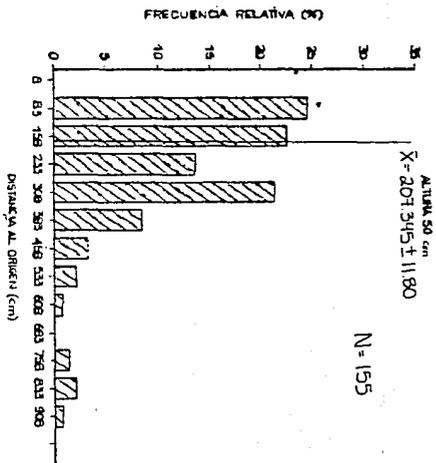


Fig. # VII.4 Curvas de dispersión de semillas para inflorescencias colocadas a diferentes alturas dentro del laboratorio. Se indica el valor de la media \pm el error estándar. N = número de semillas.

VII.3.2. Resultados

VII.3.2.1. Patrones de fecundidad y su variación en el mosaico de regeneración de la selva.

El número de óvulos por individuo (calculado a partir del largo de la inflorescencia) en Aphelandra aurantiaca está correlacionado positivamente con el vigor vegetativo de la planta expresado en términos del área foliar en pie ($r = 0.391$, $p < 0.01$), del diámetro basal del tallo ($r = 0.288$ $p < 0.01$) y de la longitud (escala log) del mismo ($r = 0.1426$ $p < 0.05$ con 200 g.l. en todos los casos). De estas características vegetativas el diámetro del tallo y el área foliar explican el 41% de la variación interindividual en la fertilidad ($F(2,198) = 21.34$, $r = 0.1689$).

El porcentaje de individuos reproductivos en el año de estudio se concentró en la tercera categoría de tamaño, es decir los individuos de entre 20 y 30 cm de longitud inicial del tallo, fueron los que presentaron una probabilidad de reproducción mayor (Fig. VII.5). En general, sin tomar en cuenta las diferencias en tamaño, el claro de baja densidad presentó un número significativamente mayor de individuos reproductivos, mientras que los sitios claro alta y maduro alta presentaron un número significativamente menor de individuos reproductivos con relación a los demás sitios ($G \text{ total} = 31.98$, $p < 0.01$, 32 g.l.) (Cuadro VII.2a).

Al analizar el número de individuos reproductivos en las cinco categorías de tamaño en los nueve sitios (para el año de estudio), se observó que los únicos sitios que difieren significativamente son claro baja, con una sobreabundancia de individuos reproductivos en la 1a. categoría y sucesional media con una sobrabundancia de individuos reproductivos en la 5a. categoría de tamaño ($G \text{ total} = 57.05$, $p < 0.01$, g.l. = 32) (Cuadro VII.2b). Los demás sitios no presentaron diferencias estadísticamente significativas.

El porcentaje de individuos que se han reproducido al menos una vez (es decir la probabilidad de ser un individuo reproductivo) para la población en su conjunto, aumentó en forma lineal a medida que aumenta el tamaño de los individuos (Fig. VII.6). La probabilidad de reproducción se ajustó a un modelo lineal del tipo $y = 0.1997(1t) - 0.2029$, con un $r = 0.9399$; $p < 0.01$. Los individuos de 10 cm de tallo o menores, presentaron la probabilidad más baja (0.025, es decir 3 individuos en 100). Lo contrario sucede con individuos de más de 40 cm, los cuales presentaron una alta probabilidad de reproducirse (0.888, es decir 90 individuos de 100). Esta misma tendencia se observó en los nueve sitios (Cuadro VII.4).

Por medio de un análisis de contingencia (Greig-Smith, 1983) y analizando los valores de los residuos ajustados (Haberman, 1973 en Greig-Smith op. cit.) se observó que el único sitio que difiere significativamente de los demás fue el claro de baja densidad, con una sobreabundancia de individuos

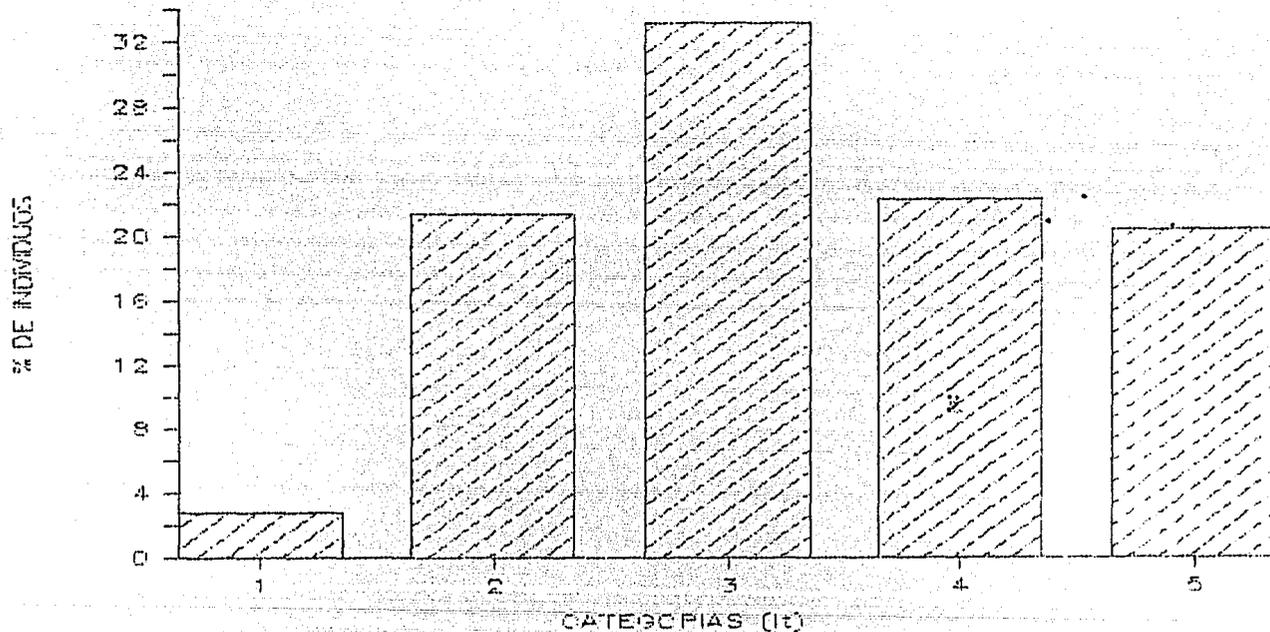


Fig. # VII.5 Porcentaje de individuos reproductivos en cada una de las categorías de tamaño, definidas a partir de la longitud total inicial. 1 = 1 a 10cm; 2 = 11 a 20; 3 = 21 a 30; 4 = 31 a 40 y 5 = 41 en adelante. Para el año de estudio.

CUADRO VII.3

Análisis de contingencia del número de individuos reproductivos y no reproductivos, en el año de estudio, para los nueve sitios (A).
Análisis de contingencia del número de individuos reproductivos en las diferentes categorías de tamaño, para los sitios de observación en el año de estudio (B).

Entre paréntesis se indica el valor de G subtotal y total, así como el valor del residuo ajustado, únicamente en los sitios con un valor de G significativo. Los residuales con un valor mayor que 1.976 son significativos.

* = $p < 0.1$, ** = $p < 0.05$ y *** $p < 0.01$

(A)

Categoría	CA	CM	CB	SA	SM	SB	MA	MM	MB	TOTAL
Reprod	38 (-3.5)	22	37 (4.52)	56	10	14	33 (-2.67)	15	12	237 (16.53)**
No reprod	130 (3.5)	31	25 (-4.52)	82	30	25	104 (2.67)	27	11	465 (15.46)**
TOTAL	168 (9.98) **	53 (1.38) NS	62 (17.34) **	138 (2.79) NS	40 (1.44) NS	137 (0.08) NS	42 (6.07) *	23 (0.07) NS	702 (-7.17) **	465 (31.98) ***

(B)

Categoría	CA	CM	CB	SA	SM	SB	MA	MM	MB	TOTAL
1	0	1	5	1	1	1	0	0	0	9 (14.74)*
2	8	3	13	13	0	1	6	4	1	49 (11.14)NS
3	15	7	10	12	3	5	12	7	2	73 (5.24)NS
4	9	9	5	11	1	5	5	3	4	52 (7.70)NS
5	6	2	4	19	5	2	10	1	5	54 (18.23)NS
TOTAL	38 (4.71) NS	22 (5.86) NS	37 (13.05) **	56 (5.49) NS	10 (8.07) *	14 (5.49) NS	33 (4.44) NS	15 (4.84) NS	12 (5.11) NS	237 (57.05) ***

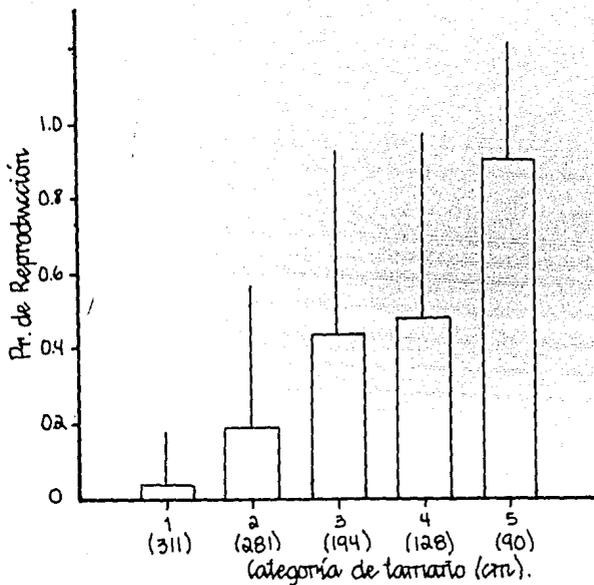


Fig. VII.6

Probabilidad de reproducción en individuos de diferente tamaño para la población total. La probabilidad de reproducción se calculó con base en la presencia de cicatrices de la inflorescencia (ver texto).

Las líneas verticales sobre las barras representan el error estándar. Entre paréntesis se indica el número de individuos en cada categoría.

CUADRO VII. 4

Probabilidad de reproducción como función de la longitud del tallo en Apfelandrea aurantiaca. La tabla muestra los parámetros de la función ajustada. m = pendiente, b = ordenada al origen r = coeficiente de correlación. * = $p < 0.05$ y ** y $p < 0.01$.

Sitio	m	b	r	n
CA	0.019 ± 0.001	0.099 ± 0.129	0.486 (NS)	6
CM	0.221 ± 0.003	-0.265 ± 0.104	0.952 (*)	6
CB	0.234 ± 0.003	-0.025 ± 0.090	0.949 (*)	6
SA	0.014 ± 0.003	-0.060 ± 0.136	0.662 (NS)	6
SM	0.010 ± 0.003	-0.099 ± 0.140	0.682 (NS)	6
SB	0.018 ± 0.225	-0.105 ± 0.225	0.730 (NS)	6
MA	0.012 ± 0.001	-0.112 ± 0.052	0.770 (NS)	6
MM	0.028 ± 0.004	-0.283 ± 0.125	0.944 (*)	6
MB	0.023 ± 0.004	-0.291 ± 0.169	0.982 (**)	6

reproductivos en la primera categoría de tamaño ($G_{total} = 57.01$ con 32 g.l. $p < 0.01$) (Cuadro VII.5). Este resultado es semejante al obtenido para la probabilidad de reproducción en el año de estudio. Lo anterior parece indicar que las cicatrices florales son un buen indicador de la historia reproductiva de los individuos.

El número de óvulos promedio en individuos de diferente tamaño presentó una relación directamente proporcional con la categoría de longitud inicial del tallo. Para individuos de mayor tamaño la fertilidad promedio es mayor. La curva se ajustó a un modelo lineal del tipo $y = 9.866(1t) - 8.405$, con un $r = 9.997$. Un ANDEVA de una vía mostró que existen diferencias significativas entre las cinco categorías de tamaño ($F(4,732) = 16.838$, $p < 0.001$) (Fig. VII.7).

Las diferencias individuales en el número promedio de óvulos por individuo de distinto tamaño para los nueve sitios, muestran una tendencia semejante a la de la población en su conjunto. Los ANDEVAS de una vía mostraron que existen diferencias significativas en el número promedio de óvulos producidos por individuos de tamaño distinto en todos los sitios menos en sucesional media (Fig. VII.8). Asimismo, se observó una tendencia de aumento en la fertilidad al aumentar el tamaño individual. En la mayoría de los sitios, los individuos en las cinco categorías de tamaño son significativamente diferentes entre sí (prueba de comparación múltiple a posteriori, Sokal y Rohlf, 1981). Cuando esto no sucede, los individuos que no difieren estadísticamente pertenecen a categorías inmediatas superiores o inferiores (ver por ej: claro baja). El sitio maduro de baja densidad, debido al reducido número de individuos que presentó se aleja de la tendencia mencionada para los demás sitios.

Al analizar la fertilidad individual en el mosaico de regeneración por medio de ANDEVAS de una vía, se observó que únicamente los individuos de las categorías de tamaño dos, tres y cuatro, presentaron diferencias significativas (Cuadro VII.6). Las pruebas de comparación múltiple a posteriori (Sokal y Rohlf, 1981) mostraron que: para la 2a. categoría el sitio claro baja tiene una fertilidad mayor que los demás y el sitio maduro alta, presenta un valor significativamente menor que claro y sucesional de alta densidad. En la 3a. categoría, de nuevo el sitio claro baja presenta el valor mayor, pero no difiere de los sitios maduro y sucesional de baja densidad (sin embargo, estos presentan un número pequeño de individuos). De nuevo es el sitio maduro alta junto con sucesional alta los que presentan los valores más pequeños. Para la 4a. categoría nuevamente el sitio claro baja presenta la mayor fertilidad. En general parece que el aumento en la fertilidad promedio está relacionada con la interacción de la densidad y la edad sucesional, es decir, en sitios más abiertos y de menor densidad la fertilidad es mayor que en sitios cerrados y con altas densidades, con varias posibles combinaciones. Son necesarios análisis estadísticos detallados para describir de mejor manera el comportamiento de la fertilidad en el mosaico de regeneración.

CUADRO VII.5

Análisis de contingencia para el número de individuos que presentaron al menos una cicatriz de inflorescencia.

En la tabla se presenta entre paréntesis el valor del residuo ajustado, para aquellos sitios y categorías que presentaron un valor de G significativo en los subtotales (también entre paréntesis). Los valores mayores de 1.976 para los residuos ajustados son significativos.

Cat	CA	CM	CB	SA	SM	SB	MA	MM	MB	TOTAL
1	0	1	5 (3.31)	1	1	1	0	0	0	9 (14.76)*
2	9	3	13	13	0	1	6	4	1	50 (10.26)NS
3	16	7	10	12	3	5	12	7	1	73 (6.89)NS
4	9	9	6	11	1	5	5	3	4	53 (7.01)NS
5	6	2	4 (-1.90)	19	4	2	10	1	5	53 (18.09)**
	40 (5.18) NS	22 (5.65) NS	38 (11.96) **	56 (5.73) NS	9 (6.79) NS	14 (5.36) NS	33 (4.66) NS	15 (4.73) NS	11 (6.95) NS	238 (57.01) **

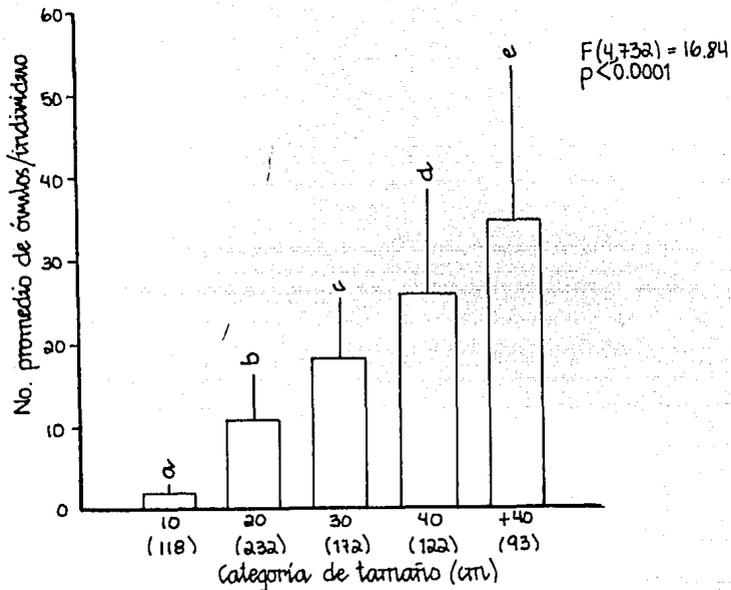


Fig. VII.7

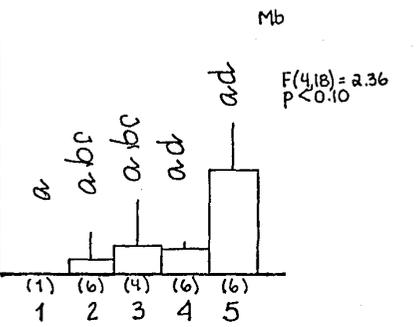
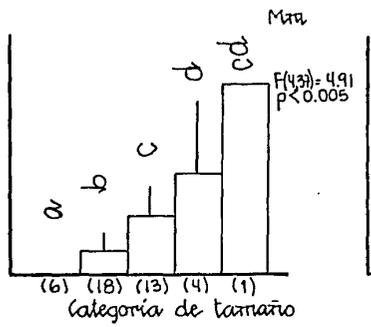
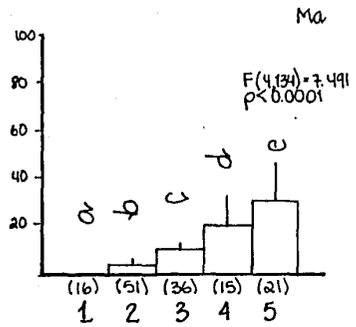
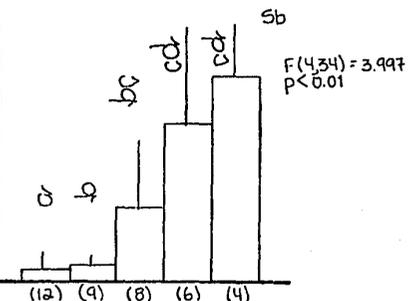
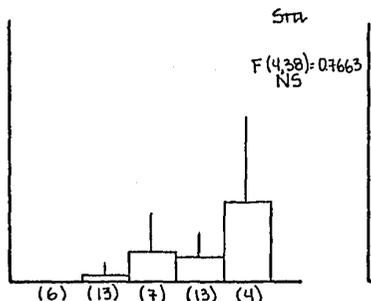
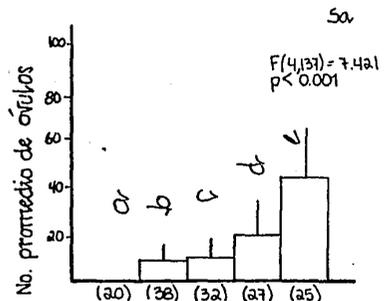
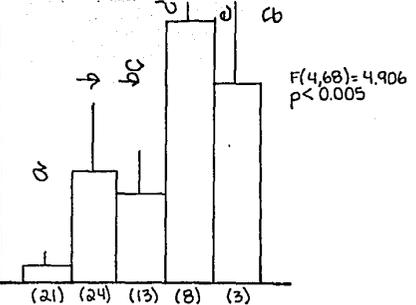
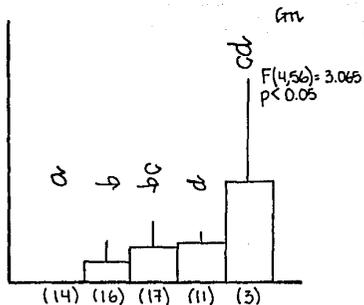
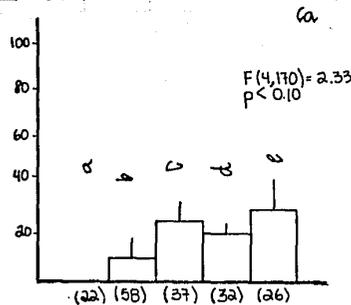
Fertilidad promedio para la población de Aphelandra aurantiaca en Los Tuxtlas.

Los individuos se agruparon en categorías de tamaño del tallo. Entre paréntesis se indica el número de individuos en cada categoría. Las líneas verticales sobre las barras representan el error estándar.

Las categorías de tamaño señaladas con la misma letra no presentan diferencias estadísticamente significativas.

Fig. VII.8

Número de óvulos promedio para individuos de diferente tamaño dentro de los nueve sitios de observación permanente. Entre paréntesis se indica el número de individuos. Las líneas verticales sobre las barras representan dos veces el error estándar. Las categorías de tamaño señaladas con las mismas letras no presentan diferencias estadísticamente significativas.



CUADRO VII.6

Variación de la fertilidad promedio en individuo de Aphelandra aurantiaca en el mosaico de regeneración. Se muestran los valores para individuos de la misma categoría de tamaño en diferentes tipos de parche dentro del mosaico. Los promedios de los sitios se ordenaron de mayor a menor. Los sitios unidos por una misma línea no presentan diferencias estadísticamente significativas

Categoría	Número de individuos	Valor de F	Probabilidad	
1	117	1.156	0.3330	
2	231	3.976	0.0002	<u>CB SB CM MM SA CA MB SM MA</u>
3	171	1.862	0.0692	<u>CB SB CA MM SM CM MB SA MA</u>
4	121	4.107	0.0003	<u>CB SB MM MB CM CA MA SA SM</u>
5	92	0.698	0.6923	

El número promedio de óvulos por individuo reproductivo en la población total permaneció constante al aumentar el tamaño de los individuos (Fig. VII.9) ($F(4,198) = 1.206$, N.S.). Este mismo patrón se observó en el mosaico de regeneración. Los ANDEVAS de un camino, realizados dentro de cada sitio permanente de observación, no mostraron diferencias significativas de esta variable entre individuos de distintas categorías de longitud del tallo) (Cuadro VII.7). Tomando como constante el tamaño individual, el número medio de óvulos por individuo fue mayor en los claros de alta y baja densidad y en el sitio sucesional media. Los demás sitios no presentaron diferencias significativas ($F(8,202) = 4.825$, $p < 0.0001$) (Fig. VII.10).

La relación del número de óvulos por individuo con la intensidad luminica (densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos) no fue significativa ($r = 0.194$; 39 g.l.). Asimismo, la correlación con la calidad de la luz (rojo / rojo lejano) no fue significativa ($r = 0.274$ con 39 g.l.). Es necesario hacer un estudio detallado de la relación que guardan estas dos variables con respecto a la fertilidad en Aphelandra aurantiaca, pues los datos del presente estudio son pocos y pueden no ser representativos.

VII.3.2.1. Discusión

El comportamiento de la fertilidad en Aphelandra aurantiaca coincide con la tendencia generalizada de que la fecundidad promedio aumenta con el tamaño de los individuos, hecho común en gran cantidad de herbáceas de sotobosque (Harper, 1977; Solbrig, 1981; Silvertown, 1982 y Horvitz y Schemske 1986). Sin embargo, para la especie estudiada la fertilidad promedio en individuos que se reprodujeron el año de estudio resultó ser independiente del tamaño de los mismos. Lo antes mencionado podría ser explicado como el resultado de dos factores; por un lado la estructura de tamaños de la población y por otro lado, el hecho de que la probabilidad de reproducción aumenta con el tamaño. Un ejemplo es el hecho de que la primera categoría difiera de todas las demás. Esto podría deberse a que por un lado hay un alto número de individuos jóvenes (Capítulo III) y por otro lado, la probabilidad de que un individuo pequeño se reproduzca es baja. Es así que al calcular la fertilidad promedio, ésta se reduce considerablemente. Otro ejemplo es el hecho de que en varios sitios (claro media, sucesional baja, maduro media y maduro baja) la fertilidad promedio de las categorías cuatro y cinco no presentaron diferencias significativas. Lo que podría explicarse por que la probabilidad de reproducción en esas categorías es alta (cercana a 1) y por tanto al calcular el promedio no disminuye en gran medida la fertilidad. De lo anterior podríamos concluir que para Aphelandra aurantiaca los patrones de reproducción están definidos por la combinación de la fertilidad y la probabilidad de reproducción (algo muy semejante a lo que sucede con Astrocaryum mexicanum Sarukhán et al., 1984).

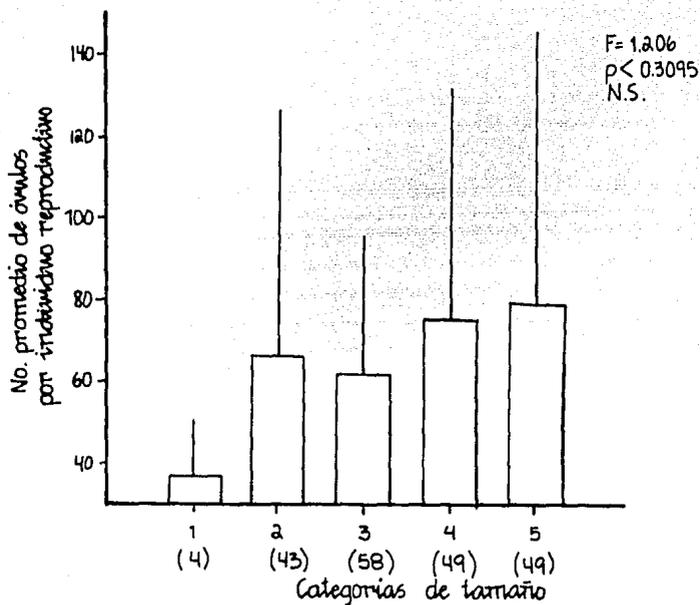


Fig. VII. 9 Número promedio de óvulos por individuo reproductivo, para individuos de tamaño distinto. Las líneas verticales sobre las barras representan el error estándar. Entre paréntesis se indica el número de individuos que se reprodujeron en el año de estudio.

CUADR VII.7

Valores de F para el número de óvulos promedio por individuo reproductivo de distintas categorías de tamaño en Aphelandra aurantiaca. p = nivel de significancia

Sitio	Valor de F	p
CA	0.771	0.553
CM	1.562	0.247
CB	1.848	0.146
SA	1.207	0.332
SM	1.896	0.313
SB	1.197	0.383
MA	1.714	0.176
MM	3.162	0.059
MB	1.510	0.297

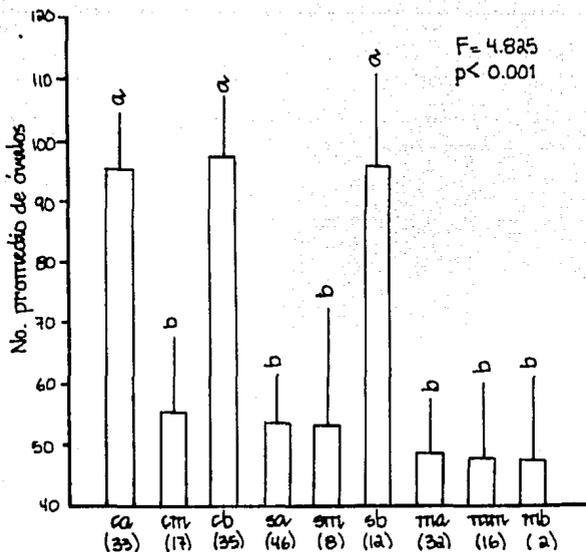


Fig. VII.10 Valores promedio del número de óvulos por individuo reproductivo para los nueve sitios de observación permanente. Entre paréntesis se indica el número de individuos. Las líneas verticales sobre las barras representan el error estándar. Los sitios señalados con las mismas letras no presentan diferencias estadísticamente significativas.

Para la especie estudiada parece ser más importante la probabilidad de reproducirse que la fertilidad. Es decir una vez que un individuo logra reproducirse, el número de semillas que produce es semejante e independiente del tamaño. La probabilidad de reproducirse en la población total de Aphelandra aurantiaca aumenta de manera proporcional al tamaño de los individuos. Es decir, los individuos de mayor talla presentan una probabilidad de reproducción mayor. Este resultado se obtuvo al analizar a los individuos reproductivos del año de estudio, así como al analizar la presencia de cicatrices de inflorescencias.

Algunos estudios han encontrado evidencia que sugiere que la luz juega un papel determinante sobre la reproducción para especies herbáceas en condiciones ambientales semejantes a las de Aphelandra (p.ej. Aster acumminatus y Narcissus pseudonarcissus (Collins et. al. 1985)). Para el caso de Aphelandra aurantiaca la luz y la densidad parecen ser los factores que determinan la probabilidad asociada a la reproducción, pues el número de individuos reproductivos fue mayor en el sitio claro baja y menor en los sitios claro alta y maduro alta.

El tamaño a la primera reproducción, y el rendimiento reproductivo en general, varía en muchas especies en función de la calidad ambiental del sitio de crecimiento (Barkham, 1980 a,b; Wilson, 1983). En Los Tuxtlas el tamaño crítico que marca la primera reproducción de Aphelandra varió entre los ambientes del mosaico de regeneración. En el sitio claro baja, se presentó un mayor número de individuos reproductivos en la primera categoría de tamaño. Lo anterior se encontró tanto para el número de individuos que se reprodujeron en el año de estudio como en el número de individuos reproductivos (evaluado mediante las cicatrices de la inflorescencia). El hecho de que no se encontrara este mismo resultado para los otros dos claros podría explicarse con base en dos factores: la densidad y la intensidad lumínica. Para el caso del sitio claro alta, la densidad (más del doble de individuos con respecto al sitio claro baja, 271 y 101 respectivamente) podría estar jugando un papel importante. Asimismo, este sitio presentó una cobertura de herbáceas mayor que el claro de baja densidad (Capítulo II). El sitio claro media presenta una densidad semejante al claro baja (105 y 101 individuos respectivamente), sin embargo, en este sitio (claro media) existe una alta densidad de individuos de Astrocaryum mexicanum que podrían hacer que el aumento en la intensidad de la luz originado por la caída de un árbol se vea reducido o incluso nulificado. El hecho de que la fecundidad promedio de individuos reproductivos sea significativamente mayor en los sitios claro baja, alta y sucesional media, parece reafirmar lo antes mencionado. Al parecer el tamaño a la primera reproducción de un individuo de Aphelandra aurantiaca en un claro es diferente al de un sitio maduro. Además la densidad parece jugar también un papel importante. Son necesarios estudios de campo a largo plazo, así como trabajos experimentales para describir los factores que determinan el tamaño a la primera reproducción en Aphelandra aurantiaca.

Aphelandra aurantiaca se apega a la tendencia encontrada en otras especies herbáceas de que la fecundidad decrece al avanzar la sucesión y que los sitios abiertos constituyen parches de gran cantidad de recursos que favorecen el evento reproductivo (Sarukhán et al., 1984; Collins et al., 1985; Gray, 1987; Smith, 1987).

Varios resultados apoyan lo antes mencionado, la fertilidad promedio para individuos de entre 11 a 40 cm de longitud del tallo, fué significativamente mayor en el sitio claro baja. Para los individuos reproductivos, los sitios claro alta, claro baja y sucesional media presentaron los valores más altos de fertilidad, independientemente del tamaño individual. El número de individuos que se reprodujeron el año de estudio fué mayor en el sitio claro baja. Asimismo, la densidad parece jugar un papel importante en los patrones reproductivos de la especie, pues la fertilidad promedio para individuos de las categorías de tamaño 2, 3 y 4 presentó los valores más bajos en los sitios claro sucesional y maduro de alta densidad.

El comportamiento reproductivo de Aphelandra aurantiaca presentó gran variabilidad. Los claros si bien constituyen parches donde se presenta un pulso de recursos abundantes, constituyen también un ambiente muy heterogéneo al nivel ocupado por Aphelandra. Poco se sabe sobre la naturaleza de las tendencias observadas en los patrones reproductivos para individuos de una misma especie que se distribuye en un gradiente de ambientes sucesionales. No es claro si se trata simplemente de una respuesta de plasticidad fenotípica o es producto de la respuesta diferencial entre genotipos (Gray, 1987; Schaal, 1984 y Sarukhán et al., 1984; Schaal, 1984; Gray, 1987). Es necesario seguir el comportamiento reproductivo de los individuos por varios años, así como realizar experimentos que nos permitan entender de manera más clara cómo operan la luz y la densidad sobre los patrones reproductivos de Aphelandra aurantiaca.

VII.4. Conclusiones.

La fertilidad por individuo promedio así como la probabilidad de reproducción están íntimamente ligadas con el tamaño individual. A medida que aumenta la talla en los individuos, aumentan tanto la fertilidad promedio como la probabilidad de reproducción. Sin embargo, la fertilidad promedio para individuos que se reprodujeron en el año de estudio resultó ser independiente del tamaño.

El tamaño a la primera reproducción resultó ser menor en el sitio claro baja.

El número de individuos reproductivos en el año de estudio fué mayor en el sitio claro baja y menor en los sitios claro y maduro de alta densidad.

La fertilidad promedio por individuo (para individuos de entre 11 y 40 cm de longitud del tallo) fue mayor en el sitio claro baja y menor en los sitios claro, sucesional y maduro de alta densidad.

La fertilidad promedio por individuo reproductivo (en el año de estudio) fue mayor en los sitios claro alta y baja y sucesional media.

La intensidad luminica y la densidad parecen ser los factores que influyen de manera más directa los patrones de reproducción de Aphelandra aurantiaca.

CAPITULO VIII

PATRONES DE RECLUTAMIENTO EN

Abelanda surattica

VIII.1. Introduccion.

VIII.1.1. Banco de Semillas.

Las poblaciones de plantas están compuestas de dos fases con características diferentes. La primera se encuentra sobre la superficie, como estructuras vegetativas, y con gran actividad de crecimiento meristemático. El segundo se encuentra en el suelo, poco aparente y en su mayoría en estado latente por lo que generalmente no es incluida en los estudios demográficos (pero ver Sarukhán 1974; Alvarez-Buylla, 1986). Esta segunda es denominada banco de semillas. A este banco se integran las semillas dispersadas durante el periodo reproductivo.

Dos características son las que permiten que las especies de plantas tengan banco de semillas: su latencia (periodo que permanece imposibilitada para germinar (Harper 1977)) y su longevidad (periodo que permanece viva en el suelo, sin germinar) (Harper, 1977; Fenner, 1985). Thompson y Grime (1979) (en Fenner, 1985) proponen cuatro modelos del banco de semillas basados en la época de dispersión y el tiempo que permanecen latentes las semillas en el suelo.

El banco de semillas tiene tanto importancia ecológica como evolutiva. En el terreno de la ecología es importante a diferentes niveles, incluyendo la interacción entre éstos.

A nivel de comunidades, constituye un potencial importante para la regeneración de los sistemas después de la perturbación y aún sin la presencia de ésta (Guevara y Gómez-Pompa, 1976; Fenner, 1985). En comunidades tropicales se ha encontrado que el banco de semillas está compuesto en su mayoría por semillas de especies secundarias (Guevara y Gómez-Pompa op.cit.).

A nivel poblacional, el banco de semillas es el reservorio del cual pueden emerger nuevos individuos renovando a la población. Por otro lado, permite a los individuos tener una dispersión en el tiempo, lo que determinará en gran medida los patrones de distribución y abundancia de diferentes especies.

A nivel individual, el banco de semillas puede aumentar las expectativas de dejar descendientes ya que al germinar semillas en condiciones favorables, la probabilidad de sobrevivir hasta la edad reproductiva aumenta (Cook, 1979; Alvarez-Buylla, 1986;).

Asimismo, el banco de semillas tiene un impacto a nivel genético, ya que en él se encuentran representadas generaciones diversas, por lo que constituye una memoria evolutiva que puede actuar como amortiguador de cambios en la variabilidad genética, ofreciendo una mayor flexibilidad en la respuesta a cambios ambientales continuos.

Para el caso particular de herbáceas tropicales es muy poco lo que se sabe, sin embargo, los datos generales apuntan hacia la ausencia de una longevidad prolongada de las semillas y por tanto de un banco permanente (Schemske, 1983; Mc Dade, 1985; Horvitz y Schemske, 1986; y Smith, 1987).

VIII.1.2. Germinación.

Las respuestas tan diversas de las semillas al llegar al suelo y experimentar condiciones heterogéneas pueden ser vistas como adaptativas para asegurar la sobrevivencia de los genotipos a ambientes cambiantes tanto en tiempo como en espacio (Fenner 1985).

Estudios fisiológicos (ver Angevine, y Chabot 1979 para una revisión) han mostrado los mecanismos tan especializados que presentan las semillas para detectar variables ambientales claves para su establecimiento y desarrollo. Lo anterior refleja claramente el papel ecológico y evolutivo que juega la germinación a nivel tanto individual como poblacional (Angevine, y Chabot 1979).

Existen varias razones para germinar lo más rápido posible, una vez dispersadas las semillas, entre ellas: i) disminuir el tiempo generacional y por tanto aumentar la tasa intrínseca de crecimiento, ii) disminuir el porcentaje de pérdida de semillas en el suelo por depredación y enfermedades, iii) aumentar la capacidad competitiva al ocupar primero el espacio y los recursos. Es así que cualquier retraso en la germinación, debe ofrecer cierta ganancia, vía aumento de la sobrevivencia o la fecundidad, que compense el retraso. Los mecanismos de germinación son muy importantes en esta etapa del ciclo de vida de las plantas, ya que es claro que el estadio de semilla y plántula representan, en la mayoría de las especies, puntos de alta mortalidad (Harper, 1977; Cook, 1979; Hickman, 1979).

Son muchos los factores que pueden influir en el comportamiento de la germinación de una especie (Harper, 1977; Angevine y Chabot, 1979; Fenner, 1985; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1987):

- a) Temperatura media y sus fluctuaciones diurnas
- b) Intensidad y calidad de luz
- c) Humedad del suelo y atmosférica
- d) Sales y compuestos químicos en el suelo
- e) Concentración de gases en el suelo
- f) Condiciones ambientales del progenitor
- g) Abundancia de depredadores y patógenos
- h) Densidad de vecinos

Del mismo modo, a nivel comunitario existen varias tendencias de las características de las semillas y el comportamiento de éstas a lo largo de la sucesión (Fenner, 1985, 1987): i) el tamaño de la semilla aumenta, ii) la longevidad y el período de latencia disminuyen, iii) aumenta el síndrome de dispersión zoócora y anemócora y iv) aumenta el contenido proteico y la cantidad de agua por unidad de peso de la semilla.

Para el caso de las selvas, las especies del sotobosque han sido poco estudiadas. En general, se plantea que la apertura del dosel genera condiciones ambientales diferentes que disparan la germinación en una gran cantidad de especies (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1987). Para el caso de herbáceas, existen pocos datos; de éstos parecería que existen especies que no germinan en condiciones de bosque maduro (mayor sombra), y que necesitan de la presencia de un claro para germinar (Schemske, 1983, 1984). Parece ser que lo mismo sucede con Calathea ovadensis en la zona de Los Tuxtlas (Horvitz y Schemske, 1986). Sin embargo, existen otras especies que germinan en ambas condiciones (tal es el caso de Apheleandra aurantiaca).

VIII.1.3. Reclutamiento.

Una característica común de las herbáceas perennes de bosques templados (y posiblemente también de bosques tropicales), es que presentan crecimiento vegetativo capaz de formar clones (Harper, 1977). La producción relativa de nuevos individuos por vías clonales y sexuales (por medio de semillas) depende de una gran variedad de factores que no han podido ser claramente descritos ni vinculados (ver Capítulo VI). La presencia de ambas vías de reclutamiento genera ciclos de vida complejos en estas especies, ya que cada vía acarrea consecuencias ecológicas y evolutivas diferentes.

Existe un gradiente de distintos ciclos de vida en cuyos extremos encontramos especies que se reproducen únicamente por vía sexual y esporádicamente producen ramets (ej: Viola sororia en Solbrig et al., 1980), y en el otro extremo, especies cuya población crece vía el reclutamiento de ramets por crecimiento vegetativo y rara vez producen semillas (ej: Mercurialis perennis, en Hutchings y Barkham, 1976). Dos especies que se encuentren en los extremos del gradiente pueden diferir en su dinámica poblacional, estructura genética, capacidad de colonizar espacio y competir por recursos limitados, en su habilidad para explorar nuevos habitats y en su velocidad de respuesta a cambios ambientales, aunque presenten el mismo tamaño poblacional.

Una de las diferencias importantes entre individuos reclutados vía semilla o vía ramet es la dependencia fisiológica a la planta que los origina. En el caso de los ramets esta dependencia es total, aunque el tiempo que permanecen unidos varía enormemente entre las especies (Bazzaz, 1984; Watkinson y White, 1985;). Este hecho origina marcadas diferencias demográficas entre las dos vías. Por ejemplo, la probabilidad de sobrevivencia y la probabilidad de reproducirse a un menor tamaño, son mucho mayores en un ramet que en una plántula. Lo anterior tiene repercusiones tanto individuales como poblacionales importantes (Harper, 1977; Bullock, 1980; De Steven, 1986; Mortimer 1987).

VIII.1.2. Objetivos.

Como se menciona anteriormente, A. aurantiaca presenta un ciclo de vida complejo con diferentes vías de reclutamiento de nuevos individuos: la vía sexual y la propagación vegetativa.

El objetivo del presente capítulo es tratar de contestar las preguntas: cuál es el la contribución relativa de ambas vías de reclutamiento al lote de nuevos individuos que ingresan a la población activa? cómo varía esta contribución en el mosaico de regeneración de la selva?.

VIII.2. Materiales y métodos.

VIII.2.1. Banco de semillas

Con la finalidad de obtener una idea acerca de la viabilidad a largo plazo de las semillas y por tanto de la posible existencia de un banco de semillas en el suelo, se llevó a cabo el siguiente experimento. Se utilizaron las semillas de la muestra colectada para el experimento de germinación en el campo (muestra al azar sin importar el origen). Las semillas fueron almacenadas (un total de 75) en una bolsa de papel, bajo obscuridad y en las condiciones ambientales del laboratorio. La siembra se realizó después de un año (marzo 1988), en condiciones semejantes a las del experimento de germinación en el laboratorio, sólo que en este caso se colocaron 25 semillas por caja de petri con tres réplicas.

VIII.2.2. Germinación.

Con la finalidad de obtener una idea de las características de la germinación en A. aurantiaca se llevaron a cabo dos experimentos, uno en el campo y otro en el laboratorio.

El experimento de campo trató de explorar si la germinación de las semillas ocurre diferencialmente entre sitios de diferente edad sucesional. Las semillas usadas en este experimento provenían de individuos encontrados en los diferentes sitios del mosaico de regeneración. Veinticinco semillas seleccionados al azar se colocaron en una charola de plástico con suelo sin propágulos de otro tipo. La charola se cubrió con una malla de plástico fina para evitar la entrada de depredadores. Se formaron dos lotes de 6 charolas cada uno. Un lote se colocó en un invernadero fuera de la selva, el otro lote se colocó al nivel del suelo de un sitio maduro de la selva, (en condiciones de sombra). La siembra se realizó en abril de 1987 (coincidente con el pico de dispersión de las semillas de Apheleandra) y se realizaron observaciones mensuales durante mayo y junio del mismo año.

Un segundo experimento, llevado a cabo en el laboratorio, se dirigió a evaluar si la germinación de las semillas esta relacionada con el ambiente (de sol o de sombra) que afecta a la planta materna. Con este fin se colectaron semillas provenientes de individuos encontrados en claros grandes y de individuos que

crecían bajo el dosel del bosque, es decir en sombra. De esta manera se formaron dos lotes experimentales (semillas de sol y semillas de sombra) cada uno con tres réplicas. Cada réplica consistió de 15 semillas sembradas sobre agar bacteriológico al 1% dentro una caja de petri. Las cajas se colocaron en cámaras de ambientes controlados (CONVIRON Environmental Chambers, Ltd.). Los dos lotes (sol-sombra) se colocaron en una cámara con un fotoperiodo de 12 horas y 25 °C de temperatura. Otros dos lotes se colocaron en otra cámara con la misma temperatura pero en condiciones de obscuridad.

Para la condición de luz, las cajas de petri se revisaban cada 2 días. Se anotaban las semillas germinadas y se retiraban para evitar confusiones. Las semillas germinadas en obscuridad se contaron una vez que las del tratamiento de luz alcanzaron el 100% de germinación o bien que permanecieron sin germinar por un periodo de dos semanas.

Para todos los casos, una semilla se consideraba como germinada una vez que la radícula se apreciaba fácilmente a simple vista.

VIII.2.3. Reclutamientos por vía sexual y vegetativa.

Las observaciones de campo de las diferentes vías de reclutamiento (ingreso de nuevos individuos a la población) se hicieron en los sitios permanentes de observación. Cada mes se registró el número de plántulas establecidas en tres subsitios de 1 m x 5 m dentro de cada uno de los 9 sitios de estudio. Asimismo, cada mes se registró la separación de reiteraciones y/o la fragmentación del tallo de individuos traumatados. Ambos procesos originan reclutamientos vegetativos que he denominado "ramet roto" (ver Capítulo II y V).

En estos registros se tomó en cuenta a pequeños pedazos de tallo de *A. aurantiaca* (de entre 5 y 30 cm), los cuales retoñaban produciendo nuevos individuos. A éstos fragmentos se les llamo "retoños". Sin embargo, no se pudo conocer de qué individuos provenían estas estructuras vegetativas.

VIII.3. Resultados y Discusión.

VIII.3.1. Banco de Semillas y Germinación.

Del experimento realizado con semillas almacenadas en condiciones de laboratorio por un año, el porcentaje promedio de germinación (36.67%) fue considerablemente menor al de semillas no almacenadas (92.22%). Una prueba de X² mostro que existen diferencias significativas entre el número de semillas que germinaron el mismo año de siembra y un año después (X² = 11.01; p < 0.01). El tiempo en el que se alcanza la mitad de la germinación máxima para ambos tratamientos fue de 45.67 ± 1.15 para las semillas sembradas un año después y 21.0 ± 4.36 para

las semillas sembradas el mismo año (Fig. VIII.1). La tasa de germinación fue constante y la curva se ajusta a una recta en ambos casos. Para las semillas sembradas un año después $r = 0.8817$, $p < 0.01$ y para las semillas sembradas el mismo día de colecta: $r = 0.777$, $p < 0.001$

Estos resultados sugieren que las semillas de Aphelandra aurantiaca tienen la capacidad de permanecer viables al menos por un año, lo que podría estar indicando la posible existencia de un banco de semillas. En los trabajos de Guevara y Gómez-Pompa 1976, Aphelandra aurantiaca aparece en las muestras de suelo obtenidas en selva no perturbada. Son necesarios sin embargo estudios más detallados, pues del experimento realizado es claro que las condiciones de almacenamiento distan mucho de ser las que experimentan las semillas en el suelo de la selva. El hecho de que las plántulas de la especie aparezcan en las muestras de suelo del estudio realizado por Guevara y Gómez-Pompa (1976) puede deberse a que dichas semillas son las recién dispersadas y como tienen una alta probabilidad de germinar, aparecen en el suelo, lo que no significa que sean componentes de un banco de semillas.

Mc Dade (1985) menciona que ocho especies de Aphelandra en Costa Rica y Panamá germinan en un periodo de 1 a 2 semanas y las que no lo hacen es porque no son viables. Mc Dade (1985) señala también que las semillas de estas especies no presentan latencia.

A nivel de comunidad las especies de hierbas tropicales están poco representadas en el banco de semillas. Smith (1987) encuentra únicamente tres especies de herbáceas en muestras de suelo para la selva de Barro Colorado Panamá, y para el caso de los Tuxtles solo están presentes dos especies de Anthurium y la especie de este estudio (Guevara y Gómez-Pompa, 1976). También en Los Tuxtles, Horvitz y Schemske (1986) no encuentran latencia en las semillas de Calathea ovandensis.

En condiciones de campo Aphelandra aurantiaca presentó un porcentaje de germinación alto (mayor del 60%) tanto en condiciones de sol (invernadero) como de sombra (selva) (Cuadro VIII.1). La variación es mayor en los sitios sombreados (en un orden de 3 veces), sin embargo, no presentan diferencias significativas ($X^2 = 0.407$, N.S.). El tiempo en el que se alcanza la germinación máxima fue de aproximadamente un mes para los dos sitios.

En condiciones de luz en el laboratorio el resultado fue similar pero los valores del porcentaje de germinación son mayores y la variación es mucho menor. En general, sin distinguir condición de germinación ni origen de las semillas, el porcentaje de germinación fue de $92.2\% \pm 6.55$ (d.s.), y el tiempo transcurrido para alcanzar la mitad del máximo de germinación fue de 20 días.

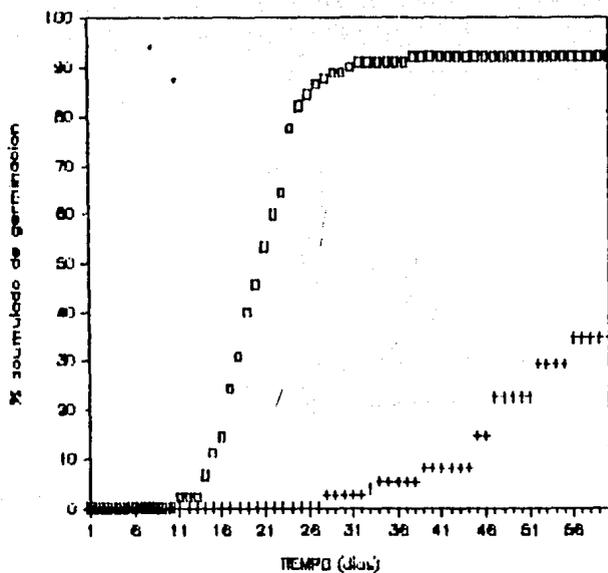


Fig. # VIII.1 Comparación del porcentaje de germinación en condiciones de laboratorio, para semillas sembradas el mismo año de producción (■) y un año después de ser producidas. (+).

CUADRO VIII.1

Porcentaje de germinación de semillas de Aphelandra aurantiaca en condiciones naturales. Las semillas se sembraron en macetas de plástico y fueron colocadas en un sitio abierto (invernadero) y en selva madura.

	INVERNADERO	SELVA
Promedio	69.33%	71.33%
Desviación	11.50	32.44
Coefficiente de variación	16.59%	45.48%

Bajo condiciones de luz, el porcentaje de germinación para semillas de diferente origen ambiental (claros y bosque cerrado) no presentó diferencias significativas ($X^2 = 0.57$, N.S.); más no así la variación individual, la cual fue mayor para las semillas provenientes de plantas en claros. El tiempo de inicio de la germinación parece ser igual para las semillas de diferente origen. (Fig VIII.2)

Por el contrario, bajo condiciones de germinación en la obscuridad se detectaron diferencias claras respecto al origen de las semillas. Mientras que las semillas que provenían de plantas maternas en sombra no germinaron en absoluto, las semillas de plantas maternas en claros mostraron un porcentaje de germinación de 19.93 ± 11.55 (d.s.) (Fig. VIII.3). Una prueba exacta de Fisher mostró que existen diferencias significativas ($b = 0$, $p < 0.05$). El tiempo transcurrido para alcanzar la mitad del máximo de germinación fue de 32 días. Al parecer, la ausencia total de luz inhibe diferencialmente la germinación de las semillas en relación al ambiente de crecimiento de las plantas maternas. Sin embargo, son necesarios estudios más detallados que involucren un mayor número de semillas bajo distintos tratamientos.

Los resultados obtenidos sugieren que Aphelandra aurantiaca presenta un periodo de latencia innata de entre 10 días y un mes, después del cual la probabilidad de germinar es muy alta, ya que más del 90% de las semillas germinan en condiciones de laboratorio y un 70% en el campo. La variabilidad en la respuesta es mayor en condiciones de sombra debido posiblemente a la heterogeneidad lumínica dada por los "sunflecks" (ver Capítulo I). Para el caso del invernadero, es conveniente tener cautela al tratar de extrapolar a los claros, los porcentajes de germinación obtenidos ya que las condiciones de luz presentes en los claros son más heterogéneas que las del invernadero.

El efecto materno sobre el éxito de las semillas parece ser alto, ya que en condiciones de obscuridad en el laboratorio, únicamente germinan las semillas provenientes de individuos en sitios abiertos. Lo anterior puede deberse a que en condiciones de sol las semillas pueden acumular cierta cantidad de fitocromo activo durante el periodo que están en el fruto (este es verde), lo que les permite germinar en la obscuridad (Fenner, 1985). Además las semillas provenientes de individuos en sitios abiertos tienen mayor peso promedio (0.0873 g) que las de individuos de sombra (0.017 g). Sin embargo, son necesarios experimentos más detallados.

La germinación coincide con la época de lluvia (Fig I.3). Lo mismo sucede con la herbácea Calathea ovandensis en Los Tuxtlas (Horvitz y Schemske, 1986). Es posible que el estrés hídrico haya jugado un papel importante en determinar la fenología de germinación de Aphelandra.

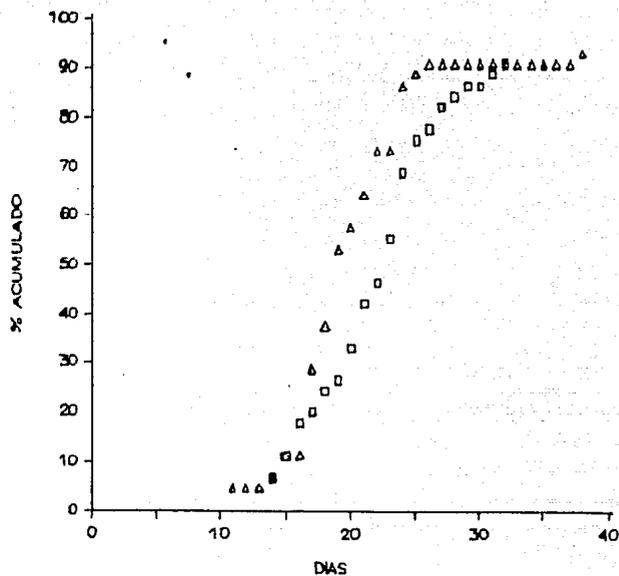


Fig. VIII.2 Curva de germinación en condiciones de luz para semillas colectadas de inflorescencias en diferentes condiciones de intensidad de luz. (□) sitios abiertos (△) sitios cerrados. Las semillas se sembraron el mismo día de colecta.

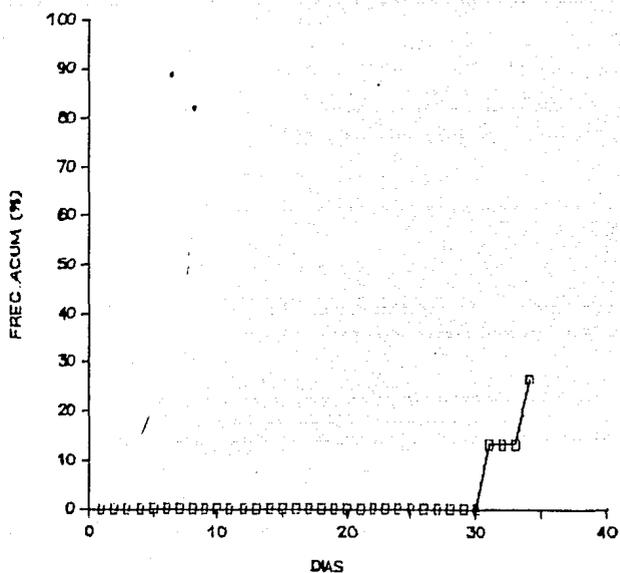


Fig.VIII.3 Curva de germinación en condiciones de obscuridad para semillas colectadas de inflorescencias en sitios abiertos. No se presentan los datos para semillas de sitios cerrados pues éstas no germinaron.

Los patrones de germinación obtenidos ubican a Aphelandra aurantiaca dentro del conjunto de especies tolerantes a la sombra en la selva de Los Tuxtlas (Martínez-Ramos, 1985). Otras herbáceas como Costus spp. (Schemske, 1982) y Calathea ovadensis (Horvitz y Schemske, 1986) parecen requerir de la presencia de un claro para su germinación.

VIII.3.2. Reclutamientos por vía sexual y vegetativa.

El banco de semillas y la germinación anteceden el reclutamiento de plántulas. El reclutamiento de ramets está determinado en buena parte por el crecimiento individual (ver Capítulo VI). Ambos procesos de natalidad tienen como resultado final la incorporación de nuevos individuos a la población activa, pero difieren en su contribución numérica e impacto genético.

Existió una fuerte variación temporal de los reclutamientos por la vía vegetativa. Los meses de mayo a agosto cubren el periodo en el que estos reclutamientos ocurrieron de manera más intensa (Fig. VIII.4b). Dicho periodo coincide con el de mayor producción foliar y posiblemente de mayor crecimiento meristemático de los individuos. La época de mayor germinación (julio a septiembre) está determinada por el momento de la dispersión (de marzo a junio) y el periodo de latencia innata de las semillas (entre 10 días y 1 mes) (Fig. VIII.4a).

En Aphelandra aurantiaca el número de plántulas que germinan cada año es cerca del doble con relación al número de ramets rotos y retoños producidos en el mismo periodo (Fig. VIII.5). Sin embargo, dadas las diferentes probabilidades de mortalidad que operan sobre las plántulas y los ramets rotos jóvenes (ver Capítulo IV), el número final de individuos que se incorporan a la población por cada una de estas vías es muy semejante (96 y 77 reclutamientos, respectivamente, a nivel de toda la población) (Fig. VIII.5). Es así que aunque la especie no presenta una alta actividad de propagación vegetativa, la producción de ramets rotos no es un proceso cuyo impacto sea despreciable en la dinámica de la población. Esta observación es reforzada por el hecho de que los ramets rotos y ramets no rotos (provenientes de las plántulas sobrevivientes) son individuos similares demográficamente es decir no difieren en sus patrones de sobrevivencia, crecimiento y reproducción sexual (ver Capítulos IV, V y VI). Mas aun, los ramets rotos tienen mayor capacidad de crecimiento clonal que los ramets no rotos (Capítulo VI).

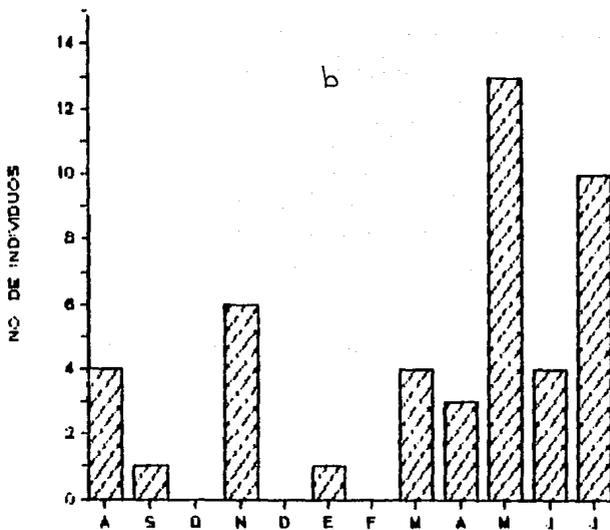
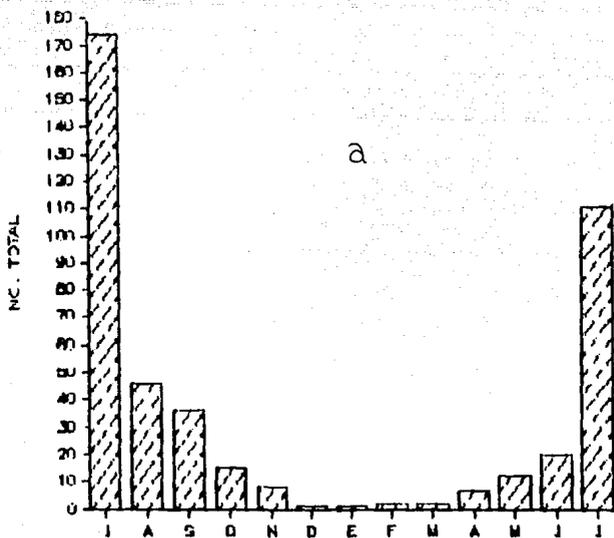


Fig. VIII.4 Vías de regeneración de la población.

- a. Reclutamiento de plántulas en el tiempo para la temporada julio 1986-Julio 1987.
- b. Reclutamiento de ramets en el tiempo para la temporada Julio 1986- Julio 1987

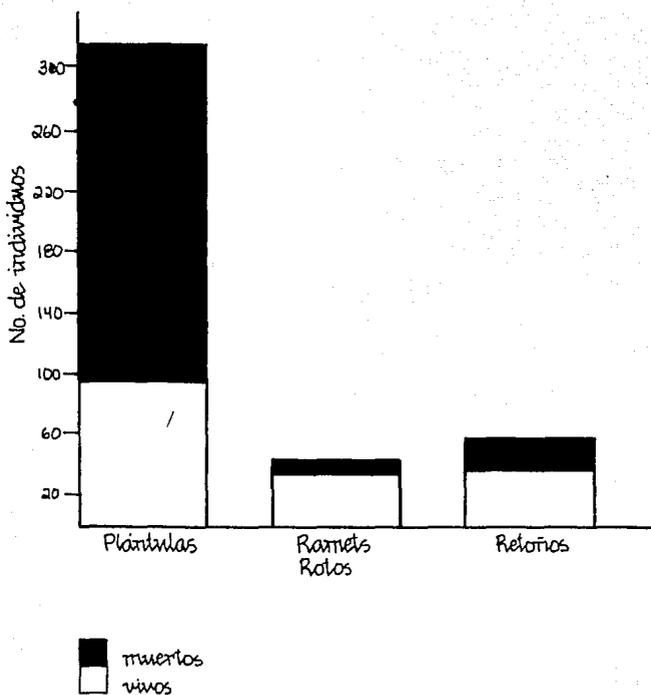


Fig. VIII. 5 Número de individuos reclutados en la población total por medio de la vía sexual (plántulas) y la vía vegetativa (ramets rotos y retoños) para el período de estudio.

Estos patrones de reclutamiento pueden tener un impacto importante sobre la estructura genética de la población. La tasa de natalidad de plántulas y ramets rotos varía entre sitios de diferente edad sucesional; mientras que la entrada de individuos por la vía sexual disminuye con la edad sucesional la entrada por la vía vegetativa aumenta (Fig. VIII.6). Por medio de un análisis de contingencia y utilizando los valores de los residuos ajustados (Haberman, 1973 en Greig-Smith, 1983) se observó que existen diferencias significativas en el número de propágulos vegetativos y sexuales que ingresan en un año, a los diferentes sitios (G total. = 40.85, $p < 0.01$ 38 g.l.) (Cuadro VIII.2). Los sitios claro baja y sucesional alta presentaron una sobreabundancia de plántulas y un número menor de reclutamientos vegetativos, mientras que el sitio maduro alta mostró una sobreabundancia de propágulos vegetativos y un número significativamente menor de plántulas. En consecuencia la proporción ramets no rotos/ramets rotos disminuye con la edad sucesional de los sitios (Capítulos III y IX). Este patrón implicaría entonces que la variabilidad genotípica de la población de Aphelandra aurantiaca en Los Tuxtlas se encuentra estructurada en el mosaico de regeneración de la selva, disminuyendo conforme un claro se cierra. Quedan por realizarse en un futuro, estudios que evalúen esta hipótesis.

VIII.4. Conclusiones.

Las semillas de Aphelandra aurantiaca presentaron porcentajes de germinación altos (mayores del 60%) en condiciones de campo. La germinación no presentó diferencias significativas en condiciones de sol o de sombra.

Al parecer las semillas presentan un periodo de latencia innata de entre 10 días y un mes. Las semillas no pierden la capacidad de germinar después de un año de almacenamiento, estas semillas alcanzaron porcentajes de germinación cercanos al 35%.

El reclutamiento de nuevos individuos a la población se da por dos vías: i) sexual (semilla) y ii) asexual (crecimiento vegetativo). Ambas vías contribuyen de manera semejante al reclutamiento total de individuos, sin embargo, los claros y sitios sucesionales presentan un mayor número de reclutamientos sexuales mientras que los sitios maduros contribuyen de manera importante con reclutamientos vegetativos.

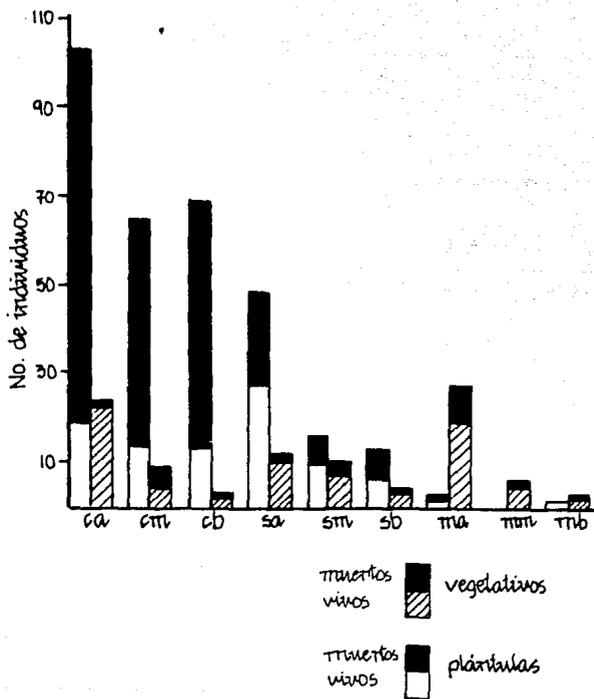


Fig. VIII. 6 Reclutamiento de nuevos individuos a la población por la vía sexual (plántulas) y y la vía vegetativa (ramets rotos y retoños) en los nueve sitios de observación permanente.

CUADRO VIII.2

Análisis de contingencia para las dos diferentes vías de reclutamiento de nuevos individuos a la población. La tabla muestra el número de individuos que ingresaron a la población en el año de estudio vía semilla (sexual) y vía crecimiento vegetativo (asexual).

Entre paréntesis se indica el valor de G subtotal y total, así como el valor del residuo ajustado, únicamente en los sitios con un valor de G significativo

* = $p < 0.1$, ** = $p < 0.05$ y *** $p < 0.01$

CAT	CA	CM	CB	SA	SM	SB	MA	MM	MB	TOTAL
sexual	19	13	13	25	16	8	1	4	1	100
			(2.09)	(2.23)			(-4.77)			(22.75)**
asexual	22	5	3	9	8	4	18	5	3	77
			(-2.09)	(-2.23)			(4.77)			(18.10)**
TOTAL	41	18	16	34	24	12	19	9	4	177
	(1.70)	(1.90)	(4.4)	(4.23)	(1.04)	(0.52)	(23.27)	(0.53)	(3.27)	(40.85)***
	NS	NS	**	**	NS	NS	***	NS	*	

CAPITULO IX

**SIMULACION DEL CRECIMIENTO POBLACIONAL
DE ARHOLANDELA AUSTRALIACA.**

En Los Tuxtlas, Aphelandra aurantiaca se distribuye ampliamente en el mosaico de regeneración del bosque, desenvolviéndose dentro del ambiente operante a unos cuantos decímetros sobre el suelo. La calidad y cantidad de luz de este ambiente varía notablemente dentro y entre las fases del mosaico de regeneración. La sobrevivencia, crecimiento y reproducción de Aphelandra parece variar con este ambiente. Sin embargo, la intensidad de dichos cambios dista de ser comparable con aquellos obtenidos para los árboles que crecen "buscando" la luz de los claros del dosel.

A manera de resúmen y con la finalidad de integrar la información demográfica obtenida para Aphelandra aurantiaca, esta parte final de la tesis muestra un análisis de la dinámica poblacional de esta herbacea. El análisis tratará de responder a las preguntas: cuál es el estado de crecimiento poblacional de Aphelandra aurantiaca en la selva de Los Tuxtlas? cómo varía la tasa de crecimiento de la población en el mosaico de regeneración de la comunidad?

La respuesta a estas preguntas se abordó redescubriendo a través de modelos matriciales, los patrones de mortalidad, crecimiento y fecundidad obtenidos para la población total y para cada uno de los 9 sitios permanentes de observación. En particular, se hizo uso de modelos matriciales de proyección poblacional, aplicados para poblaciones estructuradas en estadios de desarrollo más que en categorías de edades, originalmente propuestos por Lefkovitch (1965).

Los modelos matriciales han sido utilizados con diferentes fines en el estudio de las poblaciones naturales, por ejemplo para proyectar, dados ciertos valores demográficos constantes, el comportamiento de las poblaciones en el tiempo (Piñero et al., 1984; Meagher, 1982). Una matriz de proyección es una forma algebraica de describir los patrones de sobrevivencia, crecimiento y reproducción que componen una tabla de vida actuarial. Estos modelos son útiles para analizar el grado de sensibilidad de una población a cambios numéricos en las distintas fases del ciclo de vida (Hartshorn, 1975; Caswell, 1982; Piñero et al., 1984; Oyama, 1987). Con base en análisis de este tipo, es posible construir hipótesis sobre el papel que han jugado diferentes factores, tanto bióticos como físicos, en moldear atributos de la historia de vida de los organismos (Caswell, 1982).

Las matrices de proyección poblacional más utilizadas en poblaciones de plantas son las de Lefkovitch (1965). Estas son una alternativa a las matrices de Leslie (1945) usadas para describir el crecimiento de poblaciones estructuradas en categorías de edades, por ejemplo en las humanas. En las plantas terrestres, así como en la mayoría de las especies animales sésiles, el tamaño o vigor individual, más que la edad, representa el eje sobre el cual se define la probabilidad de sobrevivir, la rapidez de desarrollo y/o la cantidad de semillas producidas.

La notable variación plástica en el crecimiento y la capacidad reproductiva de la mayoría de las plantas, asociada a la posibilidad de crecimiento clonal de muchas de ellas, se expresa en ciclos de vida que incluyen rutas de desarrollo más complicadas que en los organismos que siguen un programa estricto de desarrollo marcado por la edad (Harper, 1977; Hubbell y Werner, 1979). Estos ciclos de vida complejos pueden incluir, para una unidad de tiempo dado, no solo transiciones de un estado de desarrollo al siguiente (p.ej. del estado de semilla al de plántula) sino además retornos desde estados avanzados (p.ej. uno reproductivo) hacia estados tempranos que ya se habían pasado (p.ej. uno juvenil). Además puede haber transiciones desde un estado hacia dos o más adelante o dos o más hacia atrás (Fig. IX.1). En poblaciones en las que el ingreso de nuevos individuos se da tanto por vías sexuales (semillas) como vegetativas (ramet roto) los ciclos de vida pueden resultar aún más complicados (Hubbell y Werner, 1979).

Asimismo existen modelos matriciales del tipo de Lefkovich con los que se ha intentado incluir fenómenos de densidad-dependencia y la variación de los valores demográficos en los ambientes heterogéneos (Horvitz y Schemske, 1986; Martínez-Ramos et al., 1988).

Las matrices se construyeron con los datos de los censos llevados a cabo de Julio 1986 a Julio 1987 (Cuadro IX.1). La diagonal principal de cada matriz representa los individuos que permanecieron en el mismo estadio. Los valores por debajo de esta los que crecieron y por tanto pasaron al siguiente estadio (pueden ser más de un estadio en un año por ejemplo de G1 a G4) y los de arriba de la diagonal los individuos que decrecieron y por tanto regresaron una o más categorías (Fig. IX.1). El primer renglón de la matriz presenta la fertilidad (número promedio de óvulos producidos por individuo) para cada categoría de tamaño. El tercer renglón representa la tasa media de producción de ramets rotos por individuo. La tercera columna representa la probabilidad que tiene un ramet recién nacido de ingresar a una categoría de tamaño dado.

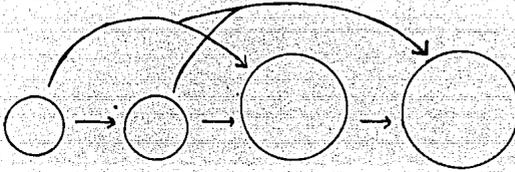
La matriz se iteró 128 veces para obtener la estructura estable de tamaños así como la tasa finita de crecimiento ().

Por otro lado se compararon mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov las estructuras poblacionales generadas de la iteración con las observadas en el campo.

Las tendencias generales se discuten a partir de la matriz total de la población haciendo referencia a la variabilidad entre sitios.

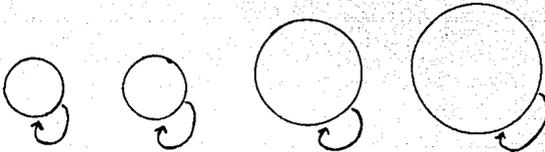
De la matriz para la población total y de aquellas para los sitios permanentes (Cuadro IX.1), considerando una unidad de tiempo de un año, se observan las siguientes tendencias, :

CRECIMIENTO



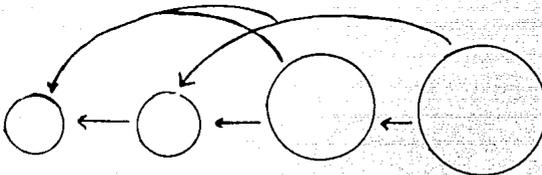
$$\begin{bmatrix} C \\ C C \\ C C C \end{bmatrix}$$

PERMANENCIA



$$\begin{bmatrix} P & & & \\ & P & & \\ & & P & \\ & & & P \end{bmatrix}$$

DECREMENTO



$$\begin{bmatrix} & & D & D & D \\ & & & D & D \\ & & & & D \\ & & & & & D \end{bmatrix}$$

Fig. # IX.1 Posibles transiciones en la matriz para el ciclo de vida de A. aurantiaca

Un poco más de la mitad de los óvulos (60%) pasan a ser semillas en un año. Las pérdidas son debidas principalmente a depredación y aborción de óvulos (Capítulo VIII) y a la depredación y dispersión de las semillas. La proporción de óvulos abortados (0.10) se consideró constante en todos los sitios, pero la proporción de óvulos depredados fue mayor en los sitios maduros.

La probabilidad de transición de semilla a plántula es bastante baja, de hecho es una de las probabilidades más bajas de toda la matriz. Aproximadamente sólo un 7% de las semillas pasan a ser plántulas y son los sitios sucesionales los que presentan el mayor porcentaje. Lo anterior puede deberse a una gran pérdida de semillas en el suelo. Sin embargo no existen datos para confirmarlo.

Las plántulas pueden permanecer por más de un año como tales (es decir, conservando los cotiledones) sin embargo, las sobrevivientes pasan en su mayoría a la siguiente categoría (G1) y pueden pasar hasta cuatro categorías posteriores (G4). La transición es más rápida en los claros, lo cual refleja que es en éstos donde se da un mayor crecimiento (Capítulo V). La mortalidad de plántulas (77% anual) es considerablemente más alta que en el resto de las categorías (Capítulo IV).

La transición más frecuente en las demás categorías es generalmente a la categoría inmediata posterior. En las categorías G1 y G2 los individuos, en general, crecen más y por tanto presentan un tránsito mayor. En contraste, en las últimas categorías, en donde el crecimiento es mínimo, casi no hay transición a las siguientes categorías (Capítulo V). La mortalidad es considerablemente menor que en las plántulas y en G4 y G5 es prácticamente de cero, sobre todo en los sitios maduros. (El sitio claro baja presenta una mortalidad del 50% para G5 debido a que sólo tenía dos individuos y uno de ellos murió durante el estudio).

Es interesante notar que los R1 crecen más que G1, posiblemente dada la dependencia que por un tiempo tuvieron con la madre. En los ramets rotos (Rs), existe una tendencia de decremento en la mortalidad con el aumento en el tamaño.

Por lo que se refiere al decremento en tamaño, mediante el cual se generan ramets rotos por la fractura del tallo, se observa que ni las plántulas ni los G1 decrecen y por tanto no producen ramets rotos. Es a partir de la segunda categoría de ramets no rotos (Gs) que se presenta el decremento. Los ramets no rotos tendieron a sufrir menor riesgo de ruptura del tallo que los ramets rotos (Capítulo VI). La tasa de producción de ramets rotos aumentó con el tamaño de los individuos, tanto para ramets no rotos como para los ramets rotos, y tendió a ser mayor en los ramets rotos. La mayoría de los ramets rotos producidos ingresan a la 2a y 3a categoría de tamaño (es decir, "nacieron" con tallos de entre 10 y 30 cm de longitud) (ver matriz de población total).

Por lo que se refiere a la fecundidad se observa que esta aumenta conforme aumenta el tamaño. Esta tendencia es más clara en ramets no rotos que en ramets rotos (para R1 el valor corresponde a un sólo individuo) (Capítulo VII).

Los patrones anteriores, observados a nivel de la población total, muestran una considerable variación entre los sitios. La fecundidad es generalmente mayor en los claros y en los sucesionales, en particular en los sitios CB y SB. Lo anterior podría estar indicando un efecto positivo sinérgico del alto nivel de luz y la baja densidad de Aphelandra (Capítulo VII). Por otro lado el tamaño a la primera reproducción varió entre los sitios. Únicamente CB y SA presentan individuos plántulas que en un año fueron capaces de producir semillas (Capítulo VII).

Para los ramets rotos (R) y ramets no rotos (G) sólo el sitio CB presenta individuos reproductivos en la primera categoría. El otro extremo es el sitio SM que no presenta individuos reproductivos ramets no rotos sino hasta la 4a. categoría. PLo mismo sucede en el sitio maduro alta para el caso de ramets rotos.

La tasa de producción de ramets rotos por individuo no parece presentar una tendencia clara con relación a la edad sucesional de los sitios (Capítulo VI).

El Cuadro IX.II muestra los valores de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) para los diferentes sitios y para la población en total. No se observa ninguna tendencia con relación a la sucesión, ya que tanto claros, como sitios sucesionales y sitios maduros presentan valores alrededor de 1. El rango de valores va de 0.8865 (sucesional media) a 1.2276 (claro baja).

El valor de la población total (1.0938) es semejante al que presentan especies que ocupan un habitat semejante al de Aphelandra aunque con formas de crecimiento diferentes (palmas). Entre ellas Podococcus bartieri (Bullock, 1980) con un valor de 1.0125, Astrocaryum mexicanum 0.989 a 1.012 (Piñero et.al., 1984; Martínez-Ramos et al., 1988b) y Chamaedorea tepejilote con valores entre 0.9699 y 1.056 (Oyama, 1987). Son pocos los datos para herbáceas de sotobosque y menos tropicales, por ejemplo: Chamelirium luteum presenta valores de 0.990 a 1.056 (Meagher, 1982), para Viola sororia (Solbrig et.al., 1980) no se reporta un valor de λ , pero su crecimiento poblacional es de aproximadamente el 6% (lo que significa una λ de 1.06). Para Calathea ovandensis la única herbácea tropical para la que existe un estudio demográfico, Horvitz y Schemke (1986) mencionan que presenta un crecimiento estable, el cual decrece al avanzar la sucesión.

Al comparar por medio de una prueba de Kolmogorov-Smirnov (Daniel, 1978) la estructura estable de edades obtenida y la calculada por iteraciones de la matriz, no se observan diferencias significativas para ningún sitio ($p < 0.05$).

CUADRO. D.61

Matriz de transición: para la población total

O = óvulo

S = semilla

Ro = producción de ramets

Pl = plántulas

G1 a G5 = individuos sin traumas

R1 a R5 = individuos traumados que se producen por crecimiento vegetativo

	O	S	Ro	Pl	G1	G2	G3	G4	G5	R1	R2	R3	R4	R5
O	0	0	0	1.169	2.35	18.564	19.449	49.874	52	19.41	9.373	33.01	26.1	46.57
S	0.576	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro	0	0	0	0	0	0.5725	0.2	0.25	0.345	0.056	0.061	0.1125	0.202	0.455
Pl	0	0.6277	0	0.0591	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G1	0	0	0	0.101	0.135	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G2	0	0	0	0.0333	0.374	0.35	0	0	0	0	0	0	0	0
G3	0	0	0	0.004	0.029	0.315	0.317	0	0	0	0	0	0	0
G4	0	0	0	0.006	0	0.143	0.357	0.322	0	0	0	0	0	0
G5	0	0	0	0	0	0.022	0.134	0.444	0.694	0	0	0	0	0
R1	0	0	0.022	0	0	0.015	0	0	0.043	0.108	0.029	0	0	0.074
R2	0	0	0.2	0	0	0	0.051	0.048	0.022	0.328	0.41	0.115	0.025	0.111
R3	0	0	0.111	0	0	0	0	0.064	0.043	0.203	0.304	0.435	0.118	0.056
R4	0	0	0.022	0	0	0	0	0	0.043	0.047	0.069	0.21	0.543	0.185
R5	0	0	0.044	0	0	0	0	0	0	0	0.028	0.114	0.246	0.224

Los valores con un (*) representan estadíos en los que no hubo movimiento a la siguiente categoría. En dichos casos se asignó una probabilidad de 0.001.

CUADRO D-1 cont.

	MATRIZ DE TRANSICION.										SUCESSIONAL ALTA				
	S	R0	P1	G1	G2	G3	G4	G5	R1	R2	R3	R4	R5		
D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
S	0	0	0	2.155	0	7.17	9.37	28.98	33.07	0	11.92	11.21	8.53		
R0	0.618	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
P1	0	0	0.0987	0	0	0	0	0	0.091	0	0.067	0	0.18		
G1	0	0	0	0.178	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
G2	0	0	0	0.113	0.111	0	0	0	0	0	0	0	0		
G3	0	0	0	0	0.688	0.46	0	0	0	0	0	0	0		
G4	0	0	0	0	0.113	0.3	0.43	0	0	0	0	0	0		
G5	0	0	0	0	0	0.15	0.36	0.43	0	0	0	0	0		
R1	0	0	0	0	0	0	0	0.36	0.72	0	0	0	0		
R2	0	0	0	0	0	0	0.07	0	0	0.3	0	0	0.24		
R3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.47	0.23	0.06	0.12		
R4	0	0	0	0.2	0	0	0	0.14	0.09	0.4	0.58	0.13	0.18		
R5	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0.05	0.5	0.12		
												0.13	0.18		

CUADRO

	MATRIZ DE TRANSICION.										SUCESSIONAL BAJA				
	S	R0	P1	G1	G2	G3	G4	G5	R1	R2	R3	R4	R5		
D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
S	0	0	0	0	0	0	0	18.52	17.26	0	4.48	19.41	8.27		
R0	0.756	0	0	0	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0		
P1	0	0	0.0685	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
G1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
G2	0	0	0	0	0	0.999	0.333	0	0	0	0	0	0		
G3	0	0	0	0	0	0	0.666	0	0	0	0	0	0		
G4	0	0	0	0.125	0	0	0	0.222	0	0	0	0	0		
G5	0	0	0	0	0	0	0.2	0.511	0.333	0	0	0	0		
R1	0	0	0.999	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
R2	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.461	0.333	0	0		
R3	0	0	0	0	0	0	0	0	0.333	0	0.153	0.333	0.999		
R4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.333	0		
R5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0		

CUADRO

	MATRIZ DE TRANSICION.										SUCESSIONAL BAJA				
	S	R0	P1	G1	G2	G3	G4	G5	R1	R2	R3	R4	R5		
D	0	0	0	0	0	0	14.85	9.49	0	0	0	44.24	94.86		
S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
R0	0.706	0	0	0	0	0.111	0	0	0	0	0	0	1		
P1	0	0	0.1145	0	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0		
G1	0	0	0	0	0.286	0	0	0	0	0	0	0	0		
G2	0	0	0	0	0.357	0.555	0	0	0	0	0	0	0		
G3	0	0	0	0	0.071	0	0.399	0	0	0	0	0	0		
G4	0	0	0	0	0	0.111	0.399	0	0	0	0	0	0		
G5	0	0	0	0	0	0	0.499	0.999	0	0	0	0	0		
R1	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
R2	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
R3	0	0	0	0	0	0	0	0	0.9	0.425	0	0	0		
R4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.333	0.333	0	0		
R5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.666	0	0.999		

CUADRO IX.2

Estructura poblacional y valores de la tasa de crecimiento poblacional (λ) de Aphelandra aurantiaca en el mosaico de regeneración

Sitio	Proporción ramet roto/ ramet no roto	Lambda (λ)
CA	8.6015	0.9327
CM	4.5204	0.8905
CB	9.0377	1.2276
SA	5.8060	1.0385
SM	5.3985	0.8865
SB	3.1091	1.1270
MA	0.5359	0.9358
MM	0.5559	1.1038
MB	0.1526	1.0060
TOTAL	2.1546	1.0938

La figura IX.2 muestra la tasa de crecimiento de la población en función de la densidad. Al parecer no existe una tendencia clara de la tasa con relación a la densidad, lo que sugeriría procesos denso-dependientes (con excepción de los sitios maduros). Son necesarios análisis más detallados, así como estudios por un periodo mayor.

De todo lo anterior, para Aphelandra aurantiaca los diferentes ambientes generados por la dinámica de regeneración natural no parecen jugar un papel tan determinante como es el caso de árboles pioneros (o posiblemente hierbas pioneras). Sin embargo, aún cuando la respuesta a los cambios generados por la apertura del dosel presenta gran variabilidad, algunos de los parámetros demográficos presentaron comportamientos distintos en el mosaico de regeneración (por ej: fertilidad promedio y crecimiento relativo). La respuesta de la especie estudiada se asemeja más a la respuesta que presenta Astrocaryum mexicanum (Sarukhan et al., 1984; Martínez-Ramos et al., 1988b) en los diferentes parches de regeneración.

Es importante caracterizar y definir claramente lo que para la especie significa una apertura en el dosel en términos de disponibilidad de recursos, ya que el tiempo de cambio en las condiciones en relación a la longevidad de la especie es muy importante para definir la respuesta (Turkington y Aarssen, 1984). La mayoría de las caracterizaciones de las fases del mosaico de regeneración de un bosque tropical están hechas pensando en árboles y es posible que no operen de igual manera para herbáceas (Clark y Clark 1987; Popma et al. 1988).

Una característica ligada a la posibilidad de que la dinámica actúe como una presión de selección es el tiempo que dura el efecto de la perturbación sobre los individuos y sus descendientes. Así como cuántas veces puede un individuo ser alcanzado por una apertura, en qué parte del ciclo de vida es más determinante su presencia, qué factores ambientales particulares en relación a la especie se ven alterados, qué porcentaje de la población se encuentra en cada tipo de parche (Clark y Clark 1987; Martínez-Ramos et. al., 1988b). Una vez definidas claramente las preguntas anteriores podremos construir modelos matriciales que integren la dinámica de la comunidad y la de la población (ejemplos de lo anterior son los trabajos de Horvitz y Schemske 1986 y Martínez-Ramos et. al. 1988b). A partir de trabajos de este tipo, es posible generalizar y comparar el impacto de la dinámica sobre las herbáceas tropicales. Al parecer la manera de percibir el ambiente es diferente en las diferentes formas de crecimiento. Las tendencias observadas para Aphelandra aurantiaca parecen mostrar que esta especie percibe el ambiente como de grano fino a diferencia de árboles pioneros como Cecropia obtusifolia que lo perciben como grano grueso (Martínez-Ramos et. al., 1988b).

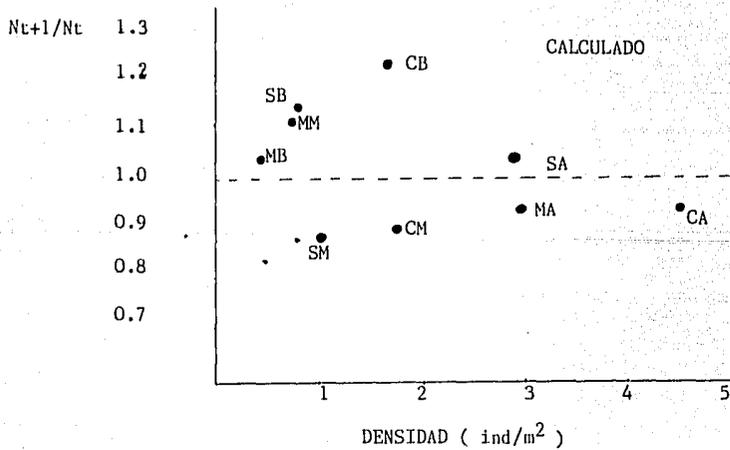
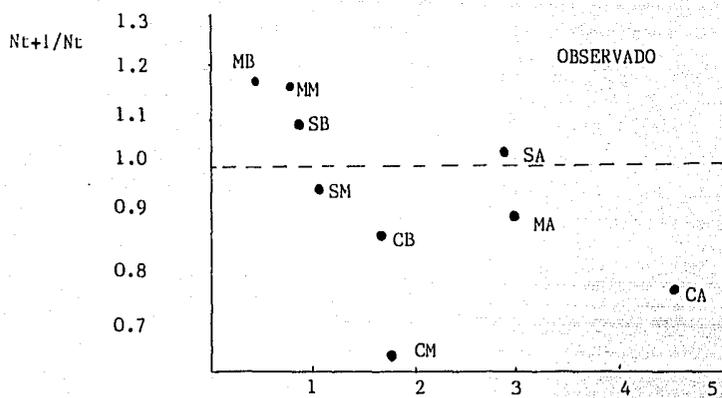


Fig. # IX.2 Crecimiento poblacional (N_{t+1}/N_t) observado en el periodo del estudio y obtenido a partir de la iteración de la matriz para la población total.

Dada la longevidad de la especie y los datos presentados resulta difícil pensar que la apertura de claros y la dinámica de regeneración natural jueguen o hayan jugado un papel selectivo (al nivel estudiado). Sin embargo, son necesarios estudios más largos a diferentes niveles (ecofisiológicos y genéticos principalmente) que nos brinden información ya que como propone Gray (1967) existen varias posibilidades para explicar el hecho de encontrar diferentes fenotipos de una misma especie a lo largo de un gradiente sucesional (Fig. IX.3). El autor propone 4 modelos:

- 1.- Selección diferencial de fenotipos en cada etapa sucesional a partir de una población de semillas más o menos homogénea. Existe una relación temporal entre los individuos (generaciones sucesivas).
- 2.- Las diferentes frecuencias de fenotipos se deben a tasas diferenciales de germinación, crecimiento y desarrollo de los diferentes fenotipos a partir de una población fundadora. Lo que da como resultado una expresión diferencial de los fenotipos en el tiempo.
- 3.- Una población central que dispersa propágulos a las áreas vecinas (estadios anteriores y posteriores en la sucesión) y los ambientes que son marginales seleccionan fenotipos diferentes.
- 4.- Poblaciones discretas de la especie que ocupan áreas que siguen un gradiente sucesional.

Los dos últimos modelos no presentan una unión temporal.

Es claro que sólo en el caso número 1 la sucesión es la causa de la selección. En los casos 3 y 4 aun cuando la sucesión genera las condiciones necesarias para que los fenotipos se expresen diferencialmente no es ella el agente selectivo.

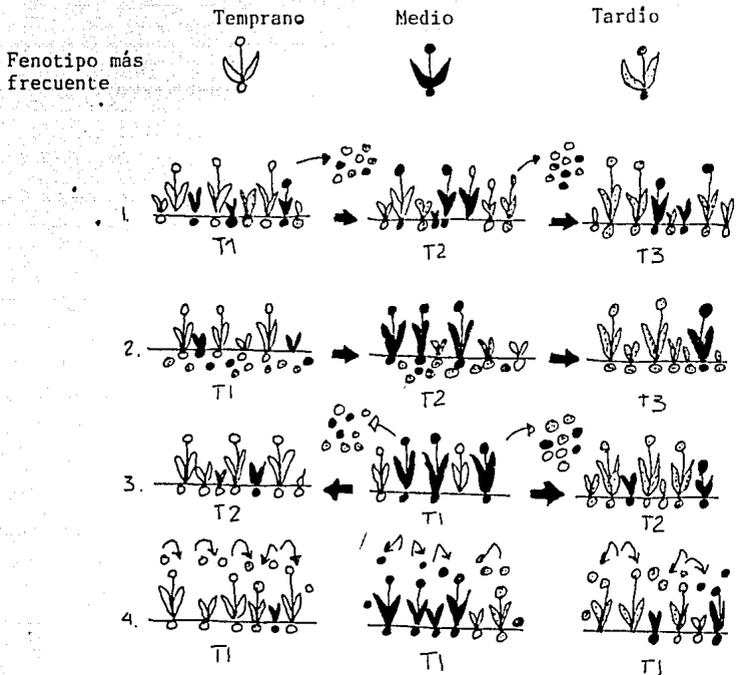


Fig. # IX.3 Modelos propuestos por Gray (1987) para explicar la presencia de diferentes frecuencias fenotípicas a lo largo de un gradiente sucesional. (ver texto)

BIBLIOGRAFIA

- Abrahamson, W.G. 1979. Patterns of resource allocation in wild flower populations of fields and woods. American Journal of Botany 66 (1):71-79.
- Abrahamson, W.G. 1980. Demography and vegetative reproduction. En: Demography and Evolution in Plant Population. Solbrig, O.T. (ed.). Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp: 89-106.
- Alvarez-Buylla, R.E. 1986. Demografía y dinámica poblacional de Cecropia obtusifolia Bertol. (Moraceae) en la Selva de Los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría. Fac. Ciencias. UNAM
- Alvarez del Castillo, C. 1977. Estudio ecológico y florístico del cráter del Volcán San Martín Tuxtla, Ver., México. Biotica 2: 3-54.
- Anderson, R.A., O.L. Loucks y A.M. Swain. 1969. Herbaceous response to canopy cover, light intensity and throughfall precipitation in coniferous forests. Ecology 50 (2): 255-263
- Angevine, M.W. y B.F. Chabot. 1979. Seed germination syndromes in higher plants En: Topics in Plant Population Biology. Solbrig, O.T., S. Jain, G.B. Johnson y P.H. Raven (eds.). Columbia University Press. USA. pp: 188-206.
- Antonovics, J. y D.A. Levin. 1980. The ecological and genetic consequences of density dependent regulation in plants. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 411-452.
- Armbruster, W.S. 1982. Seed production and dispersal in Dalechampia (Euphorbiaceae): divergent patterns and ecological consequences. American Journal of Botany 69 (9):1429-1440.
- Augsburger, C. 1983. Seed dispersal of the Tropical Tree Platygodium elegans and the escape of its seedlings from fungal pathogens. Ecology 71 (3):759-771.
- , 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings a comparative study of growth and survival. Journal of Ecology 72:777-795.
- Baker, H.G. 1975. Sugar concentrations in nectar from hummingbird flowers. Biotropica 7 (1):37-41.
- Barkham, J. P. 1980a. Population dynamics of the wild daffodil (Narcissus pseudonarcissus). I. Clonal growth, seed production. Journal of Ecology 68: 607-633.

- Barkham, J. F. 1980b. Population dynamics of the wild daffodil (Narcissus pseudonarcissus). II Changes in number of shoots and flowers, and the effect of bulb depth on growth and reproduction. Journal of Ecology 68: 635-664.
- Barkham, J.P. y C.E. Hance. 1982. Population dynamics of the wild daffodil (Narcissus pseudonarcissus). III Implications of a computer model of 1,000 years of population change. Journal of Ecology 70: 323-344.
- Bazzaz, F.A. 1984. Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. En: Medina, E., H.A., Mooney y C. Vázquez-Yanes. (eds.). Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Junk, La Haya. pp: 233-243.
- 1987. Experimental studies on the evolution of niche in successional plant populations. En: Colonization, succession and stability. Gray, A.J., M.J. Crawley y P.J. Edwards (eds). Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp: 245-271.
- y S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of Tropical Succession. A comparative review. Annual Review of Ecology and Systematics, 11: 287-310.
- y R.W. Carlson. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. Oecologia. 54: 313-316.
- Bostock, S.J. y R.A. Benton 1979. The reproductive strategies of five perennial compositae. Journal of Ecology 67: 91-107.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Advances in Genetics 13: 115-155.
- Brewer, F.G. 1980. A half century of changes in the herb layer of a climax deciduous forest. Journal of Ecology 68: 823-832.
- Brokaw, N.V.L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. Biotropica 14: 158-160.
- 1985. Treefall, regrowth, and community structure in tropical forest. En: The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Pickett, S.T.A. y White, P.S. (eds.). Academic Press. New York. pp: 53-69.
- 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. Journal of Ecology. 75 :9-20.
- Brown, V.K. y T.R.E. Southwood. 1987. Secondary succession: patterns and strategies. En: Colonization, succession and stability. Gray, A.J., M.J. Crawley y P.J. Edwards (eds). Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp: 315-333.

- Bullock, S.H. 1980. Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. Biotropica 12:247-255.
- Callaghan, T.V. 1984. Growth and translocation in a clonal southern hemisphere sedge. Uncinia meridensis Journal of Ecology 72: 529-546.
- Carabias-Lillo, J. 1979. Análisis de la vegetación de la selva alta perénifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálido húmeda de México, Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional. Fac. Ciencias, UNAM. México.
- Caswell, H. 1982. Stable population structure and reproductive value for populations with complex life cycles. Ecology 63: 1223-1231.
- 1986. The evolutionary demography of clonal reproduction. En: Biology of Clonal Organisms. Buss, L. J. Jackson y R.E. Cook (eds.). Yale University Press. USA pp: 187-225.
- Charlesworth, B. 1980. Evolution in age-structured populations. Cambridge University Press. Cambridge.
- Chazdon, R. y Fetcher, N. 1984a. Light environments of tropical forests. En: Physiological Ecology of plants of the wet Tropic. Medina, E., H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.). Junk, La Haya. pp: 27-36.
- Chazdon, R. y Fetcher, N. 1984b. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. Journal of Ecology. 72: 553-564.
- Chazdon, R.L. 1986. Light variation and carbon gain in rainforest understorey palms. Journal of Ecology 74: 995-1012.
- Chizón, S.E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis Profesional (Biología) ENEP Zaragoza, UNAM, México.
- Clark, D.A. y D.B. Clark. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. Revista de Biología Tropical 35 (Supl 1): 41-54.
- Cook, R.E. 1978. The biology of seeds in the soil. En: Demography and Plant Population. Solbrig, O.T. (ed). Blacwel Scientific Publ. Oxford. pp:107-129.
- 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitmen in plants. En: Topics in Plant Population Biology. Solbrig, O.T., S. Jain. G.B. Johnson y P.H. Raven (eds.). Columbia University Press. New York. pp: 207-231.

- 1983. Clonal plant populations. American Scientist.
71: 244-253.
- 1986. Growth and development in clonal plant
populations. En: Biology of Clonal Organisms. Buss, L. J.
Jackson y R.E. Cook (eds.). Yale University Press. USA pp:
259-296.
- Coley, P.D. 1987. Patrones en las defensas de las plantas: porque
los herbívoros prefieren ciertas especies? Revista de
Biología Tropical (Supl. 1): 151-164
- Collins, B.S., K.P. Dunne y S.T.A. Pickett. 1985. Responses of
forest herbs to canopy gaps. en: The Ecology of Disturbance
and Patch Dynamics. White, L. y S.T.A. Pickett (eds.).
Academic Press. New York. pp: 218-234.
- Colosi, J.C. y P.B. Cavers. 1984. Pollination effects biomass
allocated to reproduction in Silene vulgaris (bladder
campion). American Naturalist 124 (2): 299-306.
- Dahlem, T.S. y E.J. Boerner. 1985. Effects of canopy light gap
and early emergence on the growth and reproduction of
Geranium maculatum. Canadian Journal of Botany 65 (2):
242-245.
- Daniel, W.W. 1978. Applied nonparametric statistics. Houghton
Mifflin Co. Boston.
- Davis, M.A. 1981. The effect of pollinator, predators and energy
constraints on the floral ecology and evolution of Trillium
erectum. Oecologia 48 (3): 400-406.
- Deevey, E.S. 1947. Life tables for natural populations of
animals. Quarterly Review of Biology 22: 283-314.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among rainforest trees,
Biotropica 12 (Suppl): 47-55.
- 1987. Tropical rainforest gaps and tree species
diversity. Annual Review of Ecology and Systematics. 18:
431-451.
- Deuth, D. 1977. The function of extra-floral nectaries in
Aphelandra deppeana Schl. y Cham. (Acanthaceae). Brenesia
10/11: 135-145.
- De Steven, D. 1986. Comparative demography of a clonal palm
(Cenocarpus mapora subsp. mapora) in Panama. Principes 30
(3): 100-104.

- Dirzo, R. 1984. Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. En: Physiological Ecology of plants of the Wet Tropic. Medina, E., H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.). Junk, La Haya. pp: 209-224.
- y J. Sarukhán (eds.). 1984. Perspectives on Plant Population Ecology. Sinauer Assoc. Inc. Massachusetts.
- y F.S. Chapin III. 1987. Algunos problemas importantes en el estudio de las interacciones planta-herbívoro en los bosques tropicales. Revista de Biología Tropical 35 (Supl 1): 207-211.
- y C. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. En: Frugivores and seed dispersal. Estrada, A. y T.H. Fleming (eds). Dr. Junk Publishers. Dordrecht. pp: 237-249.
- Ellstrand, N.C. y M.L. Roose. 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. American Journal of Botany 74(1):123-131.
- Ernst, W.H.O. 1979. Population biology of Allium ursinum in Northern Germany. Journal of Ecology 67: 347-362.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, M. Martínez-Ramos. 1985. La Estación de Biología "Los Tuxtlas": un recurso para la conservación y estudio del trópico húmedo en México. En: Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Volumen II. Gómez-Pompa, A., S. del Amo. (eds). Alhambra Mexicana, México. pp: 379-394.
- Feisinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. Ecological Monographs 48: 269-287.
- Fenner, M. 1985. Seed Ecology. Chapman y Hill. London.
- Fenner, M. 1987. Seed characteristics in relation to succession. En: Colonization, succession and stability. Gray, A.J., M.J. Crawley y P.J. Edwards (eds). Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp: 103-115.
- Fetcher, N., S. F. Oberbauer, G. Rojas y B.R. Strain. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical en Costa Rica. Revista de Biología Tropical 35 (Supl 1): 97-110.
- Flores, J.S. 1971. Estudio de la vegetación del Cerro del Vigía de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis Profesional. Fac. de Ciencias, UNAM. México.

- Garbutt, K. F.A. Bazzaz y D.A. Levin. 1985. Population and genotype niche width in clonal Phlox paniculata. American Journal of Botany. 72(5): 640-648.
- García, E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koeppen. Instituto de Geografía, UNAM.
- Gibson, D.N. 1978. Flora de Guatemala. Fieldiana: Botany XXIV. pp: 328-340.
- Gill, D.E. 1986. Individual plants as genetics mosaics: ecological organisms versus evolutionary individuals. En: Plant Ecology. M.J. Crawley (ed). Blackwell, London. pp: 321-343.
- Gómez-Pompa, A. 1977. Ecología de la vegetación del Estado de Veracruz. CECSA. México, D.F.
- Gray, A.J. 1987. Genetic change during succession in plants. en: Colonization, succession and stability. Gray, A.J., M.J. Crawley y P.J. Edwards (eds). Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp: 273-293.
- Greig-Smith, P. 1983. Quantitative Plant Ecology. University of California Press, Berkeley.
- Guevara, S. S. y A. Gómez-Pompa. 1976. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial de una Selva Tropical de Veracruz, México. en: Gómez-Pompa, A. Vázquez-Yanes C, Del Amo, S. y Butanda, A. (eds). Regeneración de Selvas. CECSA. México. pp: 203-232.
- Hahnchen, H. 1976. Nuestras flores y plantas: cómo identificarlas y cuidarlas. Ed. HMB. Barcelona.
- Hamrick, J.L. y M.D. Loveless 1986. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of plant populations. En: Frugivores and seed dispersal. A. Estrada y T.H. Fleming (eds). Dr. Junk Publishers. Dordrecht. pp: 211-223.
- Harper, J.L. 1967. A darwinian approach to plant ecology. Journal of Ecology 55: 242-270.
- . 1977. Population biology of plants. Academic Press. London.
- . 1981. The concept of population in modular organisms. En: Theoretical Ecology. May, R.L. (ed). Princeton University Press. New Jersey. pp: 53-77.
- . 1986. Modules, branches and the capture of resources. En: Biology of Clonal Organisms. Buss, L. J. Jackson y R.E. Cook (eds.). Yale University Press. USA pp: 1-33.

- Harper, J.L. y J. White. 1974. The demography of plants. Annual Review of Ecology and Systematics 5: 419-463.
- Harsthorn, G.S. 1975. A matrix model of tree population dynamics. En: Golley, F.B. y E. Medina (eds.). Tropical Ecological Systems. Springer Verlag. New York. p: 41-51.
- 1980. Neotropical forest dynamics. Biotropica 12 (Suppl): 23-30.
- Harrison, S. 1987. Treefall gaps versus forest understories as environment for a defoliating moth on a tropical forest shrub. Oecologia 72 (1):65-68.
- Heithaus, E. R. 1982. Cumulative effects of plant animal interaction on seed production by Bauhinia unguolata a neotropical legume. Ecology 63 (5): 1294-1302.
- Hickman, J.C. 1979. The basic biology of numbers En: Topics in Plant Population Biology. Solbrig, O.T., S. Jain. G.B. Johnson y P.H. Raven (eds.). Columbia University Press. New York pp:232-263.
- Holgate, P. 1965. Some new tests of randomness. Journal of Ecology 53: 261-66.
- Horvitz, C.C. y A.J. Beattie. 1980. Ant dispersal of Calathea (Marantaceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a Tropical Rain Forest. American Journal of Botany 67 (3): 321-326.
- y D.W. Schemske. 1984. Effects of ants and ant-tended herbivore on seed production of a neo-tropical herb. Ecology 65 (5): 1369-1378.
- y D.W. Schemske. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in neotropical herb: a model of population and patch dynamics. En: Frugivores and seed dispersal. Estrada, A. y T.H. Fleming (eds). Dr. Junk Publishers. Dodrecht. pp: 169-186.
- Howe, H.F. y P. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics 13: 220-228.
- Hubbell, S.P. y P.A. Werner. 1979. On measuring the intrinsic rate of increase of populations with heterogeneous life histories. American Naturalist 113 (2): 277-293.
- Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a Neotropical Forest. En: Plant Ecology Crawley, M.J. (ed.). Balckwell Sci. Pub. London. pp: 77-96

- Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. Revista de Biología Tropical. 35 (Sipl 1): 7 - 22.
- Hunt, R. 1984. Relative growth rates of cohorts of ramet clones from a single genet. Journal of Ecology 72: 299-305.
- Hutchings, M.J. 1986. The structure of plant population En: Plant Ecology. M.J. Crawley (ed.) Blackwell Sci. Pub. Oxford. pp: 97-136.
- Hutchings, M.J. y J.P. Barkham. 1976. An investigation of shoot interactions in Mercurialis perennis L. a rhizomatous perennial herb. Journal of Ecology 64: 723-743.
- Ibarra-Manriquez, G.N. 1985. Estudios preliminares sobre la Flora Leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas Veracruz, México. Tesis Profesional (Biología) Fac. Ciencias, UNAM, México.
- Illescas, M. 1987. Algunos aspectos de la ecología postdispersión de semillas de una especie arbórea, Trichilia martiana (Meliaceae). En la Selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional. Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Iriarte, V.M.S. 1987. Análisis del crecimiento y la plasticidad fenotípica de plántulas de tres especies arbóreas de una Selva Alta Perennifolia. Tesis Profesional. Fac Ciencias (Biología). UNAM.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. Annual Review of Ecology and Systematics. 2: 465-492.
- Jurik, Th.W. 1985. Differential cost of sexual and vegetative reproduction in wild strawberry populations. Oecologia 66: 394-403.
- Kawano, S. A. Hiratsuka y K. Hayashi. 1982. Life history characteristics and survivorship of Erythronium japonicum. Oikos 38: 129-149.
- Kawano, S., M. Ohara y F.H. Utech. 1986. Life history studies on the Genus Trillium (Liliaceae): II Reproductive Biology and survivorship of four Eastern North American species. Plant Species Biology. 1: 47-58.
- Knight, G.H. 1964. Some factors affecting the distribution of Endymion nonscriptus (L) garcke in warwickshire woods. Journal of Ecology. 52: 405- 421.
- Krebs, Ch. 1978. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. 2a. Edición. Harper y Row Publishers. New York.

- capture in deep shade. Biotropica 11 (1): 70-77.
- Lefkovich, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. Biometrics. 21: 1-18
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices of certain population mathematics. Biometrika 33:183-212.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton Univ. Press. New Jersey.
- Lincoln, D. y H.A. Mooney. 1984. Herbivory on Displacus aurantiacus shrubs in sun and shade. Oecologia 64: 173-176.
- Linhart, V.B. 1973. Ecological and behavioural determinants of pollen dispersal in hummingbird pollinated Heliconia. American Naturalist 107 (956): 551-523.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtles: pasado, presente y futuro. En: Gómez-Pompa, A. Vázquez-Yanes C, Del Amo, S. y Butanda, A. (eds). Regeneración de Selvas. CECSA. Mexico.
- Louda, S.M. 1982. Limitation of the recruitment of the shrub Haplopappus squarrosus (Asteraceae) by flower and seed feeding insects. Journal of Ecology 70: 43-53.
- Loveless, M.D. y J.L. Hamrick. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. Annual Review of Ecology and Systematics 15: 65-95.
- Marquis, R. J. 1987. Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en Piper arifolium (Piperaceae). Revista de Biología Tropical 35 (Supl 1): 133-149.
- Martínez-Ramos, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis Profesional (Biología) Fac. Ciencias. UNAM, México.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. II. Gómez-Pompa A., y S.R. del Amo (eds.). Alhambra. México. pp: 191-240.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla, J. Sarukhan y D. Pinero. 1988a. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. Journal of Ecology: 76: 700-716
- Martínez-Ramos, M. J. Sarukhan y D. Pinero. 1988b. The demography of Tropical Trees in the context of forest gap dynamics. En: Plant Population Ecology. Davy, D.J., M.J. Hutchings y A.R. Watkinson (eds). Blackwell Sci Pub. Oxford. pp:

- Martinez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla y J. Sarukhan 1988 (en prensa). Effects of light-gaps in the demography and population dynamics of tropical rain forest trees.
- Mc Dade, L.A. 1983. Pollination intensity and seed set in Trichanthera gigantea (Acanthaceae). Biotropica 15 (2): 122-124.
- 1985. Breeding systems of central american Aphelandra (Acanthaceae). American Journal of Botany 72 (10): 1515-1521.
- y S. Kinsman. 1980. The impact of floral parasitism in two neotropical hummingbird-pollinated plant species. Evolution 34 (5): 944-957.
- Meagher, L. 1982. The population biology of Chamelirium luteum. A dioecious member of the Lily family: two sex population projections and stable population structure. Ecology 63 (6): 1701- 1711.
- Mendoza, A., D. Pinero y J. Sarukhan. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of Astrocaryum mexicanum. Journal of Ecology 75: 545-554.
- 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.
- Mooney, H.A. C. Field y C. Vázquez-Yanes. 1984. Photosynthetic characteristics of wet tropical forest plants. En: Physiological Ecology of plants of the Wet Tropic. Medina, E., H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.). Junk, La Haya. pp: 113-128.
- Mortimer, A.M. 1987. Contributions of plant population dynamics to understanding early succession. en: Colonization, succession and stability. Gray, A.J., M.J. Crawley y P.J. Edwards (eds). Blackwell Scientific Publications. Oxford pp: 57-80.
- Mulkey. S.S. 1986. Photosynthetic acclimation and water use efficiency of three species of understorey herbaceous bamboo (Gramineae) in Panama. Oecologia 46: 129-131.
- Newel, S.J, y O.T. Solbrig. 1981. Studies on the population biology of the Genus Viola III. The demography of Viola blanda and Viola pallens. Journal of Ecology 69: 997-1016.
- Núñez-Farfan, J. 1985. Aspectos ecológicos de especies pioneras en una selva húmeda de México. Tesis Profesional (Biología). Fac. Ciencias, UNAM. México.

- y R. Dirzo. 1985. Herbivoría y sucesión en una Selva Alta Perenifolia. en: Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. II. Gómez-Pompa A. y S.R. del Amo (eds.). Alhambra. México. pp: 313-332.
- . 1987. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. Oikos 51:274-284
- Ohara, M. y S. Kawano. 1986a. Life history on the Genus Trillium (Liliaceae). I Reproductive Biology of Four Japanese species. Plant Species Biology 1: 35-45.
- . 1986b. Life history on the Genus Trillium (Liliaceae). IV Stage class structures and spatial distribution of Four Japanese species. Plant Species Biology 1: 147-161.
- y F.H. Utech. 1986. Life history studies on the Genus Trillium (Liliaceae). III. Reproductive Biology of six sessile-flowered species occurring in the southeastern United States with special reference to vegetative reproduction. Plant Species Biology 1: 135-145.
- Opler, P.A. et.al. 1980. Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystem. Biotropica 12 (suppl): 40-46.
- Orians, G.H. 1980. Interacción poblacional en función de su significancia adaptativa y evolutiva. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. 137: 127-207.
- 1982. The influence of tree-falls in tropical forests in tree species richness. Tropical Ecology. 23 (2): 255-279.
- Oyama, N.A.K. 1987. Demografía y dinámica poblacional de Chamaedorea tepejilote Liebm. (Palmae) en la Selva de los Tuxtlas, Veracruz (México). Tesis de Maestría. Fac. Ciencias. UNAM.
- Palomque, R. 1988. Demografía y herbivoría de Omphalea oleifera (Euphorbiaceae). Tesis Profesional. Fac. de Ciencias, UNAM. México
- Pearcy, R.W. 1983. The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. Oecologia 58: 19-25.
- Pennington, T.D. y J. Sarukhan. 1968. Arboles Tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales./FAO, México.

- Pickett, S.T.A. y P.S. White (eds). 1985. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press. Orlando.
- Pielou, E.C. 1977. Mathematical Ecology. John Willey and Sons Inc. New York.
- Pinero, D., J. Sarukhán y E. Gonzalez. 1977. Estudios demográficos en plantas. Astrocaryum mexicanum Liebm. I. Estructura de las poblaciones. Boletín de la Sociedad Botánica de México 37: 69-118.
- y J. Sarukhán 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, Astrocaryum mexicanum. Journal of Ecology 70: 461-472.
- 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.
- Pitelka, L. D. Stanton y M. Peckham. 1980. Effects of light and density on resource allocation in a forest herb, Aster acuminatus (Compositae). American Journal of Botany 67(6): 942-948.
- S.B. Hansen y J.W. Ashmun. 1985. Population biology of Clintonia borealis. I Ramet and patch dynamics. Journal of Ecology 73: 169-183.
- y W.F. Curtis. 1986. Photosynthetic responses to light in an understory herb, Aster acuminatus. American Journal of Botany 73 (4): 535-540.
- Primack, R.B. y J. Antonovics. 1982. Experimental ecological genetics in Plantago. VII. Reproductive effort in populations of P. lanceolata L. Evolution 36: 742-52.
- 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.
- Rios Macbeth, F. 1952. Estudio ecológico de la región de Los Tuxtlas, Ver. Asoc. Mex. Geol. Petrol. Bol. 4: 325-376.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México.
- Sarukhán, J. 1974. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. Journal of Ecology 62: 151-177.
- 1978. Studies on the demography of tropical trees. En: Demography and Evolution in Plant Populations. Solbrig, O.T. (ed). Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp: 161-188.

- y J.L. Harper. 1973. Studies on plant demography:
Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris L.
 I. Population flux and survivorship. Journal of Ecology 61:
 675-716.
- y M. Gadgil. 1974. Studies on plant demography:
Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris L.
 III. A mathematical model incorporating multiple modes of
 reproduction. Journal of Ecology 62: 921-936.
- , M. Martínez-Ramos y D. Pinero. 1984. The analysis of
 demographic variability at the individual level and its
 population consequences. En: Perspectives in Plant
 Population Ecology. R. Dirzo y J. Sarukhán (eds). Sinauer
 Associates Inc. Publ., Massachussets. pp: 83-106.
- Schaal, B.A. 1984. Life-history variation, natural selection and
 maternal effects in plant populations. En: Perspectives in
 Plant Population Ecology R. Dirzo y J. Sarukhán (eds).
 Sinauer Associates Inc. Publ., Massachussets. pp:188-206.
- Schellner, R.A. S.J. Newell y O.T. Solbrig. 1982. Studies on the
 population of the Genus Viola. IV. Spatial pattern of ramet
 and seedling in three stoloniferous species. Journal of
 Ecology 70: 273-290.
- Schemske, D.W. 1980. Floral ecology and hummingbird-pollination
 of Combretum farinosum in Costa Rica. Biotropica 12 (3):
 169-181.
- 1981. Floral convergence and pollinator sharing
 in two bee-pollinated tropical herbs. Ecology 62 (4):946-954.
- 1982. Ecological correlates of a neotropical
 mutualism: ant assemblages at Costus extrafloral nectaries.
Ecology 63 (4): 932-941.
- 1983. Breeding systems and habitat effects on
 fitness components in three neotropical Costus species.
Evolution 37 (3):523-539.
- 1984. The effects of pollen composition on fitness
 in a neotropical herb. Oecologia 62: 31-36.
- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in
 plants. Annual Review of Ecology and Systematics 17: 667-93.
- Silander, J.A. Jr. 1986. Microevolution in clonal plants. En:
Biology of Clonal Organisms. Buss, L., J. Jackson y R.E. Cook
 (eds.). Yale University Press. USA. pp:107-152.
- Silvertown, J. 1982. Introduction to Plant Population Ecology.

Longman. London.

- Smith, A.P. 1986. Ecology of leaf color polymorphism in a tropical forest species: habitat segregation and herbivory. Ecology 69 (2): 283-287.
- Smith, A. P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque a claros ocasionados por la caída de árboles. Revista de Biología Tropical, 35 (Supl 1): 111-118.
- Sokal, R.R. ' y F.J.Rohlf. 1981. Biometry. Freeman. San Francisco, USA.
- Solbrig, O.T. 1981. Studies on the population biology of the Genus Viola. II. The effect of plant size on fitness in Viola sororia. Evolution 35 (6):1080-1093.
- , S.J. Newell y D.T. Kincaid. 1980. The population biology of the Genus Viola. I. The demography of Viola sororia. Journal of Ecology 68: 521-546.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Annual Review of Ecology and Systematics 12: 253-279.
- Sultan, S.E. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. En: Evolutionary Biology. Hecht, M.K. et al. (eds). Plenum Publishing Company. pp: 127-178.
- Toledo, V.M. 1975. La estacionalidad de las flores utilizadas por los colibríes de una Selva Tropical Húmeda en México. Biotropica 7(1): 63-70.
- Thompson, J.N. 1983. Partitioning of variance in demography: within- patch differences in herbivory, survival and flowering in Lomatium farinosum (Umbelliferae). Oikos. 40 (2): 315-317.
- Tiffney, B.H. y J. K. Niklas. 1986. Clonal growth in land plants. En: Biology of Clonal Organisms. Buss, L., J. Jackson y R.E. Cook (eds.). Yale University Press. USA. pp: 35-65.
- Turkington, R. y L.W. Aarssen. 1984. Local scale differentiation as a result of competitive interactions. En: Perspectives in Plant Population Ecology. R.Dirzo y J. Sarukhán (eds). Sinauer Associates Inc. Publ., Sunderland Massachusetts.
- Uhl, C., K. Clark, N. Dezzee y P. Maquinno. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian Tree fall gaps. Ecology 69 (3): 751-763.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1985. Posibles efectos del microclima de los claros de la Selva, sobre la germinación de tres especies de árboles pioneros; Cecropia

- obtusifolia, Heliocarpus donnell-smithii y Piper auritum. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. pp: 241-255.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas," Veracruz, México. Revista de Biología Tropical 35 (Supl 1):85-96.
- Van Vaalen, J. y E.G. Prins. 1983. Growth and reproduction of Digitalis purpurea in different stages of succession. Oecologia 58: 84-91.
- Verkaar, H.J. y A.J. Schenkeveld. 1984. On the ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: seedling development under low photon flux density conditions. Flora 175: 135-141.
- Vitousek, P.M. y J. S. Denslow. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rainforest. Journal of Ecology 73: 167-1178.
- Vitousek, P.M. y L.R. Walker. 1987. Colonization, succession and resource availability: ecosystem-level interactions. En: Colonization, succession and stability. Gray, A.J., M.J. Crawley y P.J. Edwards (eds). Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp: 207-222.
- Wasshausen, D.C. 1975. The Genus Aphelandra (Acanthaceae). Smithsonian Contributions to Botany. 18:1-157.
- Watkinson, A.R. 1986. Plant Population Dynamic En: Plant Ecology. Crawley, M.J. (ed.). Blackwell Sci. Pub. Oxford. pp: 137-184.
- Watkinson, A. R. y J. White. 1985. Some life history consequences of modular constructions in plants. Phil. Trans. Lond. B. 313: 31-51.
- Werner. P.A. 1976. Ecology of plant populations in successional environments. Systematic Botany. 1: 246-268.
- y W.J. Platt. 1976. Ecological relationships of co-occurring goldenrods (Solidago: Compositae). American Naturalist. 110: 959-971.
- White, J. 1984. Plant metamerism. En: Perspectives in Plant Population Ecology. R. Dirzo y J. Sarukhan (eds). Sinauer Associates Inc. Publ., Massachusetts. pp: 15-47.
- White, T.C.R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stress food plants. Oecologia 63: 90-105.
- Whitmore, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. En: Tropical trees as living systems. Tomlinson, P.B. y M.H. Zimmerman

(eds.). Cambridge University Press. Cambridge. pp:639-655.

Wilson, M.F. 1983. Plant Reproductive Ecology. John Wiley y Sons. New York.

Zangerl, L. y F.A. Bazzaz. 1983. Plasticity and genotypic variation in photosynthetic behaviour of an early and late successional species of Polygonum. Oecologia. 57: 270-273.

Zar, J.H. 1984. Biostatistical Analysis (2nd. ed). Prentice-Hall Inc. New Jersey. 697 p.

APENDICE 1. Lista de Valores de importancia (VI) e índices de dominancia (ID) para las especies encontradas en los sitios de observación permanente.

CLARO ALTA			VI	ID
Especie	Familia	Habito	(#)	(+)
Astrocaryum mexicanum	Palmae	Pa	1620.16	110.37
Aphelandra aurantiaca	Acanthaceae	H	1548.51	111.70
Monstera aff. acuminata	Araceae	H	1045.43	101.62
Chamaedorea tepejilote	Palmae	Pa	815.13	65.30
Syngonium podophyllum	Araceae	Bh	714.93	71.77
Anthurium bombasiphonium	Araceae	Bh	239.37	54.78
Hiraea fragifolia	Malpighiaceae	Bl	89.41	22.99
Cholimburquís sp.	Quilicidae	Bl	67.41	22.25
Arabidea verrucosa	Bignoniaceae	Bl	67.41	22.25
Salacia megistophylla	Hippocrateaceae	Bl	65.09	27.60
Philodendron sagittifolium	Araceae	Bh	60.75	22.03
Allophyllus campostachis	Sapindaceae	Bl	30.85	11.03
Davilla aspera var. matudae	Dilleniaceae	Bl	28.07	11.12
Crateva tapia	Capparaceae	Bl	26.15	10.05
Thinculia tomocarpa	Sapindaceae	Bl	15.14	6.61
Piper izabalanum	Piperaceae	A	10.08	5.33
Mollinedia viridiflora	Monimiaceae	A	10.46	4.42
Inga sapindoides	Leguminosae	A	10.46	4.42
Syngonium chiapensis	Araceae	Bh	10.46	4.42
Faragonia pyramidata	Bignoniaceae	Bl	8.24	3.21
Casearia nitida	Filicourtiaceae	Bl	8.24	3.14
Gootea dendrodaphne	Lauraceae	A	8.49	3.14

CLARO MEDIA			VI	ID
			(#)	(+)
Astrocaryum mexicanum	Palmae	Pa	1620.43	100.26
Syngonium podophyllum	Araceae	Bh	1117.58	78.63
Chamaedorea tepejilote	Palmae	Pa	466.44	63.84
Syngonium chiapensis	Araceae	Bh	410.93	54.13
Anthurium flexile	Araceae	Bh	382.22	51.75
Monstera aff. acuminata	Araceae	Bh	282.78	31.27
Anthurium bombasiphonium	Araceae	Bh	230.12	29.11
Aphelandra aurantiaca	Acanthaceae	Bh	201.67	27.14
Ectris trichophylla	Palmae	H	103.41	13.75
Diplazium lonchophyllum	Polypodiaceae	Bl	89.40	12.44
Hippocrateae vclubilis	Hippocrateaceae	Bl	73.34	12.86
Ipomoea philomega sp. no determinada	Convolvulaceae	H	71.62	12.65
Lyceria sp. nov.	Lauraceae	H	60.62	10.02
Abuta panamensis	Menispermaceae	Bl	31.83	10.28
Trophis mexicana	Moraceae	A	26.58	10.06
Pseudolmedia oxyphyllaria	Moraceae	A	25.93	10.06
Philodendron sp.	Araceae	H	17.46	10.58

CLARO BAJA			VI	ID
			(#)	(+)
Schaecria calycobractea	Acanthaceae	H	1471.35	94.52
Chamaedorea tepejilote	Palmae	Pa	583.87	65.62
Nectandra ambigens	Lauraceae	A	455.88	63.29
Diplazium lonchophyllum	Polypodiaceae	H	371.10	57.82
Spathiphyllum cochlearispathum	Araceae	Bl	278.73	39.29
Urena caracasana	Urticaceae	Ar	250.37	42.15
Syngonium podophyllum	Araceae	Bh	235.16	44.70
Syngonium chiapensis	Araceae	Bh	200.19	49.45
Aphelandra aurantiaca	Acanthaceae	Bh	169.90	44.25
Syngonium guatemalensis	Araceae	H	90.30	33.01
Psychotria faxlucens	Rubiaceae	A	73.00	41.32
Piper hispidum	Piperaceae	A	66.12	27.64
Psychotria veracruzensis	Rubiaceae	A	44.17	23.77
Psychotria papantlensis	Rubiaceae	A	41.73	26.67
Arabidea verrucosa	Bignoniaceae	Bl	36.65	26.47
Eugenia winzerhingii	Myrtaceae	Bl	26.65	26.95
Paulinia costaricensis	Sapindaceae	Bl	26.65	26.99
Abuta panamensis	Menispermaceae	Pa	22.43	25.91
Reinhardtia gracilis	Palmae	Bl	22.21	25.87
Pseudolmedia oxyphyllaria	Moraceae	H	17.46	23.68
Helecho		H	11.30	25.45
Ipomoea philomega	Convolvulaceae	Bl	4.53	25.18
Flerocarpus rehrli	Leguminosae	A		

Apéndice 1 continuación

SUCESIONAL ALTA

Especie	Familia	habito	VI (#)	ID (+)
Syngonium podophyllum	Araceae	Bh	4216.71	139.63
Monstera aff. acuminata	Araceae	Bh	1143.08	64.95
Aphelandra aurantiaca	Acanthaceae	H	1001.28	82.87
Chamaedorea tepejilote	Palmae	Pa	376.07	53.73
Diplazium lonchophyllum	Polypodiaceae	H	134.17	36.04
Astrocarium mexicanum	Palmae	Pa	125.92	35.78
Dioffenbachia seguine	Araceae	H	61.36	29.52
Anthurium flexile	Araceae	Bh	54.95	25.15
Psychotria papantlensis	Rubiaceae	A	45.74	33.76
Trophis mexicana	Moraceae	A	33.58	24.20
Nectandra ambigua	Lauraceae	A	7.26	23.65
Arrabidaea verrucosa	Bignoniaceae	B1	0.60	22.75

SUCESIONAL MEDIA

Especie			VI (#)	ID (+)
Syngonium podophyllum	Araceae	Bh	706.61	60.70
Anthurium flexile	Araceae	Bh	583.56	61.67
Monstera aff. acuminata	Araceae	Bh	518.18	52.95
Astrocarium mexicanum	Palmae	Pa	472.15	48.49
Philodendron guatemalense	Araceae	B1	325.06	32.22
Aphelandra aurantiaca	Acanthaceae	H	235.21	37.84
Philodendron sagittifolium	Araceae	Bh	188.27	40.39
Spathiphyllum cochlearispathum	Araceae	H	117.33	33.91
Chamaedorea tepejilote	Palmae	Pa	95.82	28.83
Abuta panamensis	Menispermaceae	B1	91.26	29.65
Platanthodendron lindenii	Flacourtiaceae	A	68.49	27.74
Syngonium chiapensis	Araceae	Bh	57.57	31.92
Nectandra ambigua	Lauraceae	A	41.16	26.65
Conarus schultesii	Connaraceae	B1	38.66	26.55
Crossopetalum parviflorum	Celastraceae	A	36.61	28.46
Schaueria calycobractea	Acanthaceae	H	32.05	26.28
Acalypha skutchii	Euphorbiaceae	A	32.05	26.28
Diplazium lonchophyllum	Polypodiaceae	H	20.46	25.82
Parathesis lenticellata	Myrsinaceae	Bh	9.10	25.36

SUCESIONAL BAJA

Especie			VI (#)	ID (+)
Syngonium podophyllum	Araceae	Bh	2378.23	101.57
Aphelandra aurantiaca	Acanthaceae	H	635.95	62.72
Monstera aff. acuminata	Araceae	Bh	536.85	53.82
Astrocarium mexicanum	Palmae	Pa	216.52	37.22
Psuteria sp.	Sapotaceae	A	203.34	33.13
Philodendron guatemalense	Araceae	B1	170.94	44.27
Swartzia guatemalensis	Leguminosae	A	127.74	30.47
Chamaedorea tepejilote	Palmae	Pa	82.29	28.85
Anthurium flexile	Araceae	Bh	62.91	28.32
Spathiphyllum cochlearispathum	Araceae	H	72.22	28.05
Anthurium bombasiphonium	Araceae	Bh	49.53	27.78
Paullinia pinnata	Sapindaceae	B1	56.14	27.25
Adiantum pulverulentum	Polypodiaceae	H	21.37	25.85
Psychotria papantlensis	Rubiaceae	A	13.35	25.53
Ocotea dendrodaphne	Lauraceae	A	10.63	25.43

Apéndice 1

MADURO ALTA			VI	ID
Especie	Familia	Habito	(*)	(+)
Aphelandra aurantiaca	Acanthaceae	H	1561.42	95.82
Dussia mexicana	Leguminosae	A	613.79	55.34
Spathiphyllum cochlearispathum	Araceae	H	368.10	45.52
Astrocaryum mexicanum	Palmae	Pa	329.89	41.00
Chamaedorea tepejilote	Palmae	Pa	236.64	37.89
Acalypha skutchii	Euphorbiaceae	A	181.54	40.19
Anthurium flexile	Araceae	Bh	162.93	39.66
Philodendron sagittifolium	Araceae	Bh	130.24	38.72
Nectandra ambigens	Lauraceae	A	107.28	38.07
Monstera aff. acuminata	Araceae	A	98.28	33.28
Diplazium lonchophyllum	Polypodiaceae	H	91.65	38.63
Syngonium podophyllum	Araceae	Bh	87.52	38.90
Trichilia pallida	Meliaceae	A	83.09	38.32
Reinhardtia gracilis	Palmae	Pa	57.47	37.30
Philodendron guatemalense	Araceae	B1	43.22	36.73

MADURO MEDIA

			VI	ID
			(*)	(+)
Monstera aff. acuminata	Araceae	Bh	882.84	67.66
Dieffenbachia seguine	Araceae	H	659.78	64.08
Aphelandra aurantiaca	Acanthaceae	H	782.60	69.55
Astrocaryum mexicanum	Palmae	Pa	474.68	51.92
Diplazium lonchophyllum	Polypodiaceae	H	248.70	42.11
Philodendron guatemalense	Araceae	B1	191.51	44.54
Anthurium flexile	Araceae	Bh	159.78	43.78
Chamaedorea tepejilote	Palmae	Pa	126.80	34.23
Spathiphyllum cochlearispathum	Araceae	H	68.07	37.72
Philodendron guttiferum	Araceae	Bh	68.07	37.72
Pseudomedea oxyphyllaria	Moraceae	A	51.82	37.07
Syngonium podophyllum	Araceae	Bh	44.96	36.60
Nectandra ambigens	Lauraceae	A	37.77	36.68
Redospatha aff. wendlandii	Araceae	Bh	37.77	36.26
Anthurium bombasipholium	Aracea	Bh	6.74	25.27

MADURO BAJA

			VI	ID
			(*)	(+)
Nectandra ambigens	Lauraceae	A	1509.42	96.81
Philodendron inaequale	Araceae	Bh	1487.49	81.82
Astrocaryum mexicanum	Palmae	Pa	884.72	62.54
Anthurium flexile	Araceae	Bh	633.77	59.68
Dieffenbachia seguine	Araceae	H	433.48	43.88
Diplazium lonchophyllum	Polypodiaceae	H	111.51	33.32
Chamaedorea tepejilote	Palmae	Pa	95.64	33.99
Spathiphyllum cochlearispathum	Araceae	H	68.93	34.64
Trophis mexicana	Moraceae	A	74.81	34.09
Pl. arbol		A	71.96	23.69

Habito: H = herbácea, A = árbol, Pa = palma, Bh = bejuco herbáceo, B1 = bejuco leñoso, Ar = arbusto.