



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE
SAN NICOLAS DE HIDALGO**

FACULTAD DE BIOLOGÍA

**Aspectos ecológicos de patrones espaciales de
árboles tropicales, caracteres de historia natural y tipo
de hábitat en una selva húmeda neotropical
(Chajul Chiapas, México)**

TESIS PROFESIONAL

Que para obtener el título de

BIÓLOGO

Presenta

Miguel Angel Salinas Melgoza

Director de tesis

Dr. Miguel Martínez Ramos

Instituto de Ecología, UNAM

CONTENIDO

RESUMEN	i
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	3
¿Qué es un patrón espacial?	3
Métodos para determinar el arreglo espacial de los organismos	5
Patrones espaciales en poblaciones de plantas	7
Variación de los patrones espaciales con la escala de espacio y tiempo	7
Factores que afectan el patrón espacial	10
Factores locales	11
Competencia	11
Depredación	14
Patógenos	17
Dispersión	18
Factores regionales	20
Variación regional del ambiente	20
Variación local del ambiente	22
Atributos de historia de vida y grupos ecológicos	23
Patrones espaciales en selvas húmedas: una síntesis	24
OBJETIVOS	28
MATERIALES Y MÉTODOS	29
Sitio de estudio	29
Descripción de unidades ambientales	31
La vegetación	36
Sistema de estudio	37

Análisis de datos	40
RESULTADOS	43
Especies seleccionadas	43
Patrones espaciales	43
Variación de patrones espaciales con la escala de análisis	44
Variación de patrones espaciales entre hábitats	45
Gremios ecológicos y patrones espaciales	48
Patrón espacial y tamaño de diáspora	51
Patrón espacial y modo de dispersión	53
Patrón espacial y posición en el dosel de las especies	52
Densidad de las poblaciones y patrones espaciales	55
DISCUSIÓN	60
Patrones generales	60
Variación de los patrones con la escala de análisis, el hábitat y atributos ecológicos de las especies	63
Reclutamiento limitado y patrones espaciales	65
Efecto de la densidad en los patrones espaciales	67
CONCLUSIONES	71
LITERATURA CITADA	73
ANEXOS	84

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Características de cuatro unidades ambientales en Chajul, región Lacandona, sureste de México. En (a) se provee información de suelo y topografía (modificado de Siebe et al. 1996). En (b) se indican atributos de la comunidad de árboles basados en censos de árboles con DAP > 10.0 cm in 3-5 parcelas de 0.5 ha por hábitat (Martínez-Ramos et al., datos no publicados).	33
---	----

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Tipos de patrones de distribución espacial.	4
Figura 2. Persistencia temporal y espacial de los patrones espaciales.	9
Figura 3 Localización del área de estudio.	30
Figura 5. Localización de las parcelas permanentes dentro del área de estudio.	34
Figura 6. Variación de la frecuencia los patrones espaciales con la escala de análisis en Chajul, Chiapas.	44
Figura 7. Variación de la frecuencia de poblaciones de árboles con patrón agregado y con patrón al azar, en las cuatro unidades ambientales dentro de la zona de estudio.	46
Figura 8. Variación de la frecuencia de poblaciones de árboles por unidad ambiental que mostraron distribución agregada y al azar en diferentes escala espacial y diferentes hábitats en Chajul, Chiapas.	47
Figura 9. Variación en la frecuencia de poblaciones con patrón agregado y al azar para especies pioneras y no pioneras en la selva de Chajul, Chiapas.	49

Figura 10. Frecuencia de poblaciones con patrón agregado y al azar para especies no pioneras (a) y pioneras (b) en diferentes hábitats de la selva de Chajul, Chiapas.	50
Figura 11. Variación del tamaño promedio de semillas entre tipos de patrón espacial dentro de dos gremios ecológicos de árboles de la selva de Chajul, Chiapas.	52
Figura 12. Frecuencia de poblaciones con patrón agregado y al azar para especies con: (a) modo de dispersión por animales y (b) otro modo de dispersión en la selva de Chajul, Chiapas.	54
Figura 13. Variación del Índice de Morisita (IM) como función de la densidad de población de especies de árboles en la selva de Chajul, Chiapas. (a) escala espacial de 25 m ² , (b) escala espacial de 100 m ² , (c) escala espacial de 400 m ² .	56
Figura 14. Variación del Índice de Morisita (IM) como función de la densidad poblacional para las cuatro especies de árboles mas frecuentes en las parcelas de la selva de Chajul, Chiapas. <i>(Ampelocera hottleii, Brosimum alicastrum, Brosimum costaricanum, y Dialium guinense).</i>	57
Figura 15. Relación de poblaciones con patrón azar/agregado para los diferentes trabajos realizados en distintas localidades de bosque tropical húmedo. Los resultados se obtuvieron con métodos y criterios de selección de las especies analizadas distintos. Los datos son resumidos en el anexo 1.	69

Figura 16. Variación del número de especies con patrón de distribución (agregado, azar y uniforme) para todas las especies encontradas en Sinhara, Sri Lanka. El área representa la superficie utilizada para evaluar el patrón de distribución, realizando círculos de diferente radio. 69

Figura 17. Relación azar-regular/agregado cuando se realiza el análisis de patrones espaciales considerando tres intervalos de distancia a partir de un individuo focal, para varias localidades tropicales en el mundo (Condit *et al.* 2000). 70

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Patrones de distribución espacial de árboles en varias localidades de selvas tropicales, modificado de Lieberman M. & D. Lieberman (1994). 84

Anexo 2. Las 44 especies involucradas en el estudio, familia, autor y contracción empleada en el estudio, su abundancia por unidad ambiental más menos error estándar y entre paréntesis máximos y mínimos de densidad individuos 0.5ha^{-1} , 87

Anexo 3. Poblaciones de árboles tropicales de la región de Chajul Chiapas, unidad ambiental, y su patrón espacial en cada una de las escalas de análisis. 89

Anexo 4. Mapas de distribución espacial de algunas especies con combinaciones distintas de patrón espacial en las tres escalas de análisis. 93

RESUMEN

Salinas-Melgoza M. A. 2002. Aspectos ecológicos de patrones espaciales de árboles tropicales, caracteres de historia natural y tipo de hábitat en una selva húmeda neotropical (Chajul Chiapas, México). Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, UMSNH, México. 94 pp.

Palabras clave: Patrones espaciales, Bosque húmedo, caracteres de historia natural, diáspora, unidades ambientales.

El análisis de los patrones espaciales de poblaciones de organismos sésiles es una herramienta muy útil en el entendimiento de los procesos que determinan el establecimiento y desarrollo de los individuos en un ambiente dado. El objetivo del presente estudio fue investigar como las poblaciones de árboles tropicales se encuentran espacialmente organizadas, y la correlación de tal organización con diferentes atributos de historia de vida (tamaño de la diáspora, síndrome de dispersión de la semilla, estatus sucesional), el tipo de hábitat (terracea aluvial, planicie de inundación, lomerío-bajo y sierra cárstica) y la densidad poblacional. El estudio se llevó a cabo en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. En catorce parcelas permanentes de 20 x 250 m (0.5-ha), los individuos con diámetro a la altura del pecho (dap) ≥ 10 cm, representantes de 44 especies y 85 poblaciones, se mapearon a escala. Se usó el Índice de Morisita, un método con área ampliamente usado, para cuantificar el patrón espacial de las poblaciones de estas especies a nivel de cada parcela y empleando tres diferentes escalas de análisis (25 m², 100 m², 400 m²).

La mayoría (61.6 %) de las poblaciones analizadas mostraron un patrón al azar en las tres escalas de análisis. La frecuencia de poblaciones con patrón agregado fue significativamente mayor en la sierra cárstica donde la heterogeneidad topográfica fue mayor. Por el contrario, en la terracea aluvial se presentó la mayor frecuencia de

poblaciones con patrón al azar, siendo este hábitat el topográficamente más homogéneo. Existió una mayor frecuencia de poblaciones agregadas a la escala de 25 m². Se observó una frecuencia mayor de especies pioneras dentro del grupo de poblaciones agregadas y de no-pioneras dentro del grupo de poblaciones al azar. La diáspora de las especies no pioneras con distribución espacial al azar fue más grande y la de las especies pioneras con distribución agregada fueron las más pequeñas. El Índice de Morisita disminuyó conforme la densidad poblacional aumentó; esta tendencia se presentó en las tres escalas de análisis.

Con base en los resultados obtenidos, propongo que el arreglo espacial de las poblaciones de árboles en Chajul se encuentra influido por el nivel de variación de factores relacionados con la topografía del terreno, con la calidad del suelo y con el régimen de perturbación del dosel. Al parecer, existen factores dependientes de la densidad (e.g., depredación *sensu lato* y competencia) que producen un aclareo, y una disminución del grado de agregación, en poblaciones que muestran una fuerte agregación en fases tempranas de desarrollo, particularmente en especies abundantes, de semilla grande y no pioneras.

Agradecimientos

Quizá tenga mucho que agradecer. Pero al primero que me gustaría agradecer es a mi pa y a mi mamá, el estar aquí, continuar y disfrutar cada instante con ustedes, esto es en gran parte gracias a ambos; pa mil gracias donde quiera que estén.

Enseguida agradezco al mismísimo MMR, gracias Miguel por haberme aguantado tanto tiempo; aprendí cosas muy chidas contigo, las cuales marcaron un rumbo muy especial en mi vida. De una u otra forma algunas personas me ayudaron muchísimo en la realización de esta tesis, le agradezco al Dr. Guillermo Ibarra Manríquez por su confianza en mi y la ayuda en la revisión de los primeros bosquejos de este escrito, así como en sus consejos y merecidos regaños para concluir lo que están leyendo. A mis amigos de campo Praxedis Sinaca Colin y Santiago Sinaca Colina, gracias a ellos y a su amplia experiencia en la identificación de los árboles de una zona tan preciosa y diversa fue que aprendí a reconocer en el campo algunos de las especies. A Jorge Rodríguez Velásquez por su apoyo incondicional en campo, la neta Quick sin tu apoyo esta tesis no hubiera tenido datos. A Michael Van Breugel por que contigo además de construir una gran vriendschap, me apoyas en la construcción de algunas ideas que quedaron escritas en alguna parte de esta tesis. A toda la gente del Ejido de Loma Bonita que nos ayudaron en la colecta de datos. A mi familia que siempre me estuvieron apoyando, especialmente al Chente y al Alex, ellos saben que pe.... A mis grandes amigos del alma, los que siempre me han cuidado y que estuvieron en el lugar preciso en todo momento, es inútil poner nombres. A toda la gente del los tropicosos, ya que siempre compartimos esa alegría natural que nos caracteriza Charlie, SotoI, Carmen, Michilin, el Quikc, Yaaye Ireir Alfredo “el chico Méndez” y el Horax. A toda la bandera de Biología, y a la gente del DERN que hasta la fecha nos hemos dado la mano de forma muy cordial.

Y a ti que tienes tiempo de leer estas líneas.

INTRODUCCIÓN

En organismos sésiles, como es el caso de las plantas terrestres, la posición espacial que guarda un individuo maduro resulta de procesos que determinaron la dispersión del propágulo del cual se originó, así como de aquellos atributos que le permitieron enfrentar de manera exitosa los factores limitantes a su sobrevivencia y crecimiento. Por ello puede pensarse que al nivel de una población, la organización espacial de los individuos es, en parte, un reflejo de las circunstancias ambientales que son favorables para el desarrollo y maduración de los organismos. El patrón espacial de los individuos de diferentes fases de desarrollo puede variar, dependiendo de los patrones de dispersión de los propágulos y del grado de heterogeneidad ambiental que influye en la sobrevivencia, el crecimiento y la capacidad reproductiva de los individuos. La suposición de que los individuos de una población tienen una localización espacial resultante de procesos aleatorios es, en este contexto, una hipótesis nula que ayuda a explorar factores ecológicos importantes en la estructuración y dinámica de las poblaciones.

En los bosques tropicales húmedos, los árboles se desarrollan en un ambiente que es esencialmente heterogéneo y variable (Richards, 1996). Generalmente se ha considerado al recurso lumínico como el factor ambiental más importante en el desarrollo temprano de los árboles en estos ecosistemas, además, la notable variación que muestra este recurso a través del espacio (horizontal y vertical) y el tiempo (Chazdon, 1988) juega un papel importante en la organización espacial de las poblaciones de árboles tropicales. Factores del suelo también varían espacialmente de manera importante, pero el estudio del papel que juegan estos factores en la organización espacial de los árboles de selvas húmedas ha recibido menos atención, apenas algunos estudios han abordado el tema evaluando la distribución a escalas regionales (Clark & Clark, 1999; González, 1999).

El presente estudio es parte de un proyecto general que se desarrolla en el laboratorio de ecología de poblaciones y comunidades tropicales, Instituto de Ecología, UNAM, a cargo del Dr. Miguel Martínez Ramos. Este proyecto, iniciado en 1994, pretende describir patrones estructurales y dinámicos de poblaciones y comunidades de especies arbóreas en la selva húmeda de la región de Chajul, Selva Lacandona, Chiapas. El proyecto también pretende entender los procesos y mecanismos que determinan estos patrones al nivel del paisaje, tomando ventaja de la notable variación de suelos y topografía que se presenta en Chajul a la escala de unos cuantos kilómetros cuadrados. En particular, en esta tesis se describen patrones espaciales de las especies arbóreas de mayor abundancia en la zona de estudio y se explora, de manera correlativa, posibles factores que influyen en la determinación de tales patrones.

La tesis se divide en cuatro secciones: 1) antecedentes y objetivos, en la cuál se hace una síntesis de la literatura existente sobre patrones espaciales en plantas, en particular de árboles tropicales, 2) materiales y métodos, en el que se describe el sitio y sistema de estudio y se detallan los métodos y el análisis de datos que se emplearon para describir, de manera cuantitativa, los patrones espaciales de poblaciones de árboles y la exploración de posibles factores causales de estos patrones, 3) resultados, en la cuál se presentan la información derivada de los análisis realizados, 4) discusión de los resultados y 5) conclusiones alcanzadas por este estudio.

ANTECEDENTES

La teoría ecológica trata de explicar las causas que determinan la distribución y abundancia de los organismos a través del espacio y del tiempo (Crawley, 1998). Los factores que determinan estos cambios se agrupan principalmente en bióticos y abióticos, y se conciben como los principales causantes de la estructuración y dinámica de las poblaciones y comunidades biológicas (Piñero, 1976; Borcard *et al.*, 1992; Begon *et al.*, 1996; Crawley, 1998). Sin embargo, un reto importante aún abierto es el de determinar el papel relativo que desempeñan el arreglo espacial de estos factores en tal estructuración (Deutchman *et al.* 1997).

El estudio de patrones espaciales en poblaciones naturales se ha realizado desde hace mucho tiempo, pero la necesidad de llevar a cabo una síntesis crítica de tal información es relativamente reciente (Reich & Davis, 1998). Muchos de los conceptos de socio-fitología de mediados de siglo XX estaban basados en asumir que las poblaciones presentaban una distribución espacial al azar (Goodall, 1952 *in* Reich & Davis, 1998). De esta manera los primeros análisis de patrones espaciales se dirigieron, principalmente, a probar lo contrario (Clark & Evans, 1954).

¿Qué es un patrón espacial?

Un patrón de distribución es el acomodo de eventos (por ejemplo, objetos, plantas u otros organismos) en un espacio bidimensional (horizontal), el cual tiene un cierto grado de predicción espacial y algún grado de periodicidad (Dale, 1999). Al determinar el patrón espacial de una población se usa como modelo nulo el patrón que resultaría si todos los micro-sitios (*i.e.*, micro-hábitats) tuviesen propiedades ambientales idénticas, todos con la

misma probabilidad de ser ocupados. Es decir, suponemos que el hábitat es uniforme y que cada evento de colonización es independiente de otro. Es difícil imaginar un hábitat completamente homogéneo en todas sus características, e incluso si así fuese, la interacción entre individuos de la misma o diferente(s) especie(s) puede originar patrones espaciales complejos en ambientes homogéneos (Hansky et al., 1993; Pacala, *et al.*, 1997). Por ello, no es de sorprenderse que empíricamente el patrón aleatorio tienda, con frecuencia, a ser refutado (Matteucci y Colma, 1982).

Se pueden distinguir tres patrones de puntos: azar, agregado y uniforme (Fig. 1). Los tres patrones pueden ser observados en el mundo real, y se puede elaborar una amplia lista de posibles mecanismos causantes.

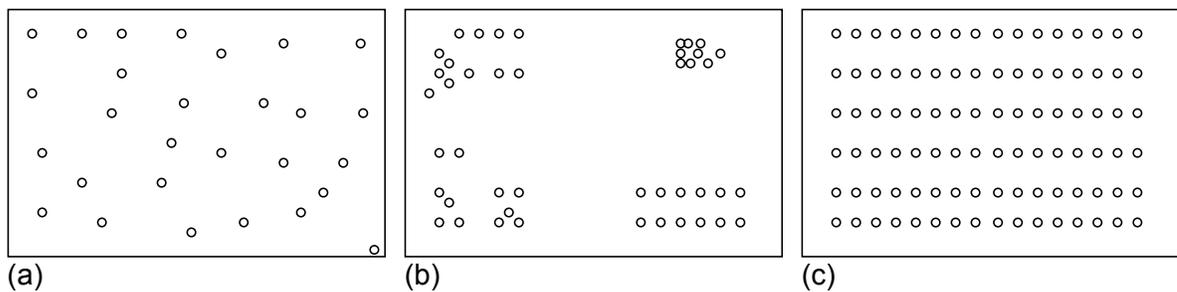


Figura 1. Tipos de patrones de distribución espacial. (a) Azar, (b) agregado y (c) uniforme

Cuando en un área infinitamente grande la ubicación relativa de un individuo es independiente de la de cualquier otro, se dice que la población está distribuida al azar (Reich & Davis; 1998; Fig. 1a). La distribución al azar en poblaciones de plantas puede resultar de mecanismos de regeneración espacialmente independientes, donde un lugar dado es ambientalmente igual que otro para el establecimiento (Greig-Smith, 1979; Crawley, 1998).

Una población está agregada (también nombrada como dispersión de contagio o subdispersada) cuando la presencia de cualquier organismo aumenta la probabilidad de encontrar otro en su vecindario cercano. Este fenómeno de contagio forma agregados de

diferentes densidades y tamaños (Fig. 1b; Crawley, 1998; Dale, 1999). Las agregaciones exhiben puntos de densidad elevada los cuales, a su vez, pueden distribuirse al azar (Cottam, *et al.* 1953 *in* Reich & Davis, 1998). La gran mayoría de las poblaciones de plantas muestran algún grado de agregación espacial a cierta escala dada. Sin embargo, este patrón se manifiesta con mayor frecuencia a grandes escalas (Crawley, 1998; Reich & Davis, 1998; Dale, 1999).

Las poblaciones hiper-dispersas, o de distribución uniforme, ocurren cuando la presencia de un individuo reduce la probabilidad de encontrar otro en el entorno cercano (Dale, 1999; Fig.1 c). Este patrón sugiere que un mecanismo de repulsión estructura a la población, por ejemplo como resultado de competencia intra-específica, o bien que las poblaciones se encuentran inmersas en un ambiente relativamente homogéneo (Crawley, 1998; Reich & Davis, 1998; Dale, 1999). En general, el patrón uniforme es el menos común y ha sido reportado con mayor frecuencia en poblaciones de plantas perennes de áreas desérticas y de tundra en Alaska. Esta observación podría sugerir que las poblaciones distribuidas regularmente sólo ocurren en hábitats pobres en recursos, donde los fenómenos de competencia por recursos limitados pueden surgir con intensidad (Woodell *et al.*, 1969 *in* Crawley, 1998).

Métodos para determinar el arreglo espacial de los organismos

Los métodos tradicionales empleados en el estudio de los patrones espaciales se basan en análisis con cuadrantes (“métodos con área”) y análisis con distancias (“métodos sin área” o “de puntos”).

El muestreo con área involucra el conteo de individuos en cuadrantes cuya forma y tamaño es variable. Los cuadrantes se distribuyen de manera aleatoria o sistemática en la región de estudio, y los datos de frecuencia en los cuadrantes se usan para obtener el

índice de dispersión espacial. Un valor pequeño asociado con la presencia de especies sugiere una especie rara en términos demográficos o de dispersión regular o al azar, mientras un valor alto indica una especie común o de dispersión agregada. Varios métodos con área han sido sugeridos para el estudio de patrones espaciales, pero han sido muy criticados por el efecto que ejerce el tamaño del cuadro en la determinación del patrón espacial; los más mencionados son: a) índices donde se prueba que la ubicación de los individuos es independiente de cualquier otro (poisson, modelo poisson doble o regular, Neyman y Thomas, distribución binomial negativa e índice de dispersión), b) aquellos índices que prueban la distribución de la población de una esperada al azar (Morisita, Tamaño de agregación, Lloyd, Distribución de Neyman y Thomas) y varios otros.

Para explorar la relación existente entre la escala y el arreglo espacial de los individuos se usan cuadros de diferentes tamaños, determinando el patrón espacial para la especie en cada tamaño de cuadro.

Los métodos sin área dependen parcial, o totalmente de la distancia de las plantas a puntos o individuos seleccionados al azar. La mayoría de los modelos están basados en asumir que la distribución de las distancias observadas son de tipo poisson (la población está distribuida al azar en un área infinitamente grande). Cinco de los métodos más usados son: Índice del vecino más cercano de Clark y Evans, índice de Pielou de distribución no al azar, coeficiente de agregación de Hopkin y Skellam, prueba de correlación de Holgate y prueba de proporción de Holgate (Piñero, 1976; Reich & Davis, 1998; Dale, 1999)

Los métodos sin área usan la posición que los individuos guardan entre sí en un espacio euclidiano. En este caso, el patrón espacial se obtiene de un grupo de datos (eventos) que consiste de n ubicaciones en una región (epicentros de un terremoto, casos de muerte en un estado, árboles en un bosque, entre otros); estos eventos pueden estar

relacionados con un grupo de variables que los caracterizan (Piñero, 1976; Reich & Davis, 1998; Dale, 1999).

Patrones espaciales en poblaciones de plantas

Probablemente, los primeros estudios donde se evaluó si la distribución espacial de las poblaciones de plantas difiere de aquella esperada por azar se realizaron en los 1920's por Gleason y Svedberg (Clark & Evans, 1954), quienes para probarlo emplearon los modelos de distribución estadística binomial y poisson, respectivamente.

El arreglo espacial de plantas se analiza de dos formas: i) considerando la localización de los individuos en un espacio continuo (ambientalmente homogéneo) y ii) considerando la localización de los individuos en un espacio considerado como un mosaico (ambiente heterogéneo; Dale, 1999). El estudio de los procesos espaciales que operan en las poblaciones ha recibido recientemente mayor atención, dirigiéndose a entender las causas por las cuales los patrones espaciales son diferentes de aquellas dictadas puramente por el azar (Ricklefs & Schluter, 1993).

Variación de los patrones espaciales con la escala de espacio y tiempo

El patrón espacial que expresa una población puede variar con la heterogeneidad ambiental a lo largo de varias escalas (Crawley; 1998), o dependiendo de la dinámica temporal de las poblaciones estudiadas. Por ejemplo, en el caso de poblaciones de árboles tropicales, tal dinámica temporal se encuentra afectada por cambios climatológicos severos asociados con la ocurrencia del fenómeno climatológico "EL Niño" (Condit *et al.*, 1999).

Los patrones de distribución están determinados por factores locales y regionales, los cuales intervienen en el proceso de reclutamiento de nuevos individuos y en el proceso de muerte de individuos juveniles y adultos. El reclutamiento está influenciado, principalmente, por la dispersión de los propágulos, así como por factores que facilitan su establecimiento y desarrollo. Por ejemplo, en los árboles pioneros de las selvas húmedas, el reclutamiento depende de la dispersión de semillas a los claros, sitios ricos en recursos lumínicos de baja ocurrencia espacial y temporal, donde estas plantas germinan crecen aceleradamente y maduran en tiempos relativamente cortos (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos, 1992).

La mortalidad puede ser de dos tipos: i) uniforme, provocada por competencia entre vecinos cercanos, y ii) irregular (azar o agregada), la cual resulta de eventos catastróficos como disturbios (por ejemplo, descargas eléctricas, vientos fuertes), enfermedades y plagas (Kent & Dress, 1980 *in* Reich & Davis, 1998; Dale 1999).

Aunque los patrones espaciales pueden ser de tipo azar, agregado y uniforme, como se mencionó anteriormente, en realidad estos patrones no están fijos. Una población puede expresar patrones espaciales que varían dependiendo de la escala espacial/temporal de observación, lo que puede hacer difícil su detección (Fig. 2). Las poblaciones de individuos de vida larga, como los árboles, exhiben patrones espaciales que pueden cambiar a través del tiempo.

Las poblaciones que muestran patrones persistentes en el tiempo son aquellas que presentan un patrón agregado, en cambio las poblaciones que muestran patrones regulares tienden a cambiar a un patrón al azar. Una población de árboles distribuida al azar, se conservaría en el tiempo con ese patrón si los mecanismos de muerte operan al azar y hubiese eventos de reclutamiento ocurriendo de manera también aleatoria (Crawley, 1998; Reich & Davis, 1998; Dale, 1999).

Dentro de una comunidad, las relaciones espaciales entre los patrones y los procesos que los originan son obvias solamente a determinadas escalas (Wiens, 1989; Allen & Hoekstra, 1990; Levin, 1992; Levin & Pacala, 1997; Dale, 1999). Por ello, la percepción de los patrones espaciales que exhiben las plantas depende de la escala de observación (Wiens, 1989; Alen & Hoekstra, 1990).

Los primeros trabajos que reconocieron la importancia de la escala en el análisis del patrón espacial de las poblaciones fueron los realizados por ecólogos vegetales (Wiens, 1989). Recientemente, diferentes áreas de estudio, conceptos y teorías han incorporado como variable importante a la escala espacial, como ha sido el caso de la teoría sobre los mecanismos de mantenimiento de diversidad de especies (Wiens, 1989; Tilman & Pacala, 1993), los modelos sobre competencia y depredación, así como en el estudio de los efectos de disturbios en la dinámica de poblaciones (Stern *et al.*, 1986; Wiens, 1989; Levin, 1992; Dutilleul, 1993; Mc Laughlin y Roughgarden, 1993; Tilman & Pacala, 1993).

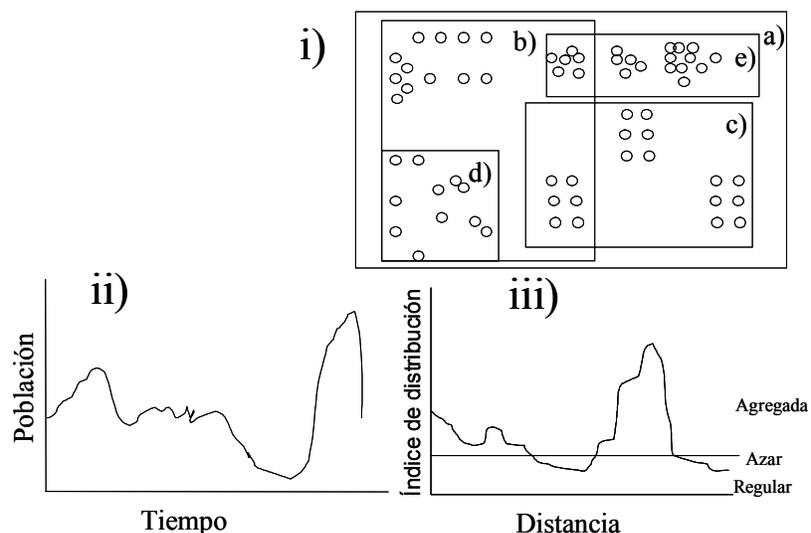


Figura 2. Persistencia temporal y espacial de los patrones espaciales. **i)** Variaciones de los patrones al cambiar la escala y forma de la unidad espacial de análisis (a, b, c, d, e). **ii)** Variaciones de la población en el tiempo modifican los patrones espaciales. **iii)** Los patrones espaciales muestran una continuidad en el espacio; si consideramos a partir de un punto y nos alejamos de este, el patrón espacial de una población puede cambiar con la distancia.

Uno de los grandes problemas que surgen en la caracterización de los patrones espaciales es la detección de la escala que es relevante a los procesos que determinan estos patrones (Wiens, 1989; Levin, 1992). Este es un tema complicado ya que procesos que operan a una escala amplia repercuten en fenómenos que se manifiestan a una escala fina y viceversa (O'Neill *et al.*, 1986 *in* Wiens, 1989; Levin, 1992; Pacala & Levin, 1997; Dale, 1999).

Factores que afectan el patrón espacial

Se ha sugerido que la variación espacial que se observa en la abundancia y distribución de plantas y animales puede ser explicada por la influencia de la heterogeneidad espacial y temporal de los factores ambientales que son determinantes de la estructura y dinámica de las poblaciones (Greig-Smith, 1979; Borcard *et al.*, 1992; Reich & Davis, 1998; He, 1993; He *et al.*, 1997; Dale, 1999).

Se han desarrollado diferentes métodos que usan el análisis de patrones espaciales como herramienta para entender los procesos y factores que controlan y determinan la estructura y dinámica de comunidades vegetales (Greig-Smith, 1979; Borcard *et al.*, 1992; He, 1993; He *et al.*, 1996; He *et al.*, 1997; Reich & Davis, 1998; Dale, 1999). Según la escala a la cual operan (Huston, 1999), los factores son clasificados en locales y regionales. Los factores locales se relacionan con la interacción de individuos de la misma o diferente especie (del mismo o diferente nivel trófico). Los factores regionales afectan las condiciones físicas (por ejemplo, sitios con diferentes edades de perturbación, catástrofes físicas – fuego – y bióticas – epidemias causados por patógenos-, características de suelo, geología y geo-forma (Ricklefs & Schluter, 1993). Resolver la contribución relativa de estos factores, y de aquella que resulta de la interacción de

factores locales y regionales, no ha sido fácil. Hasta ahora los factores locales han recibido mayor atención en el estudio de los patrones espaciales.

Factores locales

El desarrollo de teorías para explicar los patrones espaciales en bosques de diversidad elevada es complicado dado los lapsos de vida largos de la mayoría de las especies arbóreas, la gran variabilidad de historias de vida, las diferencias en los requerimientos ambientales de las distintas especies y la complejidad de las interacciones entre individuos de diferentes especies. A continuación se discuten algunos de los factores ambientales que afectan los patrones espaciales de las poblaciones de plantas a un nivel local.

Competencia

Una gran parte de los trabajos que han tratado de determinar la importancia de procesos y factores locales sobre la estructuración de las comunidades, han puesto su foco de interés en la competencia como la principal fuerza de estructuración (Cale *et al.*, 1988; Schluter & Ricklefs, 1993; Crawley, 1998; Tron, 2000). Factores reguladores denso-dependientes, tales como los que ocurren en la competencia intraespecífica, pueden facilitar la coexistencia de especies, dependiendo del grado con el que afectan el reclutamiento, la sobrevivencia y la fecundidad en las poblaciones (Begon & Mortimer, 1986; Okuda *et al.*, 1997).

La descripción de los patrones espaciales es crucial para entender como una especie usa un recurso (Condit *et al.*, 2000). Esto es particularmente cierto en el caso de

organismos sésiles, como las plantas, las cuáles adquieren sus recursos de su vecindario inmediato y al adquirirlos modifican la disponibilidad de recursos a sus plantas vecinas (Crawley, 1998).

Se han desarrollado diferentes teorías para explicar el proceso de competencia. Algunas de ellas proponen que la competencia regula los patrones espaciales. Estas teorías cubren cinco aspectos principales (Ford & Sorensen, 1992 *in* Batista, 1984):

- Cuando las plantas crecen reducen la disponibilidad de recursos para otras plantas vecinas.
- La competencia ocurre principalmente en un contexto espacial.
- La muerte de plantas por competencia se refleja en un efecto retardado en la reducción del crecimiento (provocada por el agotamiento de recursos).
- Las plantas responden de forma plástica al agotamiento de recursos. Tal plasticidad afecta el resultado final de la competencia.
- Existen diferentes mecanismos de competencia en las especies.

Se ha propuesto que una planta pueda ser un buen competidor si: i) agota rápidamente los recursos, o ii) es capaz de crecer a pesar de que el recurso se encuentre muy limitado (Crawley, 1998).

La mayoría de los estudios que se han dirigido a entender el papel que juega la competencia en la estructuración de los patrones espaciales de plantas se han desarrollado utilizando sistemas de baja diversidad, como los boques templados. Cuando en el análisis se lleva a cabo en sistemas de elevada diversidad, es más difícil observar la relación entre los patrones espaciales y factores de competencia (Batista 1984). Sin embargo, dada la gran cantidad de interacciones entre especies que existen en los trópicos, es posible esperar que el proceso de competencia desempeñe un papel

importante en la dinámica de plantas de los bosques tropicales (Condit, *et al.* 1999; Harms *et al.*, 2000).

Para organismos de vida larga como los árboles, se ha usado como una evidencia de la existencia de competencia al hecho de que el patrón espacial agregado de los individuos jóvenes (i.e., en las poblaciones de semillas, plántulas y brinzales) cambie hacia uno uniforme en los individuos adultos. Cuando la competencia es intensa y se traduce en aumentos de mortalidad, los patrones espaciales pueden cambiar de agregado o al azar a patrones más regulares. Procesos azarosos, como la ocurrencia de perturbaciones severas, pueden desempeñar un papel importante en definir patrones al azar aunque operen fenómenos de competencia. Asimismo, la ausencia de un patrón regular, o una tendencia de cambio de un patrón espacial agregado o uno de tipo azar hacia uno uniforme pueden sugerir que otros mecanismos tienen mayor importancia que la competencia (Batista, 1984).

De esta forma, los patrones espaciales son determinados por diversos factores. Entre ellos se destacan: la disposición espacio-temporal de recursos, dispersión de propágulos y el patrón espacial de micro-hábitats. Estos factores constituyen parte de los escenarios ambientales que pueden propiciar competencia y que pueden originar un patrón espacial distinto (Batista, 1984).

En una selva húmeda, los patrones espaciales de las poblaciones de árboles que alcanzan el dosel superior están afectados por la dinámica de formación de claros. Las plántulas crecen aceleradamente en los claros y al parecer en ese ambiente rico en luz compiten por ocupar un lugar en el dosel; sin embargo, esta idea de competencia aún no ha sido evaluada estrictamente (Batista, 1984; Richards, 1996).

Recientemente se ha comprobado que en especies arbóreas con elevada densidad poblacional, el reclutamiento es regulado por factores denso-dependientes (Condit *et al.*, 2000). Sin embargo, la mayoría de las especies arbóreas poseen densidades muy por

debajo de los límites que son fijados por tales factores de regulación. Por ello, se puede considerar que tal regulación no es preponderante en los bosques tropicales (Hubbell, 1979; Condit *et al.*, 2000). Sin embargo, esta propuesta puede ser controvertida ya que, aunque las poblaciones de adultos poseen densidades bajas, la denso-dependencia en los estadios de semillas y plántulas puede ser muy fuerte, en poblaciones cuyas densidades pueden ser elevadas bajo la cobertura de los árboles progenitores (Harms *et al.*, 2000).

Depredación

Los patrones de distribución espacial han sido empleados para evaluar la teoría de Janzen-Connell (Janzen, 1970; Connell, 1971). Esta teoría propone que la depredación reduce la densidad poblacional de plantas y facilita la existencia de comunidades con diversidad de especies elevada. Su importancia radica en demostrar que los herbívoros pueden reducir la densidad local de individuos co-específicos y, por lo tanto disminuir el efecto de la competencia inter-específica, lo que implicaría que los patrones espaciales de los árboles adultos establecidos deben ser menos agregados que los patrones espaciales del banco de semillas o plántulas (Batista, 1984; Crawley, 1998). La herbivoría dependiente de la densidad no solo ocurre en semillas o plántulas, esta puede ser importante también en la defoliación de adultos cercanos (Greig-Smith, 1979; Batista 1984).

Hubbell (1979) cuestionó la teoría Janzen-Connell como posible mecanismo de coexistencia de especies. En el bosque de Guanacaste, Costa Rica, encontró que la mayoría de las especies tienen un patrón espacial agregado y no uniforme como predice la teoría. Propuso que la densidad de semillas que se deposita bajo los árboles maternos es tan elevada que la agregación no se pierde aún bajo la acción de eventos de

mortalidad dependiente de la distancia al árbol materno o la densidad de semillas. Sin embargo, otros estudios han encontrado evidencias que apoyan las ideas de Janzen & Connell, al mostrar que la probabilidad de sobrevivencia de semillas/plántulas aumenta como función de la distancia a los árboles adultos o con la densidad de los propágulos (Clark & Clark, 1984; Ramos, 2000). Algunos estudios que siguieron el desarrollo de diferentes cohortes en el tiempo, han mostrado cambios en los patrones espaciales entre diferentes cohortes como se esperaría de acuerdo a la hipótesis Janzen-Connell. También han encontrado que estos patrones pueden cambiar con el tiempo y con los cambios en la disponibilidad de claros del bosque, aunque tales cambios no necesariamente son resultado de eventos de depredación denso-dependiente (Augspurger, 1983).

Una elevada tasa de mortalidad de propágulos bajo la copa de los árboles madre favorece el establecimiento de individuos hetero-específicos en esa vecindad (Janzen, 1970; Connell, 1971; Howe & Smallwood, 1982; Marquis & Broker, 1994). Este proceso da como resultado: i) patrones de espaciamiento, es decir, la distancia media entre adultos y juveniles es mayor que la distancia media de dispersión, y ii) que la población muestre variaciones en parámetros demográficos con cambios en la densidad de individuos. La remoción pre-dispersión puede determinar el acomodo espacial, la densidad de las semillas en el suelo del bosque y la disminución de la cosecha de semillas (Janzen, 1970). La heterogeneidad del ambiente influye en la depredación de semillas (Rodríguez-Velázquez, 1994; Ramos, 2000) y plántulas (Whitmore, 1989). Si las diásporas muestran un patrón agregado como resultado de la dispersión (Greig-Smith, 1979; Hubbell, 1979), el patrón espacial de las plántulas será menos agregado en bosques maduros por mortalidad denso-dependiente (Armesto, *et al.* 1986; Harms, 2000).

Según Janzen (1970) y Connell (1971) la depredación dependiente de la distancia al árbol madre o de la densidad es una de las principales causas de mortalidad en las poblaciones de los árboles tropicales. En general, esta teoría puede aplicarse para

algunas especies tropicales, pero la gran mayoría no muestran evidencias de experimentar algún tipo de depredación distancia/denso-dependiente relevante al establecimiento de juveniles (pero ver Harms *et al.*, 2000 para establecimiento de plántulas). La teoría solo explica el proceso de establecimiento de plántulas y su posición con relación a árboles adultos, pero no considera el crecimiento hasta la fase juvenil después de que las plántulas se establecieron y pasaron por la etapa más susceptible a depredación (Condit *et al.*, 1992).

Muchas especies de árboles presentan años sincrónicos de producción masiva de semillas ("años semilleros") por individuos co- o hetero-especificos en la misma área geográfica (Van Schaik *et al.*, 1993). Esto parece ser frecuente en especies que sufren niveles elevados de depredación de semillas (Silvertown, 1980 *in* Begon *et al.*, 1996). Los patrones agregados para especies que muestran este fenómeno pueden ser resultado de un aumento en la oportunidad de escapar a la depredación de semillas y plántulas. Según Janzen (1970) las poblaciones de granívoros pueden llegar a saciarse, de manera que en los años semilleros se esperaría que una fracción mayor de semillas escapase a la depredación. Estos pulsos de reclutamiento pueden causar diferencias entre los patrones espaciales de especies que presentan y que no presentan años semilleros (Okuda *et al.*, 1997). Por ejemplo, puede esperarse un mayor grado de agregación en las especies con años semilleros.

Los años semilleros generalmente han sido reportados en bosques templados. Para regiones tropicales en México se reporta a *Nectandra ambigens* (Lauraceae); Córdova 1985). Los casos más conocidos y espectaculares se presentan en los bosques tropicales de Dipterocarpáceas de Malasia. Muchas especies de esta familia muestran fructificación sincrónica con intervalos de 3 a 15 años. Aproximadamente el 70 % de las especies arbóreas de la selva de Phaso que muestran floración y fructificación masiva pertenecen a la familia Dipterocarpáceas (Okuda *et al.*, 1997).

Patógenos

A pesar de que el papel de los patógenos en la estructuración de las poblaciones ha sido poco estudiado (Augspurger, 1988), las evidencias del rol que desempeñan en determinar la composición, demografía, diversidad genética y distribución espacial de las plantas en ecosistemas naturales se han incrementado (Gilbert *et al.*, 1994). En la mayoría de los casos el agente patógeno se encuentra oculto dentro de la planta y se manifiesta al nivel de población con sutiles alteraciones en la habilidad de la planta para sobrevivir, crecer o reproducirse. Sin embargo, cuando las circunstancias les son propicias, los agentes patógenos tienen el potencial de afectar de manera rápida la densidad de las poblaciones y pueden tener un importante papel en la estructuración de las poblaciones de plantas tropicales (Dobson & Crawley, 1994).

Cuando las poblaciones de plantas se encuentran agregadas, como es el caso de muchas en las selvas húmedas (anexo 1) y otros sistemas (Crawley, 1998) se favorece la ocurrencia de infección de enfermedades por contagio (Burdon, 1989), sobre todo de los individuos jóvenes (Condit *et al.*, 1999; Condit *et al.*, 2000). Se demostró que la incidencia de úlceras en *Ocotea whitei* es diferencial con respecto a la edad (los juveniles presentan más úlceras que los adultos), la incidencia sugiere un efecto denso-dependiente positivo. La coincidencia de los patrones espaciales de incidencia de úlceras y muerte de hospederos, sugiere un rol del parásito en la regulación del patrón espacial de *Ocotea whitei* (Gilbert *et al.*, 1994).

El proceso de infección puede afectar los patrones espaciales de manera semejante a la forma en que lo hacen los depredadores de semillas y plántulas (Augspurger, 1983; 1984, Condit *et al.*, 2000).

Dispersión

En las plantas las semillas son el estadio móvil predominante. Por ello, variaciones en las características de las semillas afectan la dispersión, el principal proceso demográfico que se realiza dentro de un contexto espacial. Los patrones espaciales de los adultos dentro de una población son primero determinados por la dispersión de las diásporas y refleja los patrones espaciales de dispersión y reclutamiento (Crawley, 1998; Nathan & Muller-Landau, 2000). Howe & Smarllwood (1982) propusieron que la dispersión de semillas confiere ventajas para colonizar nuevas áreas y/o para escapar a los altos índices de mortalidad producidos por agentes asociados con la ubicación de población actual. Una de las dos ventajas podría actuar con más frecuencia para una especie dada.

Hanski *et al.*, (1993) postularon que la capacidad de dispersión determina la distribución de las especies y sugirieron que cuando se comparan dos especies con densidad poblacional equivalente, la especie con mayor capacidad de dispersión debería presentar mayor amplitud de distribución. Además, consideraron que el tamaño de la semilla es un carácter de historia de vida relativamente estable que está fuertemente relacionado con la capacidad de dispersión, así como con otras características de historia de vida tales como la capacidad de competencia, latencia, tamaño de individuos adultos, longevidad de las plantas, persistencia del banco de semillas, germinación y tasas de crecimiento de plántulas, (Paz, 1999; Guo *et al.*, 2000). Especies de semillas chicas tienen capacidad de dispersión alta porque las semillas son usualmente producidas en grandes cantidades y son más fácil transportadas por agentes dispersores bióticos y abióticos (Greene & Jonson, 1993 *in* Guo *et al.*, 2000; Nathan & Muller-Landau, 2000)

Para especies de bosque, si el efecto principal de la dispersión es el de escapar a la acción de agentes de mortalidad, entonces la sobrevivencia sería mayor en áreas distantes al vecindario que ocupan las plantas maternas. En las selvas húmedas, la

localización de los árboles adultos co-específicos de algunas especies influye negativamente en los patrones de espaciamiento de las plántulas debido a los efectos Janzen-Conell discutidos anteriormente. Si por el contrario, el efecto principal de la dispersión es el de la colonización, entonces el establecimiento y sobrevivencia de plántulas estaría localizado en los micro-habitats más favorables. Así, las especies intolerantes a la sombra se encuentran frecuentemente agregadas en claros grandes del bosque (donde las condiciones de luz son elevadas), mientras que las especies que toleran la sombra no se encuentran asociadas de manera estricta a la distribución espacial de estos claros (Guo *et al.*, 2000; pero ver Hubbell, 1999)

Evidencia directa de la existencia de limitaciones de reclutamiento debido a una pobre dispersión de semillas se encontró en un estudio donde se registró, por un periodo de diez años, la lluvia de semillas en la isla de Barro Colorado, Panamá (Hubbell *et al.*, 1999). En promedio, en un sistema de más de 300 trampas de semillas (1 m² cada una) distribuidas a través de una parcela de 50 ha, no se registraron las semillas del 88 % de las especies de árboles con DAP \geq 10 cm encontradas en esa parcela; para solo siete especies se encontró al menos una semilla en más del 75% de las trampas y en 50% de las especies se registraron semillas en seis o menos trampas (Hubbell *et al.*, 1999). Sobre este patrón preponderante de pobre capacidad de dispersión se esperaría que efectos tipo Janzen-Conell fuesen también preponderantes en este sistema, como de hecho se ha encontrado en trabajos recientes (Condit *et al.*, 2001; Condit, *et al.*, 2001).

Si la dispersión de los propágulos es a corta distancia (baja capacidad de dispersión) entonces puede darse un patrón espacial en forma de manchones de los individuos más jóvenes. Por el contrario, si las semillas son dispersadas a distancias relativamente grandes (aquellas especies con alta capacidad de dispersión) se tendrá una sombra de semillas más amplia (Matteucci & Colman, 1982) y un patrón espacial menos agregado. Los patrones espaciales de especies arbóreas tropicales son variados y se han

encontrado algunas tendencias. Por otro lado, las especies con frutos pequeños dispersados por el viento tienden a presentar una distribución al azar, mientras que las especies con frutos grandes con pobre dispersión tienden a mostrar un patrón agregado (Hubbell, 1979; Sterner *et al.*, 1986; Ashton, 1969 *in* Richards 1996; Condit *et al.*, 2000; Harms *et al.*, 2000).

Explicaciones de la agregación en términos de mecanismos reproductivos y de dispersión de las especies y las condiciones del sitio de colonización fueron planteadas primeramente por Pielou (1960). La reproducción vegetativa puede ocasionar que la descendencia tienda a formar agregados cerca de la planta madre, así mismo plantas que se reproducen con semillas pueden presentar algún grado de agregación dependiendo del radio de dispersión de las semillas (Pielou, 1960; Thompson, 1958 *in* Reich & Davis, 1998).

Factores regionales

Variación regional del ambiente

Las variaciones en tiempo y espacio que presentan los factores ambientales se usan para caracterizar el nivel de heterogeneidad ambiental a una escala local y regional. Se pueden considerar tres efectos potenciales de la heterogeneidad ambiental sobre las poblaciones: i) puede funcionar como un elemento que enmascara procesos de regulación demográfica como la competencia; ii) puede ser una fuente de separación de nicho permitiendo la coexistencia de especies; y iii) puede funcionar como una fuente de variación demográfica aleatoria (Legendre & Fortin, 1989; Borcard *et al.*, 1992; Leduc *et al.*, 1992; Cale *et al.*, 1998).

Las agregaciones de factores ambientales, relacionadas con restricciones de hábitat, por ejemplo preferencia a algún tipo de topografía, pueden ocasionar que los individuos adultos de ciertas especies se encuentren más agregados que los individuos juveniles, de tal manera que los adultos se aglomeren en sitios más favorables para la especie, mientras que los juveniles se encuentren distribuidos más ampliamente, reflejando la capacidad de dispersión de esa especie (Condit *et al.*, 2000).

Las variaciones espaciales de la heterogeneidad ambiental pueden enmascarar o hacer menos apreciables los eventos que determinan los patrones espaciales (Reich & Davis, 1998; Dale, 1999). Se ha mostrado la existencia de un efecto muy fuerte de la heterogeneidad ambiental a escala regional como determinante de patrones espaciales de especies. La heterogeneidad causada por regímenes de perturbación y por topografías abruptas del relieve del terreno es ejemplar en este sentido (Armesto *et al.*, 1986; Pélissier, 1998; Clark *et al.*, 1999; Webb & Fa'aumu, 1999; Valle-Domenech, 2000).

Asimismo, las fluctuaciones temporales en las condiciones ambientales, tales como la variación interanual de la precipitación, pueden ocasionar cambios en el tamaño de la población de un año a otro y pueden enmascarar procesos de regulación dependiente de la densidad. Variaciones en las condiciones de sitio afectan la abundancia de las especies. Si una especie responde a estas variaciones, la distribución espacial de una población puede variar de sitio en sitio, por lo que la densidad tendería a ser mayor en los sitios más favorables y menor en los que presentan limitaciones ambientales o de dispersión (Pielou 1960).

Al nivel de escalas grandes, por ejemplo de paisaje, las especies raras tienden a presentar patrones más agregadas que las especies comunes. Así, el grado de agregación esta correlacionado negativamente con la densidad poblacional (Hubbell, 1979; He, 1993; Lieberman & Lieberman, 1994; He *et al.*, 1997; Okuda *et al.*, 1997; Condit *et al.*, 2000). Se ha propuesto que esta relación puede resultar de efectos severos de

factores dependientes de la densidad sobre el reclutamiento de plántulas (Harms *et al.*, 2000). Otra explicación plausible es que las especies raras tienen una gran afinidad por sitios con ambientes particulares que están restringidos en su ocurrencia espacial y temporal, mientras que las especies comunes tienen una naturaleza generalista en términos de su demanda de hábitat.

Variación local del ambiente

La heterogeneidad micro-espacial del paisaje puede proveer una gran cantidad de hábitats los cuales pueden representar sitios seguros para que los individuos se establezcan y desarrollen, (*i.e.* una cierta pendiente, un cierto tipo de suelo, un determinado ambiente lumínico).

La abundancia local se ve influenciada por las condiciones únicas y los recursos disponibles de cada sitio. Las variaciones de recurso entre micro-sitios puede determinar la distribución espacial de las especies y variar de sitio en sitio (Pielou, 1960).

Fluctuaciones temporales en recursos tales como, decremento en el agua disponible debido a variaciones en la precipitación, pueden ocasionar cambios en el tamaño de la población de año en año (Condit *et al.* 2000), asimismo, la variación en el régimen de luz ocasionado por la caída de ramas origina claros pequeños en el dosel (< 100m²) ocasionan cambios en las condiciones que permiten el establecimiento de ciertas especies (Martínez-Ramos 1994, Hubbell *et al.* 1999).

Atributos de historia de vida y grupos ecológicos

Las interacciones bióticas y la variabilidad ambiental conducen a la evolución de las características de historia de vida de las especies, las cuales se pueden interpretar como respuestas adaptativas a las presiones selectivas que operan en un ambiente particular (Hubbell, 1979; Hubbell & Foster, 1986; Levin, 1992). Entre los atributos de historia de vida más importantes, en relación con los patrones espaciales, se encuentran el tamaño y capacidad de dispersión del propágulo, tolerancia a la sombra y la longevidad. Al parecer, especies de linajes diferentes han convergido en grupos ecológicos con características de historia de vida comunes (Denslow, 1987; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

Una estrategia para entender la gran variabilidad de características de los sistemas biológicos consiste en agrupar especies que manifiestan requerimientos ecológicos comunes (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974). Por ejemplo, en los bosques tropicales húmedos, especies con alta fecundidad tienden a producir semillas pequeñas que requieren relativamente alta intensidad de luz para establecerse, mientras que especies menos fecundas tienden a producir semillas grandes que pueden establecerse fácilmente en el sotobosque (Harms *et al.*, 2000). Esta es una forma de mantener información de las especies sin perder la habilidad de realizar predicciones. Existen varios criterios para llevar a cabo las agrupaciones, por ejemplo, con base en diferencias de forma de vida: árboles, arbustos y lianas; posición que ocupan los individuos adultos en la estratificación vertical: sotobosque, dosel superior y dosel medio; lugar que ocupan en el fenómeno de sucesión: pioneras y no pioneras, síndrome de dispersión: dispersadas por animales, por viento, agua y gravedad, entre otros (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974),

Así se ha propuesto el grupo de las llamados especies pioneras que se caracterizan por presentar una longevidad corta, elevadas tasas de mortalidad, crecimiento y fecundidad; estos árboles producen cuantiosas cantidades de semillas

pequeñas que son dispersados ampliamente por vectores bióticos o abióticos, lo cuál maximiza la probabilidad de colonización de claros donde pueden establecerse y madurar. Un grupo extremo a este es el llamado de especies no pioneras, tolerantes a la sombra o persistentes, en el cuál se ubican árboles de larga vida (mayor que 100 años), con bajas tasas de mortalidad, crecimiento y reproducción, contrario a las especies pioneras, estos árboles tienden a producir semillas grandes con dispersión limitada pero que germinan bajo la sombra, produciendo plántulas robustas que sobreviven y crecen bajo la influencia de los rayitos de luz que penetran a través de las copas de los árboles (ver también Martínez-Ramos *et al.*, 1989; Whitmore, 1989).

Estos atributos pueden jugar un papel importante en los patrones espaciales de las poblaciones de los árboles tropicales (Okuda *et al.*, 1997; Condit *et al.*, 2000) e influyen la dinámica espacial de las mismas (Deutschman *et al.*, 1997). Por ejemplo, dada la gran dependencia de las especies pioneras a la formación de claros, los cuales tienen una ocurrencia espacial y temporal restringida (Martínez-Ramos *et al.*, 1988) se esperaría que estas especies mostrasen patrones espaciales más agregados que las especies no pioneras que en todo caso dependen de los claros de manera facultativa.

Patrones espaciales en selvas húmedas: una síntesis

La mayoría de estudios sobre patrones espaciales se han realizado en sistemas templados. En las selvas húmedas, el estudio de los patrones espaciales se ha enfocado a una pequeña fracción de la diversa comunidad de árboles (Batista, 1984; Lieberman & Lieberman, 1994). Esto se debe a que la mayoría de las especies poseen densidades muy reducidas y sólo es posible analizar el patrón espacial para aquellas con densidad elevada a la escala de parcelas de 1 ha o de menor tamaño. Sin embargo, recientemente

se han estudiado grupos grandes de especies tomando ventaja de la información obtenida de las parcelas de observación permanente grandes (mayor que 4 ha) que se han establecido en varias partes del mundo tropical (He, 1993; Lieberman & Lieberman, 1994; He, 1997; Okuda *et al.*, 1997; Condit *et al.*, 2000).

Los resultados de diferentes estudios sobre patrones de distribución espacial realizados en sistemas tropicales son resumidos en el anexo 1. La gran diversidad de especies arbóreas en los trópicos implica que la mayoría de las especies presenta una baja densidad (Martínez-Ramos, 1994) y un amplio espaciamiento entre individuos coespecíficos. Este patrón llevó a los primeros estudiosos de selvas húmedas a pensar que las poblaciones de árboles tropicales presentaban una distribución uniforme (Janzen, 1970; Wallace, 1853 *in* Thorington *et al.*, 1992). Esta visión de la distribución espacial de los árboles en sistemas tropicales ha sufrido varios cambios. Poore (1968, *en* Richards, 1996) estableció que muchas especies de una selva de Malasia presentaron un patrón espacial al azar. Golley *et al.* (1975, *in* Richards, 1996) encontraron que las especies arbóreas de diferentes bosques en Panamá no estaban distribuidas al azar. Recientemente, Condit *et al.*, (2000) mostraron que la mayoría de las especies de seis sitios diferentes, agrupadas en diferentes categorías de abundancia, se encuentran agregadas. De esta forma, se pueden encontrar reportes de poblaciones de especies arbóreas que por lo general se encuentran al azar ó agregadas y muy pocas están dispersadas regularmente (anexo 1). Estos resultados muestran, sin embargo, que la variación de los patrones espaciales depende de la escala de análisis y de diferencias poblacionales entre las especies.

La mayoría de los estudios realizados en sistemas tropicales explican los patrones espaciales observados en procesos que, por una parte, tienden a reducir la diversidad y, por otro lado, en aquellos que tienden a incrementarla. Entre estos procesos se encuentra aquel propuesto por la hipótesis de Janzen y Connell (Clark & Clark, 1984; Armesto *et al.*,

1986; He *et al.*, 1997; Okuda *et al.*, 1997; Batista & Maguirre, 1998; Condit *et al.*, 2000), donde las semillas y/o plántulas muestran mayor agregación que los individuos de estadios de vida más avanzados. Otro proceso propuesto hace referencia a la competencia intra e interespecifica (Sternner *et al.*, 1986; Lieberman & Lieberman, 1994; Okuda *et al.*, 1997; Batista & Maguirre, 1998), la cual puede originar que individuos de edades (cohortes) distintas muestren diferente grado de agregación. Algunos más han propuesto la perturbación y formación de claros como propicios para la producción de nuevos lugares de colonización, sobre todo para las especies que dependen de manera vital de los claros y se agregan dentro de esos hábitats (Armesto, *et al.* 1986; Hubbell & Foster, 1986; Lieberman & Lieberman, 1994; Strasberg, 1996; Okuda *et al.*, 1997; Pélisser, 1998; Webb & Fa áumu, 1999).

Al considerar la heterogeneidad ambiental, se ha encontrado que las especies raras, especialistas de hábitat, pueden mostrar una distribución agregada, mientras que especies comunes, que son más generalistas en sus preferencias de hábitat, tienden a distribuirse al azar (Hubbell, 1979; Hubbel & Foster, 1986; Thorington, *et al.* 1992; Lieberman & Lieberman, 1994; He *et al.*, 1997; Pélisser, 1998; Webb & Fa áumu, 1999; Condit *et al.*, 2000). Limitaciones en la dispersión de propágalos propician una distribución agregada, al caer las semillas cerca del árbol progenitor (Hubbel, 1979; Lieberman & Lieberman, 1979; Sternner, *et al.* 1986; Poore, 1968 *in* Richards, 1996; Condit *et al.*, 2000). Algunos autores más han encontrado que los patrones espaciales varían con la posición que ocupan las especies en el dosel (Thorington, 1992; Lieberman & Lieberman, 1994; He *et al.*, 1997; Okuda *et al.*, 1997; Batista y Maguirre, 1998).

Un aspecto muy poco estudiado aún, es la acción de los patógenos en los patrones espaciales, pero se ha sugerido que ejercen una gran influencia sobre la estructura y dinámica de las poblaciones de árboles tropicales y, por lo tanto, en los patrones espaciales (Condit, *et al.*, 2000, Packer & Clay, 2000). Asimismo, se han

analizado patrones espaciales de especies arbóreas de diferentes localidades, encontrando que, en general, estas especies tienden a presentar un patrón agregado (Condit *et al.*, 2000). Por último, se ha encontrado que el grado de agregación en la distribución espacial de los árboles disminuye con la densidad de la población (Hubbell, 1979; He, 1993; Lieberman & Lieberman, 1994; He *et al.*, 1997; Okuda *et al.*, 1997; Condit *et al.*, 2000)

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

El presente trabajo tiene como propósito identificar y describir patrones espaciales de poblaciones de árboles tropicales ($DAP \geq 10$ cm), así como el de explorar posibles factores y procesos ecológicos involucrados en estos patrones.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir y analizar los patrones espaciales de especies de árboles considerando tres escalas de área (25, 100 y 400 m²).
- Determinar posibles cambios en los patrones espaciales con la heterogeneidad del ambiente, asociada a la topografía del terreno y la dinámica de formación de claros.
- Explorar de manera correlativa la relación de los patrones espaciales con la capacidad de dispersión de semillas (estimada con el tamaño de las diásporas) y con la densidad poblacional de las especies.

Se plantearon las siguientes preguntas a resolver:

¿Existe un patrón espacial predominante en la comunidad de árboles? ¿La frecuencia de los patrones espaciales varía con el ambiente, la densidad de las poblaciones y con los atributos de historia de vida de las especies? ¿Qué tan parecidos son los patrones resultantes en Chajul comparados con los encontrados en otras regiones de selva húmeda?

MATERIALES Y MÉTODOS

SITIO DE ESTUDIO

El área de estudio se localiza en el entorno de la Estación “Chajul” (SEMARNAP/Instituto de Ecología-UNAM/Espacios Naturales), en los terrenos de la Reserva Integral de la Biosfera de Montes Azules “RIBMA” Selva Lacandona (INE, 2000), entre los $16^{\circ} 14' 42''$ - $16^{\circ} 14' 19''$ latitud norte y $90^{\circ} 59' 51''$ – $90^{\circ} 49' 19''$ longitud oeste, con una altitud que va de los 110 a los 750 msnm (Fig. 3). Esta área se ubica entre los municipios de Ocosingo y Las Margaritas. La RIBMA tiene una superficie de 331,200 hectáreas y forma como tal una de las subregiones de la Selva Lacandona. En Chajul predomina el clima cálido-húmedo, que se caracteriza por presentar una temperatura media anual superior a los 22° C, con una precipitación media anual de 3000 mm, una temporada seca con precipitación menor a 60 mm por mes de febrero a abril, con un régimen de lluvia de verano e influencia de monzón (INE, 2000; *Siebe et al.*, 1995).

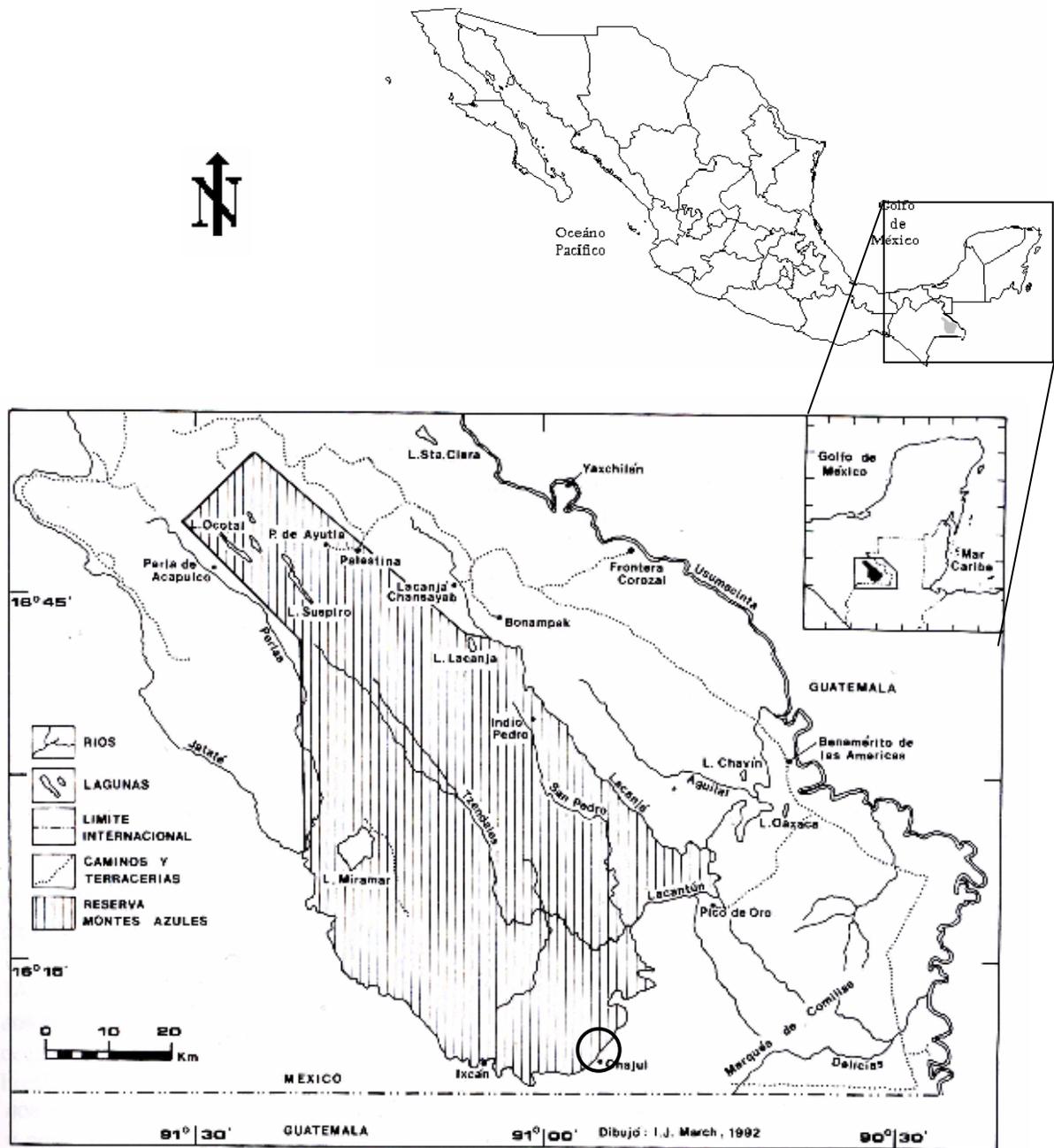


Figura 3 Localización del área de estudio. El círculo indica la posición de la Estación Chajul, dentro de los terrenos de la Reserva Integral de la Biosfera de Montes Azules (área con líneas verticales) en el Estado de Chiapas. (Modificado de Vásquez-Sánchez & Ramos 1992).

Descripción de unidades ambientales

En Chajul se presenta una notable variación en topografía del terreno y atributos del suelo (Cuadro 1, Figura 4). Este paisaje heterogéneo ha resultado de procesos geológicos e hidrológicos muy dinámicos que han dado lugar al menos a cuatro grandes unidades ambientales: 1) PI (planicies de inundación), sitios planos cercanos al margen de los ríos, donde se encuentran antiguos meandros que sufren periódicamente inundaciones, 2) TA (terrazas aluviales), sitios planos con sedimentos de origen fluvial, ubicados en los márgenes de los ríos, 3) LB (lomeríos bajos), sitios de topografía ondular, con pequeñas elevaciones no mayores que 200 m.s.n.m., constituidos por rocas sedimentarias de lutitas y areniscas y 4) SK (sierra cárstica), sitios altos (más de 300 a 800 m de altitud) donde predomina la roca calcárea en proceso de disolución (carstificación), que en el área de Chajul están representados por dos formaciones de sierras rocosas, con dirección NW-SE y SW-NE, el “Cordón Chaquistero” y el cerro “Xanabcu”, respectivamente (Siebe *et al.*, 1995; Martínez-Ramos *et al.*, 2002). En la reserva predomina el relieve cárstico, separadas por valles ínter móntanos (INE, 2000).

La planicie de inundación ocurre en meandros viejos del río Lacantún o en sitios sobre los márgenes de ríos que permanecen inundadas durante la época de lluvias. Estas planicies presentan suelos de tipo Planisol eútrico (sensu FAO 1975) con pH ácido a ligeramente ácido. La profundidad del suelo es menor que 50 cm. El drenaje es deficiente y el suelo presenta propiedades de hidromorfía. El contenido de fósforo en el suelo no es reducido pero el de nitrógeno mostró el valor más bajo comparado con el de las otras tres unidades estudiadas (Cuadro 1). El contenido de materia orgánica y de bases intercambiables son levemente deficientes (Siebe *et al.*, 1997). El dosel del bosque es muy heterogéneo como producto de la fuerte dinámica de caída de árboles. La mayoría de los árboles caen con las raíces expuestas (Martínez-Ramos y colaboradores, datos no

publicados). De las cuatro unidades ambientales, la planicie de inundación presenta el mayor porcentaje de área en claros, la menor riqueza de especies y los árboles de mayor talla (Cuadro 1).

La terraza aluvial se encuentra a lo largo de los márgenes de los ríos (Lacantún, San Pedro y Tzendales). En ella ocurre un suelo de tipo Luvisol aplico (*sensu* FAO 1975), con pH que varía entre ligeramente ácido y neutro. La profundidad del suelo es de 65 a 100 cm, el más profundo de los suelos encontradas en las cuatro unidades ambientales estudiadas (Cuadro 1). El drenaje es moderado y existe una elevada cantidad de agua disponible a las plantas. El contenido de nitrógeno, pero sobre todo el de fósforo es elevado. De entre las cuatro unidades ambientales, en la terraza aluvial se presenta la mayor cantidad de fósforo disponible en el suelo (Cuadro 1). La cantidad de materia orgánica y de bases intercambiables presenta valores intermedios (Siebe *et al.*, 1997). Al igual que la planicie de inundación, en la terraza aluvial la caída de árboles desraizados es común pero el porcentaje de área del dosel en claros varía ampliamente de sitio a sitio (Cuadro 1, Martínez-Ramos y colaboradores, no publicado). La riqueza de especies de árboles es menor que en el lomerío y la sierra cárstica pero la talla de los árboles es mayor que en esos ambientes (Cuadro 1).

El lomerío bajo presenta suelo de tipo Acrisol húmico (*sensu* FAO 1975), con pH que varía de muy ácido a ácido, con nitrógeno y agua disponible, materia orgánica y bases intercambiables moderadamente elevados. La concentración de fósforo es baja, de hecho es la más baja de todos los valores obtenidos en las unidades ambientales estudiadas (Cuadro 1). La profundidad del suelo es de alrededor de 60 cm y la topografía ondulante de los pequeños lomos genera un terreno variable en pendiente. De las cuatro unidades ambientales, en el lomerío ocurren los sitios con mayor riqueza de especies de árboles con un diámetro a la altura del pecho (1.3 m sobre el nivel del suelo, DAP) de 10 cm o más.

Cuadro 1. Características de cuatro unidades ambientales en Chajul, región Lacandona, sureste de México. En (a) se provee información de suelo y topografía; en la mayoría de los sitios, se indican valores mínimos y máximos de profundidad de suelo, contenido de nutrientes y pendiente basados en registros de suelo y topografía en 3-5 parcelas de 0.5-ha por hábitat; como indicadores de contenido de nutrientes del suelo, se presentan valores promedio de fósforo (P, mg Kg⁻¹) y nitrógeno (N, mg Kg⁻¹) disponibles obtenidos con perfiles de suelo con la profundidad indicada* (modificado de Siebe et al. 1996). En (b) se indican atributos de la comunidad de árboles basados en censos de árboles con DAP \geq 10.0 cm in 3-5 parcelas de 0.5 ha por hábitat (Martínez-Ramos et al., datos no publicados). La altura del dosel se expresa como la altura promedio máxima entre parcelas (\pm d.e.). La perturbación por caída de árboles se expresa como el porcentaje del área del dosel del bosque en claros (puntos donde la altura del dosel fue menor que 2 m). Información tomada de Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos (2001).

(a)	SUELO					TOPOGRAFIA (pendiente)	
	Hábitat	Categoría (FAO, 1988)	Profundidad (cm)	pH	Nutrientes [P] [N]	Drenaje	
	Terraza aluvial	Luvisol háplico	65-100	5.6-6.7	0.36-0.95 23.8-35.0	Moderado	Plano (< 10°)
	Planicie inundable	Planosol eútrico	45	4.9-6.0	0.22 12.2	Deficiente	Plano (< 10°)
	Lomeríos bajos	Acrisol húmico	55-65	3.9-5.4	<0.1 13.2-27.3	Moderado	Moderado-inclinado (15°-30°)
	Sierra Cárstica	Leptosol réndzico	12-20	7.0	0.23 57.9	Elevado	Muy inclinado (30°-40°)

(b)	CARACTERISTICAS DE LA COMUNIDAD DE ÁRBOLES					
		Altura del dosel (m)	Densidad (ind ha ⁻¹)	Area basal (m ² ha ⁻¹)	Riqueza de especies	Área en claros (%)
	Terraza aluvial	40 \pm 3	318-376	22.6-37.6	43-58	0.4-4.3
	Planicie inundable	40 \pm 12	202-252	19.6-29.4	35-54	2.8-9.4
	Lomerío bajo	35 \pm 1	344-524	16.6-29.8	50-81	2.3-3.9
	Sierra cárstica	35 \pm 4	426-578	21.6-27.0	70-74	1.2-1.5

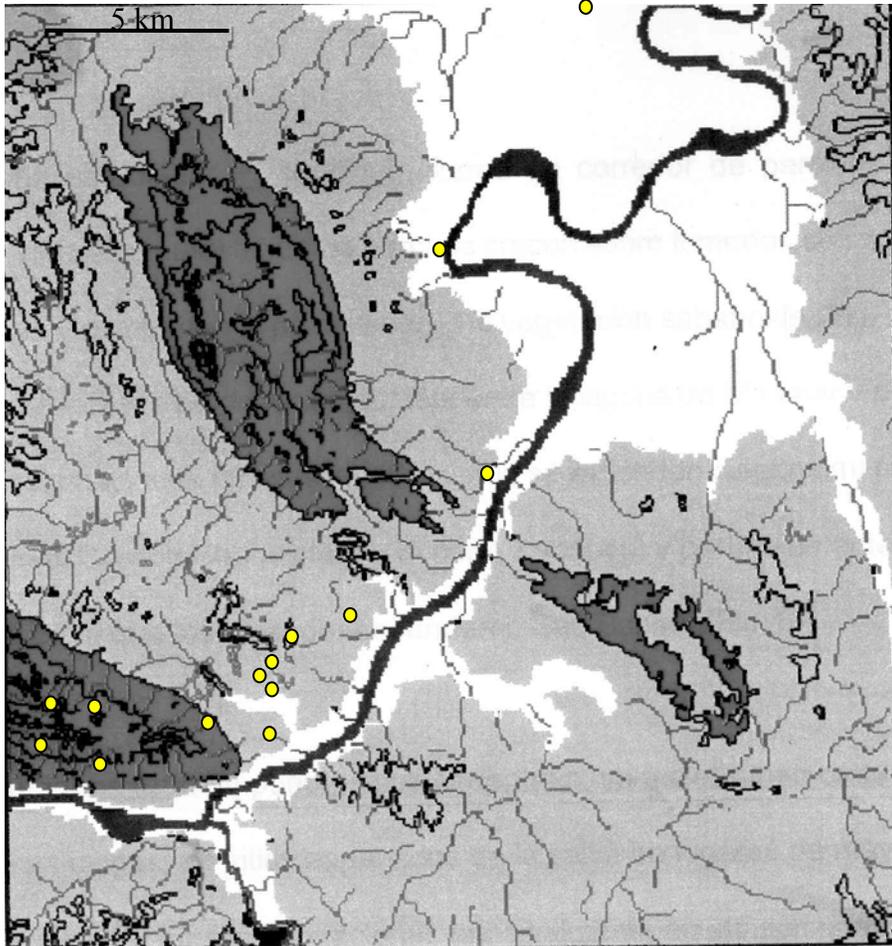


Figura 4 Localización de las parcelas permanentes dentro del área de estudio. Los círculos indican la ubicación de las 14 parcelas en los alrededores de la estación biológica Chajul dentro de los terrenos de la Reserva Integral de la Biosfera de Montes Azules. Cada tono de gris reúne característica parecidas en topografía del terreno y atributos del suelo. Además se muestran las poblaciones cercanas a la estación. (Modificado de Suazo 1998). □ lomeríos bajos, ■ sierra cárstica, □ terraza aluvial, ■ río. Coordenadas extremas (16° 04' 18"N y 90° 49' 19"W con 16° 14' 42" y 90° 59' 51")

En este ambiente se presenta una considerable perturbación del dosel por la caída natural de ramas y árboles (Cuadro 1).

La sierra cárstica presenta un tipo de suelo Leptosol réndzico (*sensu* FAO 1975), pH neutro, elevado contenido nitrógeno y materia orgánica, así como de bases intercambiables. La profundidad del suelo va de 12 a 20 cm y se encuentra compuesto principalmente de detritos de hojas y ramas. La roca calcárea aflorante es muy común y el drenaje del agua de lluvia es muy activo al infiltrarse en las grietas de la roca calcárea. Lo abrupto del terreno en la sierra se manifiesta en pendientes muy pronunciadas (Cuadro 1). La riqueza de especies arbóreas es alta y el bosque se caracteriza porque en el dosel ocurren claros pequeños (por caída de ramas y la ruptura de los troncos de los árboles); de las cuatro unidades ambientales estudiadas, la sierra cárstica presenta el menor porcentaje de área cubierta en claros.

La vegetación

En la localidad de estudio se encuentran áreas de selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia y vegetación sabanoide (Siebe *et al.*, 1995; Martínez-Ramos *et al.*, 2002). La vegetación manifiesta cambios en su estructura y composición con relación a las características geomorfológicas del paisaje. En la terraza aluvial y en la planicie de inundación se encuentra la selva alta perennifolia con especies dominantes de más de 40 m de alto, tales como *Ampelocera hottlei* (Ulmaceae), *Bravaisia intergerrima* (Acanthaceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Dialium guianense* (Leguminosae), *Licania platypus* (Chrysobalanaceae), *Quararibea funebris* (Bombacaceae), *Pachira acuatica* (Bombacaceae) y *Spondia radlkoferi* (Anacardiaceae); (Siebe *et al.*, 1995; Martínez-Ramos *et al.*, 2002). La selva mediana subperennifolia ocurre principalmente en el lomerío bajo, donde los árboles del dosel alcanzan entre 25 y 30 m de altura, dominando entre ellos *Brosimum alicastrum*, *B. costaricanum* (Moraceae), *Cupania dentata* (Sapindaceae) y *Dialium guianense* (Leguminosae). En la sierra cárstica se encuentra vegetación de selva mediana perennifolia (20-30 m de altura), donde dominan *Manilkara sapota* (Sapotaceae), *Wimmeria bartletti* (Celastraceae) y *Chrysophylla argentea* (Palmae). La vegetación sabanoide, presente con árboles de 15 m de altura como máximo y especies que también ocurren en la selva mediana subperennifolia cubre extensas áreas de los lomeríos bajos, principalmente sobre suelo originado de lutitas (González, 1999; Martínez-Ramos *et al.*, 2002).

Se reconocen más de 3400 especies de plantas vasculares para la región de la Lacandona (Martínez *et al.*, 1994). Para la región de Chajul se dispone de un listado de 258 especies de árboles con DAP ≥ 10 cm, encontrados en 7 hectáreas (Martínez-Ramos datos no publicados). La riqueza de especies de árboles (DAP ≥ 10 cm) en Chajul con cerca de 100 especies/ha es mayor que la registrada en Los Tuxtlas, semejante a la

reportada en Barro Colorado, Panamá, y Finca la Selva, Costa Rica y menor que la encontrada en selvas amazónicas (Martínez-Ramos *et al.*, 2002).

La comunidad de lianas es también muy diversa (90 especies en 1.2 ha) y tiende a ser más abundante (considerando tallos con DAP ≥ 1 cm) que en otras selvas húmedas de Centro y Sur América (Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos, 2001). Se han registrado cerca de 15 especies de palmas, pero se desconoce la cantidad de especies por unidad de superficie de otras formas de vida, por ejemplo de epífitas, epífilas, helechos, musgos y hongos.

SISTEMA DE ESTUDIO

Parcelas permanentes

Para este estudio se empleó un grupo de 14 parcelas permanentes de 20 X 250 m (0.5 ha), distribuidas entre las cuatro unidades ambientales antes descritas, tres por cada unidad ambiental a excepción del Lomerío bajo con cinco. La distancia mínima entre parcelas fue de 3 km y la máxima de cerca de 30 km (Figura 4). La forma alargada de las parcelas tuvo el propósito de incorporar las diferentes fases ambientales del proceso de regeneración natural: de claro, de construcción y de madurez (*sensu* Whitmore, 1978). Estas fases se producen por la dinámica natural de formación de claros, las cuales quedan representadas en distancias de al menos 100 m lineales (Martínez-Ramos *et al.*, 2002).

Todos los árboles con un diámetro a la altura del pecho (1.3 m sobre el suelo, DAP) ≥ 10 cm fueron localizados en mapas a escala 1:1, con un sistema de coordenadas cartesianas XY en metros (error < 0.5 m) en 1994. Todos los árboles se midieron en

perímetro a la altura del pecho (PAP) el cuál se transformó en valores de DAP a través de la relación $DAP = PAP/4\pi$. Más del 95% de los árboles se han identificado a nivel taxonómico de especie.

Especies de estudio

Con la base de datos generada por el censo de los árboles en las parcelas se procedió a elegir a las especies que presentaron una densidad de al menos cinco por parcela de estudio (es decir 10 individuos por hectárea, siguiendo el criterio de tamaño mínimo de muestra para análisis de patrones espaciales establecido por Okuda *et al.*, (1997). La selección de poblaciones de especies se realizó a partir de un total de 2808 individuos de árboles con $DAP \geq 10$ cm censados, los cuales representaron a 258 especies. De este total de especies, cerca de un tercio presentó una densidad menor que 0.2 ind ha⁻¹ (Martínez-Ramos *et al.*, 2002). Para las especies seleccionadas, se realizó una verificación en campo de la ubicación en coordenadas XY y de la identificación correcta de los individuos por expertos de campo.

Atributos de las especies

Densidad poblacional. Esta se cuantificó como el número de individuos con $DAP \geq 10$ cm de la especie *i* por parcela de 0.5 ha. Para análisis posteriores, las poblaciones se agruparon en tres categorías de densidad: i) de 1 a 10 individuos, ii) de 11 a 20 individuos y iii) de más de 20 individuos.

Grupo ecológico. Cada especie analizada se clasificó como pionera o no pionera (sensu Whitmore, 1989; Martínez-Ramos *et al.*, 1989). Se consideró como especie pionera a

aquellas que requieren de manera estricta de claros naturales para su regeneración exitosa en el bosque. Estas son especies que solo se establecen, crecen y maduran reproductivamente en áreas abiertas del bosque. Los árboles de estas especies tienen ciclos de vida cortos (menor a 50 años) y en general poseen elevadas tasas de crecimiento y reproducción (Martínez-Ramos, 1994). Las especies pioneras tienden a presentar semillas pequeñas que son dispersadas ampliamente por vectores físicos (viento) o bióticos (aves y/o murciélagos).

Se designó como especies no pioneras a aquellas cuyos árboles pueden establecerse (germinar y crecer) como plántulas en el sotobosque, bajo la cobertura de los árboles. En general, estos árboles poseen ciclos de vida largos (más de 100 años) y pasan periodos largos de tiempo en la sombra creciendo a tasas lentas. Algunas especies no pioneras maduran en la sombra y alcanzan tallas pequeñas (menores que 15 m de altura), pero muchas alcanzan el dosel alto del bosque o pueden emerger sobre este. En estas últimas especies, el crecimiento de las plántulas y árboles jóvenes se acelera en los sitios donde aumenta la luz al abrirse claros en el dosel (Martínez-Ramos, 1994). Las especies no pioneras tienden a presentar semillas grandes y pobre dispersión (Condit *et al.*, 2000).

Dispersión de semillas. En varios estudios (González-Méndez, 1995 Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos, 1992) se ha encontrado que la amplitud de dispersión de semillas de las especies se correlaciona de manera inversa con el tamaño promedio de sus semillas. En general, las especies con semillas más pequeñas tienden a ser dispersadas más ampliamente por factores abióticos (por ejemplo, el viento) o bióticos (principalmente por aves y mamíferos) mientras que las especies que producen semillas grandes tienden a caer cerca de la planta progenitora (Gonzalez-Mendez, 1995). En este trabajo usamos

esta relación funcional para explorar la relación entre la capacidad de dispersión de semillas y los patrones espaciales de las poblaciones. Por lo tanto, se usó al tamaño de las semillas como un indicador inverso de la capacidad de dispersión de las semillas. Para ello se obtuvo la longitud promedio de las semillas de las especies de estudio mediante una búsqueda bibliográfica (Ibarra- Manríquez & Sinaca-Colin, 1996a,1996b, Pennington & Sarukhán, 1998; Martínez-Ramos datos no publicados).

ANALISIS DE DATOS

Patrones espaciales

La determinación de los patrones espaciales se llevó a cabo mediante el método de área de Morisita (Morisita, 1959 *in* Okuda *et al.*, 1997). Este método genera el índice *IM*, conocido como índice de Morisita, el cuál es definido como:

$$IM = \sum_{i=1}^q n_i(n_i - 1) / (N(N - 1)) \times q \quad (1)$$

Donde:

q= número de cuadros en el que la parcela es dividida

n_i= número de árboles de la población en cada cuadro

N= número total de individuos en la parcela (0.5 ha)

El *IM* adopta valores de uno cuando los individuos de una población se encuentran distribuidos al azar, de más de 1 cuando los individuos se encuentran agregados y de menos de 1 cuando se encuentran uniformemente (regularmente) distribuidos. El análisis estadístico para evaluar si el valor del *IM* difiere del valor de 1 (distribución al azar) se efectúa a través del estadístico *F*, el cuál es obtenido mediante la siguiente relación:

$$F = \frac{IM(n_i - 1) + N - n_i}{N - 1} \quad (2)$$

El valor de F obtenido será comparado con los de una tabla de distribución de F con $N-1$ grados de libertad para el nominador e infinito (∞) para el denominador.

Se obtuvo el valor de IM y su valor F de significancia por especie a nivel de parcela y considerando tres escalas espaciales de análisis: 5 x 5 m (25 m²), 10 x 10 m (100 m²) y 20 x 20 m (400 m²). Como se mencionó en los objetivos, estas escalas se emplearon con el propósito de explorar la presencia de algún patrón de agregación a nivel de los individuos o grupos de individuos asociados a la heterogeneidad ambiental asociada a cambios en topografía del terreno y dinámica de formación de claros.

Para llevar a cabo los análisis, cada parcela de 0.5 ha se dividió en cuadros de los tamaños arriba señalados. De esta manera, por parcela se tuvieron 200 cuadros de 5 X 5 m, 50 cuadros de 10 X10 m y 12 cuadros de 20 x 20 m. Para cada escala de análisis y especie, se contó el número de individuos con DAP \geq 10 cm por cuadro. Esta información se usó para calcular el valor de IM por población y por escala de análisis.

Correlación entre patrones espaciales y atributos de las especies

Variación de los patrones con el tipo de hábitat y atributos de historia de vida. Se obtuvo la frecuencia de patrones encontrados por tipo de escala y hábitat (TA, PI, LB, SC) y se evaluó a través de una prueba de χ^2 (Zar1984) si la distribución de frecuencia observada difirió de aquella esperada por azar (modelo nulo).

Para el análisis por escalas, las frecuencias observadas se obtuvieron contando cuántos casos (cada caso representado por una población en una parcela, independientemente de la identidad de las especies) de patrón al azar, agregado y

uniforme se presentaron por escala espacial analizada (25, 100 y 400 m²). Las frecuencias esperadas se obtuvieron suponiendo que la probabilidad de encontrar un patrón dado es independiente de la escala. Así, la frecuencia esperada se calculó a partir de un cuadro de contingencias de $N_p \times E$, donde N_p es el número de patrones observados (máximo tres: azar, agregado y uniforme) y E (en nuestro caso 3) es el número de escalas.

El efecto de hábitat en los patrones espaciales se evaluó a través de análisis de contingencia. Se construyó una matriz de frecuencias con el tipo de patrón en las columnas y los hábitats en los renglones, incluyendo en cada hábitat las tres escalas de análisis. Se usaron pruebas de χ^2 (Zar1984) para evaluar las diferencias entre las frecuencias observadas y esperadas por azar considerando solo el hábitat, solo la escala y ambos factores. Lo mismo se hizo para el caso del gremio ecológico y modo de dispersión.

Para evaluar diferencias en el tamaño de la diáspora entre gremios ecológicos se usó una prueba de t-student ($P < 0.05$), transformando el largo promedio de semilla por especie a valores logarítmicos para normalizar esta variable (Sokal & Rholff, 1997).

Densidad poblacional. Considerando cada una de las escalas de análisis por separado, se usó un análisis de regresión para ajustar al mejor modelo la variación mostrada por las poblaciones en la relación entre el valor del Índice Morisita y la densidad de la población. Este análisis también se efectuó para cuatro especies (*Ampelocera hottlei*, *Brosimum costaricanum*, *Dialium guianense*, *Guarea glabra*), que fueron las más abundantes y frecuentes en las parcelas de estudio. Se usó el coeficiente de correlación de Pearson (Sokal & Rholff, 1997) para explorar relaciones entre el IM y la densidad poblacional.

RESULTADOS

Especies seleccionadas

De 258 especies presentes en las 14 parcelas permanentes, 44 presentaron una densidad poblacional mayor que cinco individuos por parcela de 0.5 ha, y con al menos un cuadro con dos individuos. En total, estas especies contribuyeron con 1209 individuos, que representaron el 47% del total de individuos registrados en las 14 parcelas de estudio (2,552 individuos en total; Anexo 2). El resto de las especies, dada su densidad poblacional baja, fueron excluidas del análisis de patrones espaciales. En total se analizaron los patrones de distribución espacial de 85 poblaciones. Este número resultó de considerar el hecho que una misma especie estuvo presente en más de una parcela. Seis especies ocurrieron en más de dos parcelas, 16 se presentaron en dos parcelas y 38 especies ocurrieron en una sola parcela. Considerando las tres escalas espaciales analizadas, se obtuvo un total de 185 casos. La especies más abundantes fueron *Dialium guianense* (Leguminosae) y *Guarea glabra* (Meliaceae) con 211 y 105 individuos con DAP \geq 10 cm en todas las parcelas (7 ha), respectivamente.

Patrones espaciales

El patrón espacial al azar se presentó en 114 casos (61.6% del total), considerando todas las especies, parcelas y las tres escalas espaciales empleadas. En estos casos, el valor del índice de dispersión de Morisita (IM), de acuerdo con análisis de varianza (F) no difirió significativamente de aquella esperada por azar. En segundo término, se presentó el patrón espacial agregado con 71 casos (28.7%), en los que el IM fue significativamente

mayor que 1. Ninguna de las especies, en ninguna parcela ni en ninguna de las tres escalas analizadas, presentó un patrón espacial regular (Anexo 2).

Variación de los patrones espaciales con la escala de análisis

Al comparar la frecuencia observada de casos con patrón agregado y al azar en cada una de las tres escalas, con aquella esperada bajo la hipótesis de que la probabilidad de encontrar un patrón dado es independiente de la escala, se observaron diferencias significativas (Figura 6). La diferencia, sin embargo, estuvo determinada, principalmente, por la mayor frecuencia de casos de patrón agregado que la esperada por la hipótesis de independencia en la escala de 25 m².

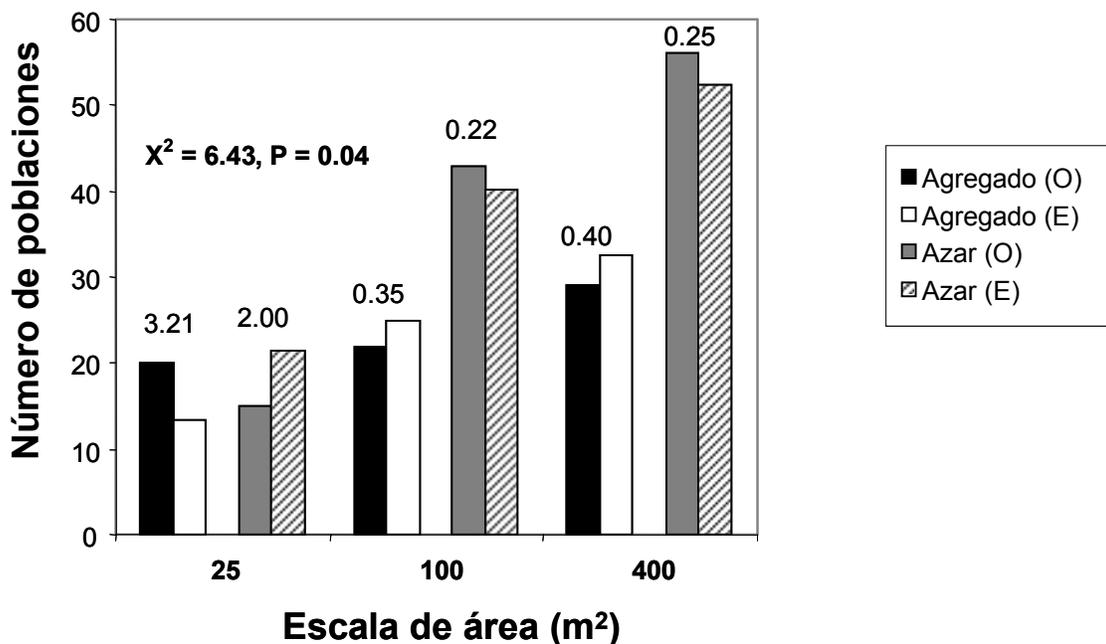


Figura 6. Frecuencia observada (O) de poblaciones de árboles con patrón agregado y con patrón al azar encontrada por escala espacial en Chajul, Chiapas. Las frecuencias esperadas (E) se obtuvieron de una tabla de contingencias de 2 (patrón espacial) x 3 (escala espacial), bajo la hipótesis nula de independencia entre el patrón espacial y la escala. Por encima de cada para de barras (O, E) se indica el valor parcial de X².

Variación de patrones espaciales entre hábitats

Considerando todos los casos analizados, mezclando las tres escalas espaciales, el hábitat en el que se encontró una frecuencia mayor del patrón al azar fue el de lomerío bajo, con el 47% del total. Le siguió en frecuencia la terraza aluvial con 30% de los casos, seguida por la sierra cárstica con 12% y la planicie de inundación con 11%. Esta distribución de frecuencias fue significativamente diferente de aquella esperada por azar ($\chi^2 = 8.83$, g. l. = 3, $p = 0.003$), que se generó suponiendo que la probabilidad de ocurrencia del patrón aleatorio es igual en los cuatro ambientes (probabilidad de ocurrencia al azar de 25%).

El patrón espacial agregado fue más común en la sierra cárstica, con el 41% de los casos registrados con este patrón, seguido por el lomerío bajo con 34% de casos, la planicie de inundación con un 21% y la terraza aluvial con sólo 4%. Esta distribución de frecuencias fue también estadísticamente distinta de aquella esperada por azar ($\chi^2 = 29.5$, g.l = 3, $p < 0.0001$).

La proporción de casos con patrón agregado (AG) respecto de aquellos con patrón al azar (AZ) difirió entre los hábitats. En la sierra cárstica se registró una proporción AZ/AG significativamente mayor (2.07) que en el resto de los hábitats, mientras que en la terraza aluvial se encontró el valor menor de esta proporción (0.09). En la sierra cárstica existió una frecuencia significativamente mayor de casos con patrón agregado, que lo esperado por una hipótesis nula de independencia entre el tipo de patrón espacial y el hábitat (Figura 7). Asimismo, se encontró una frecuencia significativamente menor de casos con patrón al azar que la esperada por la hipótesis nula. La terraza aluvial mostró el patrón contrario, mientras que los dos hábitats restantes mostraron frecuencia similares a las esperadas bajo la hipótesis nula (Figura 8).

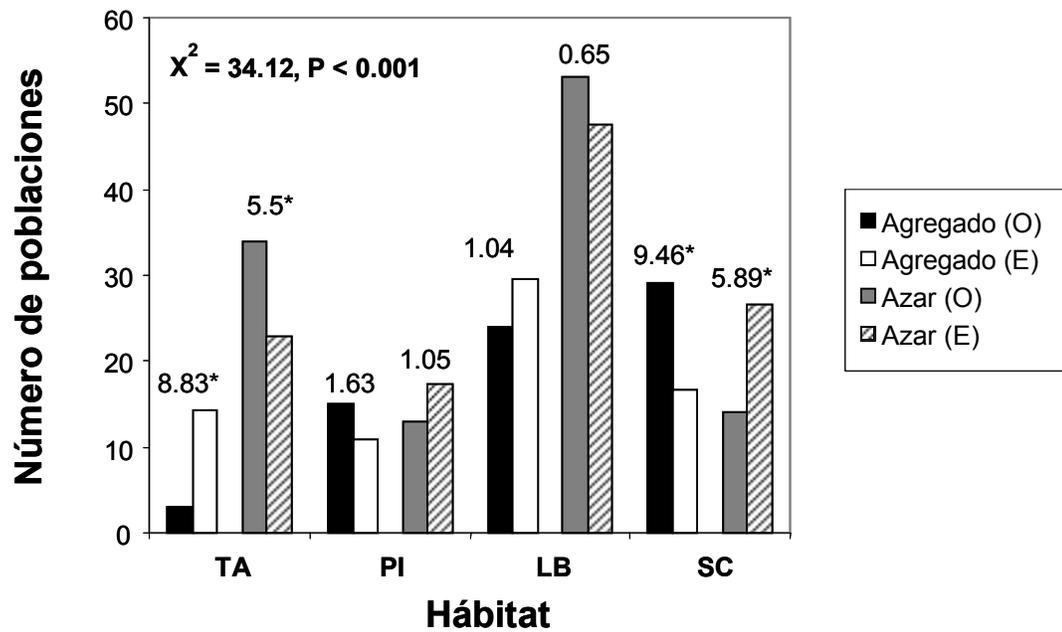
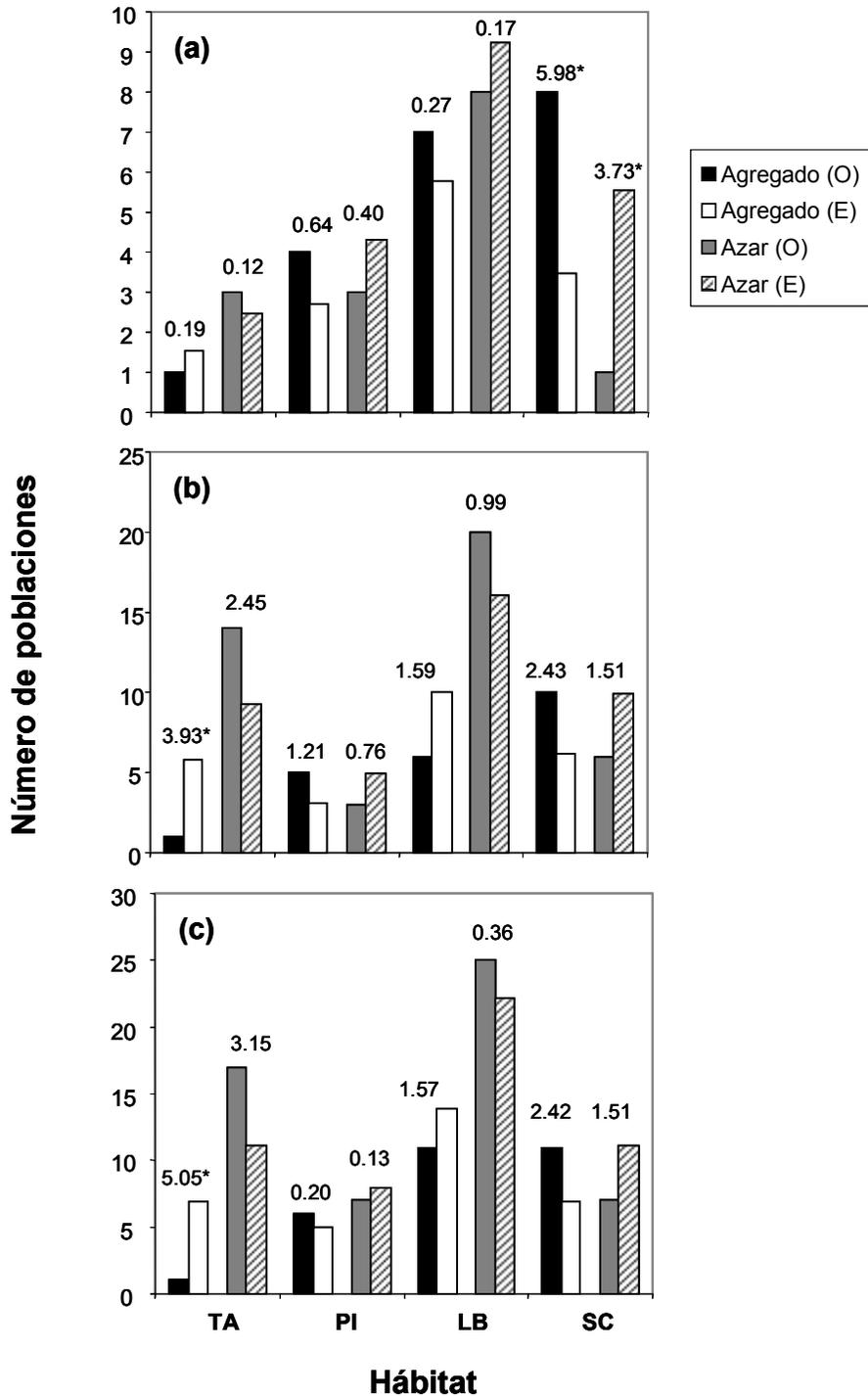


Figura 7. Frecuencia observada (O) de poblaciones de árboles con patrón agregado y con patrón al azar, encontrada en los hábitats de terraza aluvial (TA), planicie de inundación (PI), lomerío bajo y sierra cárstica en Chajul, Chiapas. Las frecuencias esperadas (E) se calcularon por medio de una tabla de contingencia de 2 (patrón espacial) x 4 (hábitats), bajo la hipótesis nula de que la probabilidad de ocurrencia de un patrón espacial dado es independiente del hábitat. Por encima de cada par de barras (O, E) se indica el valor parcial de χ^2 ; aquellos valores con asterisco son significativos con una $P \leq 0.05$.



Hábitat

Figura 8. Frecuencia de poblaciones por unidad ambiental que mostraron distribución agregada y al azar en diferentes escala espacial y diferentes hábitats en Chajul, Chiapas. (a) Escala espacial de 25 m² (b) escala espacial de 100 m² y (c) escala espacial de 400 m². Las frecuencias observadas (O) se comparan con las esperadas (E) de acuerdo con una hipótesis nula de ocurrencia al azar de los patrones entre los ambientes, generada a través de una tabla de contingencia del tipo de patrón espacial (dos columnas) por unidades ambientales (cuatro renglones). Por encima de cada par de valores observados-esperados se muestra el aporte de esa comparación al valor de X² parcial para cada escala, * es igual a p ≤ 0.05.

El patrón anterior se mantuvo en las tres escalas espaciales analizadas (Figura 9). Sin embargo, se observó que la preponderancia del patrón agregado en la sierra cárstica fue significativamente mayor a la escala de 25 m², mientras que la preponderancia del patrón al azar lo fue en la terraza aluvial en la escala de 100 y sobre todo de 400 m².

Gremios ecológicos y patrones espaciales

Conjuntado todas las escalas de análisis, en las poblaciones de especies no pioneras el patrón espacial al azar fue el más frecuente, en una relación de 2:1 respecto al patrón agregado (Figura 9a). Por el contrario, las poblaciones de las especies pioneras mostraron una frecuencia significativamente mayor del patrón agregado, en una relación de 4.5:1 respecto al patrón al azar (Figura 9a). Separando este análisis por escala espacial, se observaron resultados similares, salvo que en las especies no pioneras la preponderancia del patrón al azar aumentó significativamente con el tamaño de la escala, mientras que en las especies pioneras la preponderancia del patrón agregado fue significativamente mayor en la escala de 100 m² (Figura 9b y c).

La frecuencia de los tipos de patrón espacial, por gremio ecológico, varió también con el hábitat. El patrón al azar mostró su máxima preponderancia sobre el patrón agregado en las poblaciones de especies no pioneras en la terraza aluvial. Por el contrario, la frecuencia del patrón agregado fue significativamente mayor que la del patrón al azar en la sierra cárstica (Figura 10a). La preponderancia del patrón agregado en la sierra cárstica se observó también en las poblaciones de las especies pioneras (Figura 10b).

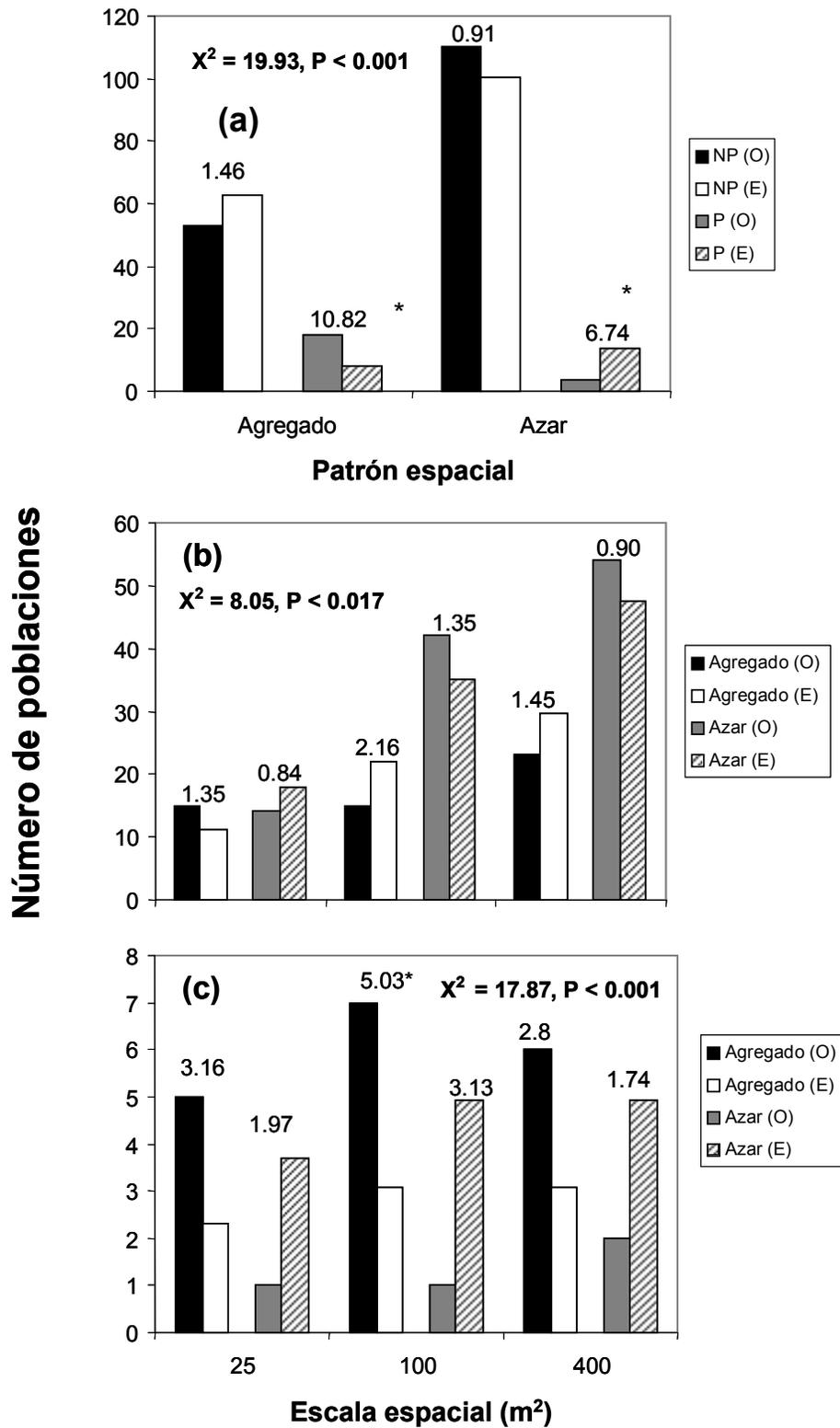


Figura 9. Frecuencia de poblaciones con patrón agregado y al azar para especies pioneras y no pioneras en la selva de Chajul, Chiapas. (a) Patrón general, juntando todas la escalas y hábitats (b) especies no pioneras, juntando todos los hábitats pero separando las escalas espaciales de análisis, (c) igual que en (b) pero para especies pioneras. En cada caso, se indica el valor de χ^2 y su nivel de significancia (P), así como la contribución a la χ^2 total por parte de cada comparación entre valores observados (O) y esperados (E). Los valores esperados se obtuvieron de acuerdo con una hipótesis de independencia entre el tipo de patrón espacial y el gremio ecológico para el caso (a) y entre el tipo de patrón espacial y la escala para los casos (b) y (c).

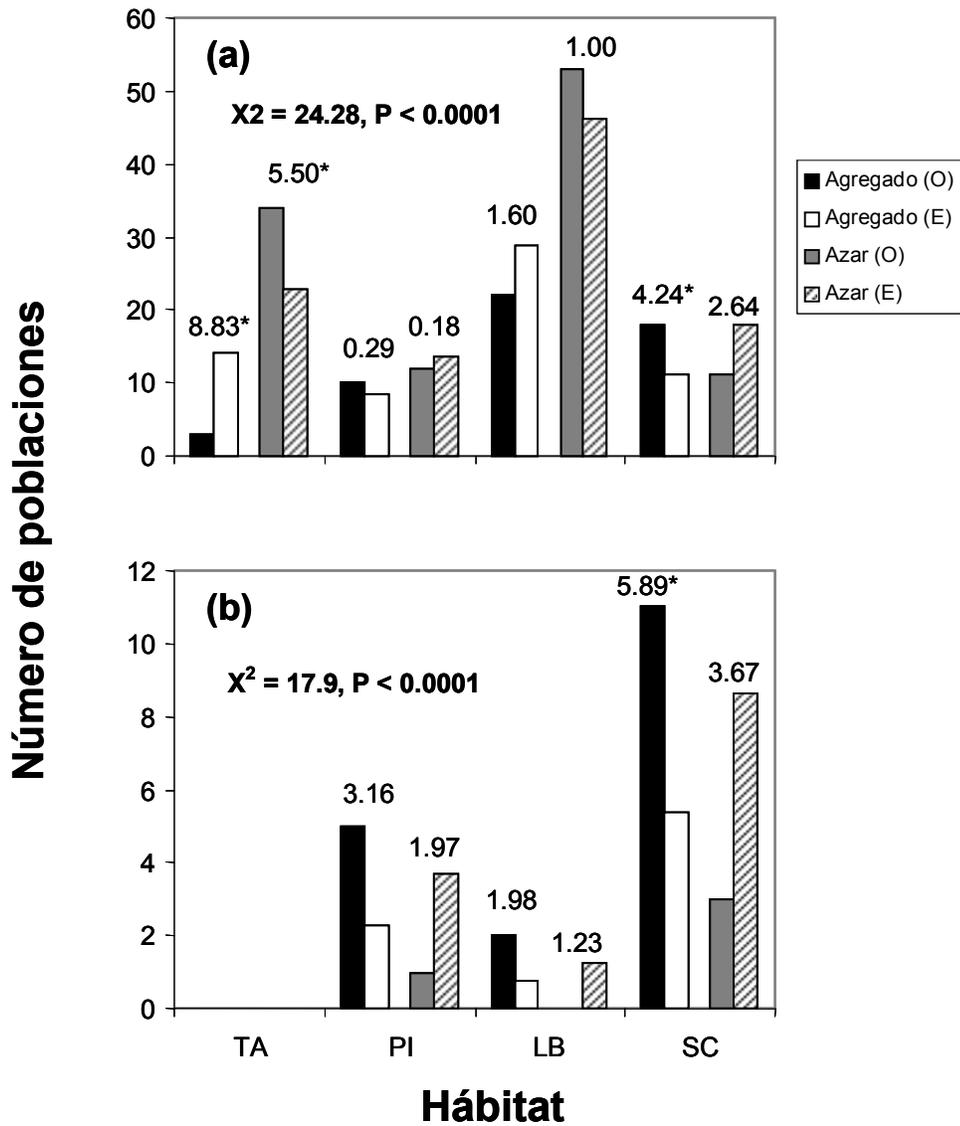


Figura 10. Frecuencia de poblaciones con patrón agregado y al azar para especies no pioneras (a) y pioneras (b) en diferentes hábitats de la selva de Chajul, Chiapas. En cada caso, se indica el valor de χ^2 y su nivel de significancia (P), así como la contribución a la χ^2 total de cada comparación entre valores observados (O) y esperados (E). Para cada gremio ecológico por separado, los valores esperados se obtuvieron de acuerdo con una hipótesis de independencia entre el tipo de patrón espacial y el tipo de hábitat. Nóte que en la terraza aluvial no se tuvieron muestras de las poblaciones pioneras.

Patrón espacial y tamaño de diáspora

Las especies pioneras mostraron, en promedio, un largo de diáspora significativamente menor ($F_{1,38} = 17.9$, $P = 0.0001$, Figura 11) (promedio \pm e.e: 2.0 ± 1.1) que las especies no pioneras (9.6 ± 0.4). En global, las poblaciones con patrón agregado tuvieron un tamaño de diáspora significativamente menor que aquellas con patrón al azar ($F_{1,149} = 10.15$, $P = 0.0018$). No existió un efecto significativo sobre el tamaño de la diáspora de la interacción entre el tipo de patrón espacial y el gremio ecológico ($F_{1,149} = 1.49$, $P = 0.22$).

Los resultados anteriores se repitieron al analizar la variación del tamaño de diáspora entre tipos de patrón espacial dentro de los gremios ecológicos. Así, dentro del grupo de especies no pioneras, las poblaciones con patrón agregado tuvieron un tamaño de diáspora significativamente menor que aquellas con patrón al azar ($F_{1,128} = 6.99$, $P = 0.009$; Figura 11); este resultado no varió con la escala espacial (interacción entre patrón espacial y escala espacial no significativa; $F_{2,128} = 0.95$, $P = 0.38$). Dentro del grupo de especies pioneras, las poblaciones con patrón agregado también mostraron un tamaño de diáspora significativamente menor que aquellas con patrón al azar ($F_{1,17} = 5.43$, $P = 0.03$; Figura 11), independientemente de la escala espacial ($F_{2,12} = 0.39$, NS). Las poblaciones de especies pioneras con patrón agregado mostraron el tamaño de diáspora más pequeño, mientras que las poblaciones de especies no pioneras con patrón al azar mostraron el tamaño de diáspora más grande (Figura 11). No se detectó una interacción significativa entre el gremio ecológico y el tipo de patrón espacial sobre el tamaño de diáspora ($F_{1,149} = 1.49$, $P = 0.22$).

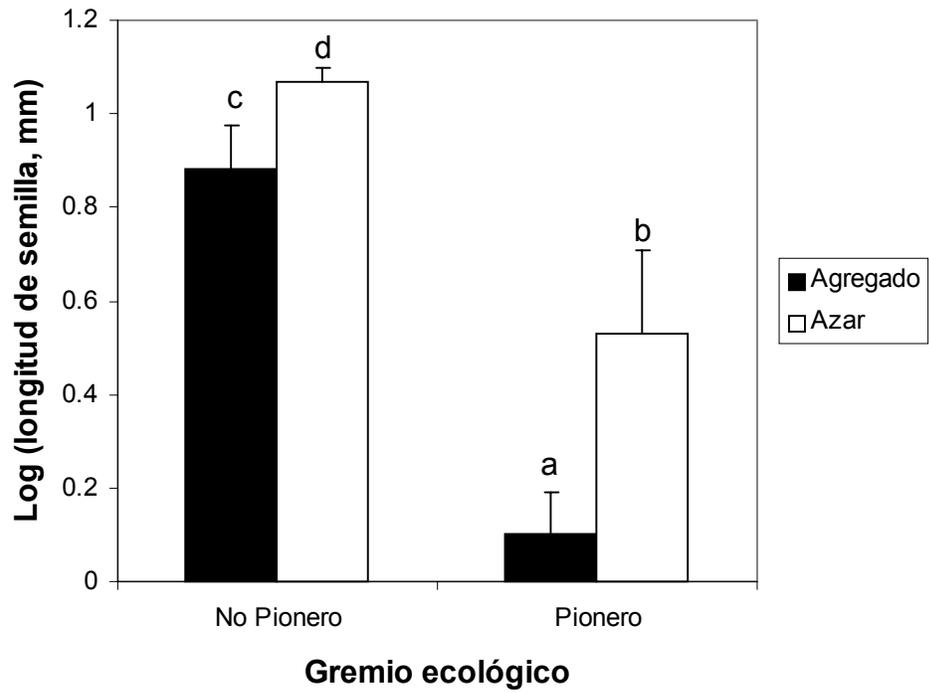


Figura 11. Variación del tamaño promedio de diáspora entre tipos de patrón espacial dentro de dos gremios ecológicos de árboles de la selva de Chajul, Chiapas. Barras que no comparten la misma letra difieren estadísticamente ($P \leq 0.05$).

Patrón espacial y modo de dispersión

El tamaño promedio de diáspora de especies con modo de dispersión por animales no difirió de aquella de las especies con otro modo de dispersión ($t = 1.46$, g.l. = 34, $P = 0.16$). Globalmente, el cociente de la frecuencia de poblaciones con patrón agregado respecto a la de poblaciones con patrón al azar fue significativamente mayor ($X^2 = 11.1$, g.l. = 5, $P = 0.049$) en las especies con modo de dispersión abiótico (viento y gravedad; cociente = 1.2) que en las especies con modo de dispersión por animales (0.54).

Dentro del grupo de poblaciones con modo de dispersión por animales el patrón al azar predominó sobre el patrón agregado en las escalas de 100 y 400 m². En la escala de 25 m², los patrones tuvieron una frecuencia similar (Figura 12a). Dentro del grupo de poblaciones con otro modo de dispersión se presentó la tendencia contraria. A la escala de 25 e inclusive de 100 m² predominó el patrón agregado y en la escala de 400 m² predominó el patrón al azar.

La carencia de un adecuado tamaño de muestra no permitió evaluar si estos patrones varían con el gremio ecológico y el hábitat.

Patrón espacial y posición vertical en el dosel de las especies

De las especies registradas 21 (48% del total) fueron del dosel medio y 23 (52%) fueron del dosel superior. No se encontraron cambios significativos de la frecuencia de los tipos de patrón espacial entre árboles del dosel medio y superior, en ninguna de las escalas espaciales analizadas ($X^2 = 7.6$, g.l. = 5, $P = 0.17$).

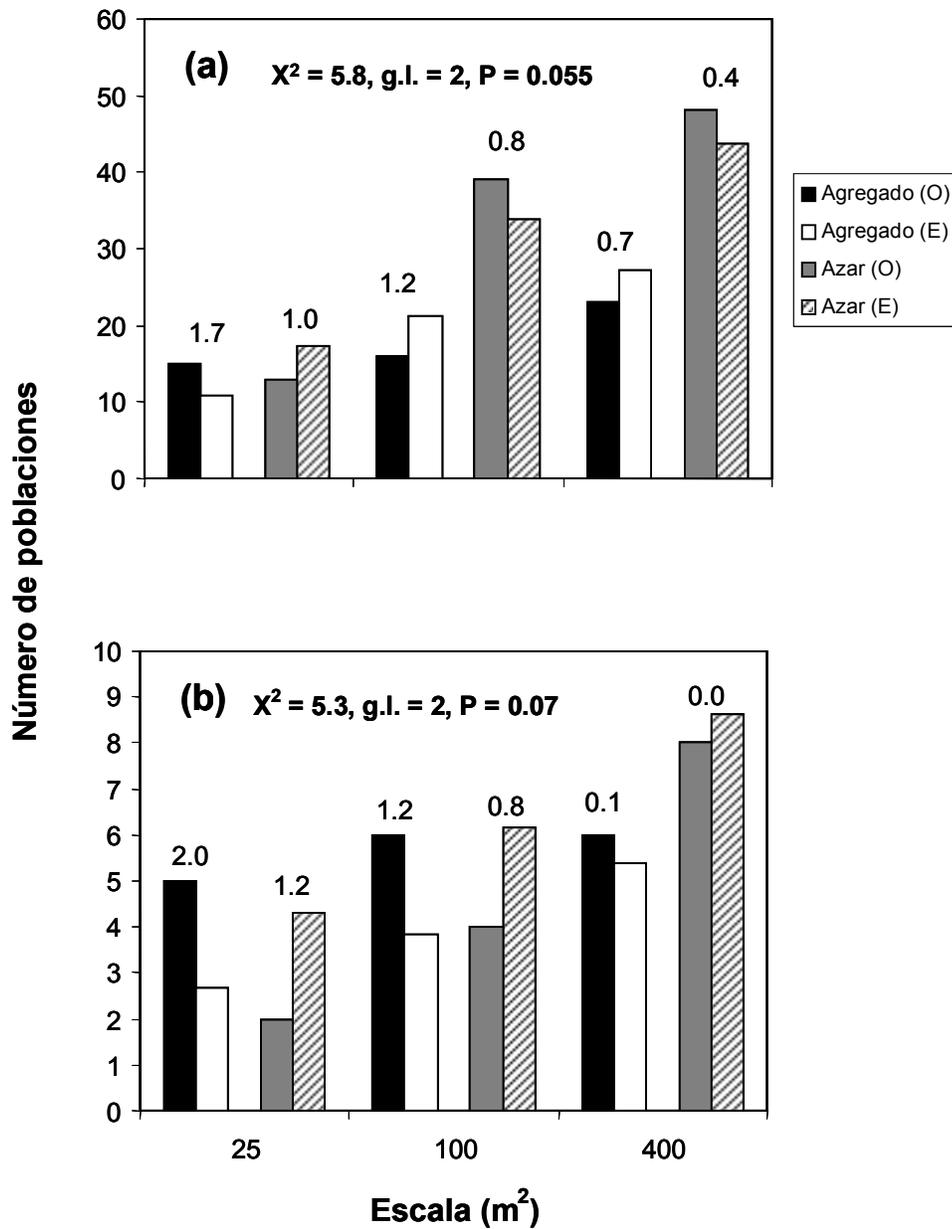


Figura 12. Frecuencia de poblaciones con patrón agregado y al azar para especies con: (a) modo de dispersión por animales y (b) otro modo de dispersión en la selva de Chajul, Chiapas. En cada caso, se indica el valor de χ^2 y su nivel de significancia (P), así como la contribución a la χ^2 total por parte de cada comparación entre valores observados (O) y esperados (E). Los valores esperados se obtuvieron de acuerdo con una hipótesis nula de independencia entre el tipo de patrón espacial y el modo de dispersión.

Densidad de las poblaciones y patrones espaciales

En general, el valor del Índice de Morisita (IM) disminuyó conforme la densidad poblacional de las especies aumentó (Figura 13). El mejor ajuste estadístico a esta tendencia fue una función potencial ($Y = aX^{-b}$, una línea en escala log-log). En esta relación, las poblaciones de menor densidad mostraron un patrón agregado mientras que las de mayor densidad tendieron a mostrar un patrón al azar. Esta relación fue significativa a todas las escalas, pero el porcentaje de la varianza del IM explicada por la relación potencial disminuyó al aumentar la escala espacial de análisis.

El exponente $-b$ de la relación potencial indica la velocidad con la que disminuye la agregación conforme aumenta la densidad poblacional. El parámetro a (ordenada al origen) indica el nivel de agregación cuando se tiene la mínima densidad de población (5 ind ha⁻¹). Así, en la escala de 25 m² (Figura 13a) la agregación disminuyó más rápidamente con la densidad que en la escala de 100 m² (Figura 13b); en la escala de 400 m² el nivel de agregación fue el menor a densidades bajas y el IM disminuyó lentamente al aumentar la densidad (Figura 13c).

En las relaciones anteriores, las especies pioneras mostraron niveles elevados de agregación y densidades de población reducidas (ver puntos negros en las curvas mostradas en la Figura 13). Entre estas poblaciones se encontraron a las de *Cordia diversifolia*, *Heliocarpus mexicanus* y *Cecropia obtusifolia*. Las poblaciones con densidad mayor correspondieron a especies no-pioneras (puntos blancos en Figura 13), entre las que destacan *Dialium guianense*, *Savisia villosa*, *Ampelocera hottlei*, y *Quararibea funebris*, las cuales presentaron un patrón espacial al azar (Figura 13).

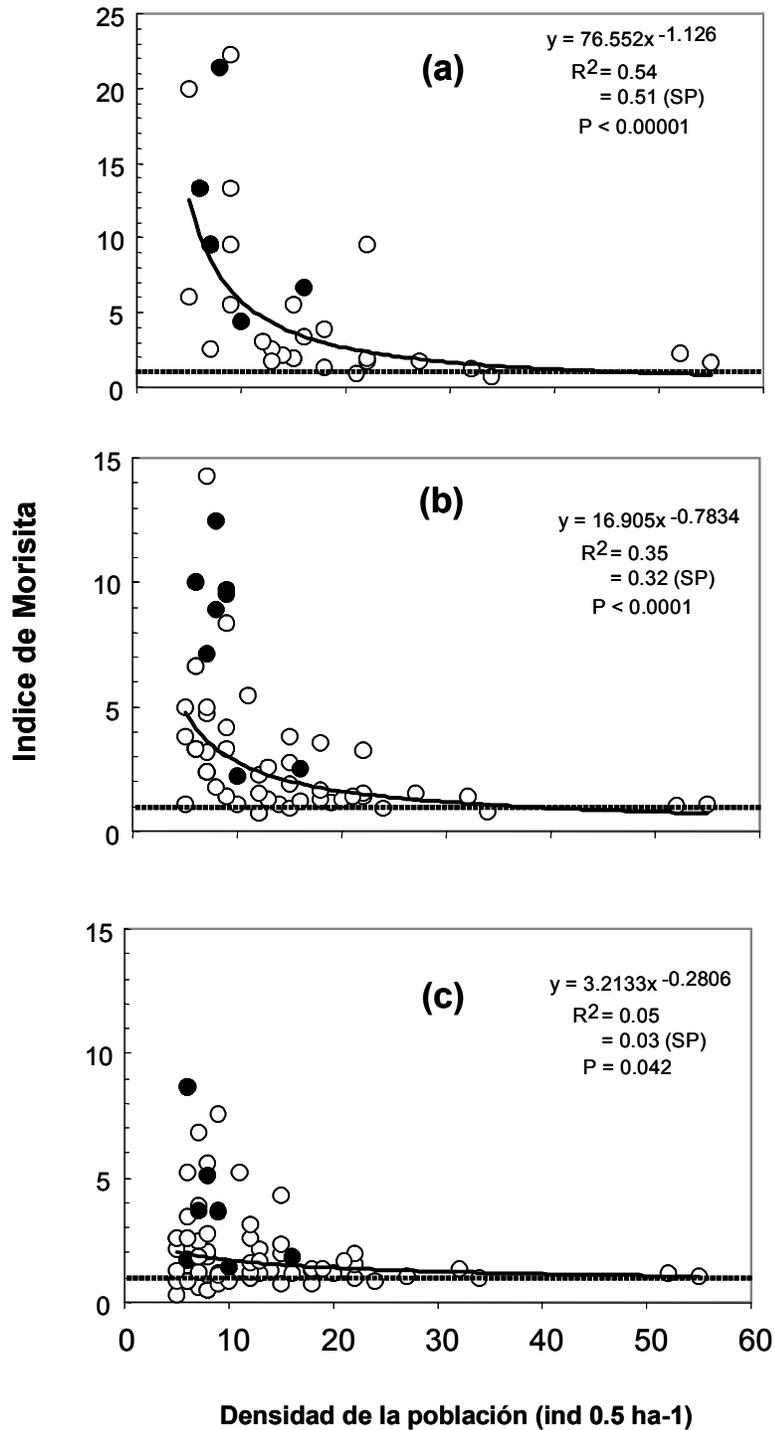


Figura 13. Variación del Índice de Morisita (IM) como función de la densidad de población de especies de árboles en la selva de Chajul, Chiapas. (a) Escala espacial de 25 m², (b) escala espacial de 100 m², (c) escala espacial de 400 m². En cada caso, se muestra la relación potencial ajustada, el porcentaje de la variación del IM explicada por esta relación (R²) y el nivel de significancia estadística (P). Los puntos negros indican poblaciones de especies pioneras y los puntos blancos poblaciones de especies no pioneras. Líneas punteadas indican cuando el valor del Índice de Morisita de una población es al azar, debajo de esta se encuentran uniformemente distribuidas y por encima de estas agregadas.

La Figura 14 muestra la relación del Índice de Morisita con la densidad de población para las especies más comunes, que se presentaron en al menos cuatro parcelas y en al menos dos escalas espaciales distintas. Se puede notar que algunas especies presentaron el mismo patrón general mostrado en la Figura 13 (*Brosimum costaricanum* y *Guarea glabra*), sobre todo en la escala de 25 m². Sin embargo, en el resto de las especies no existió una relación significativa del Índice de Morisita con la densidad de población.

Debido a la carencia de tamaños de muestra apropiados, nos se realizaron análisis para explorar el efecto del hábitat sobre la tasa de disminución del nivel de agregación.

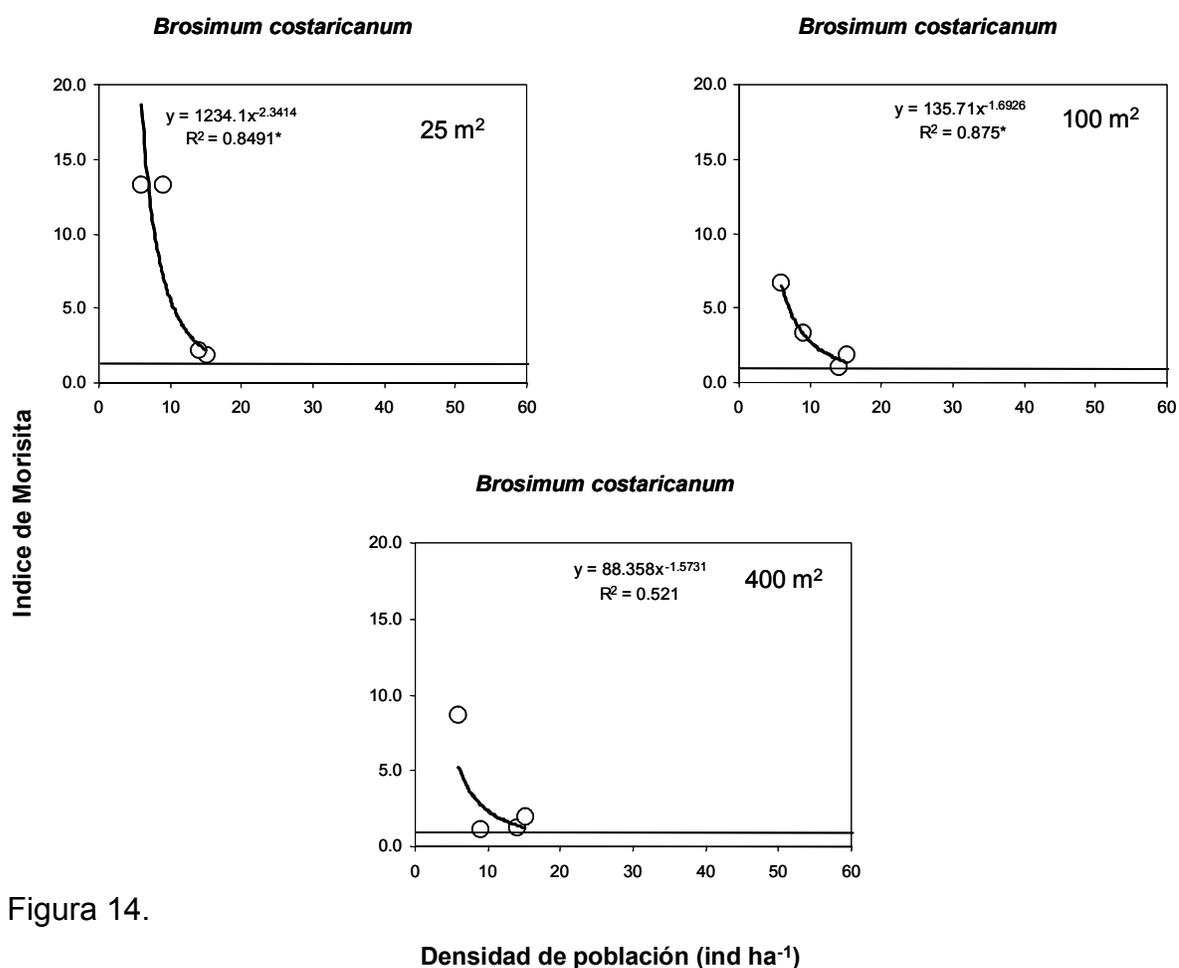


Figura 14.

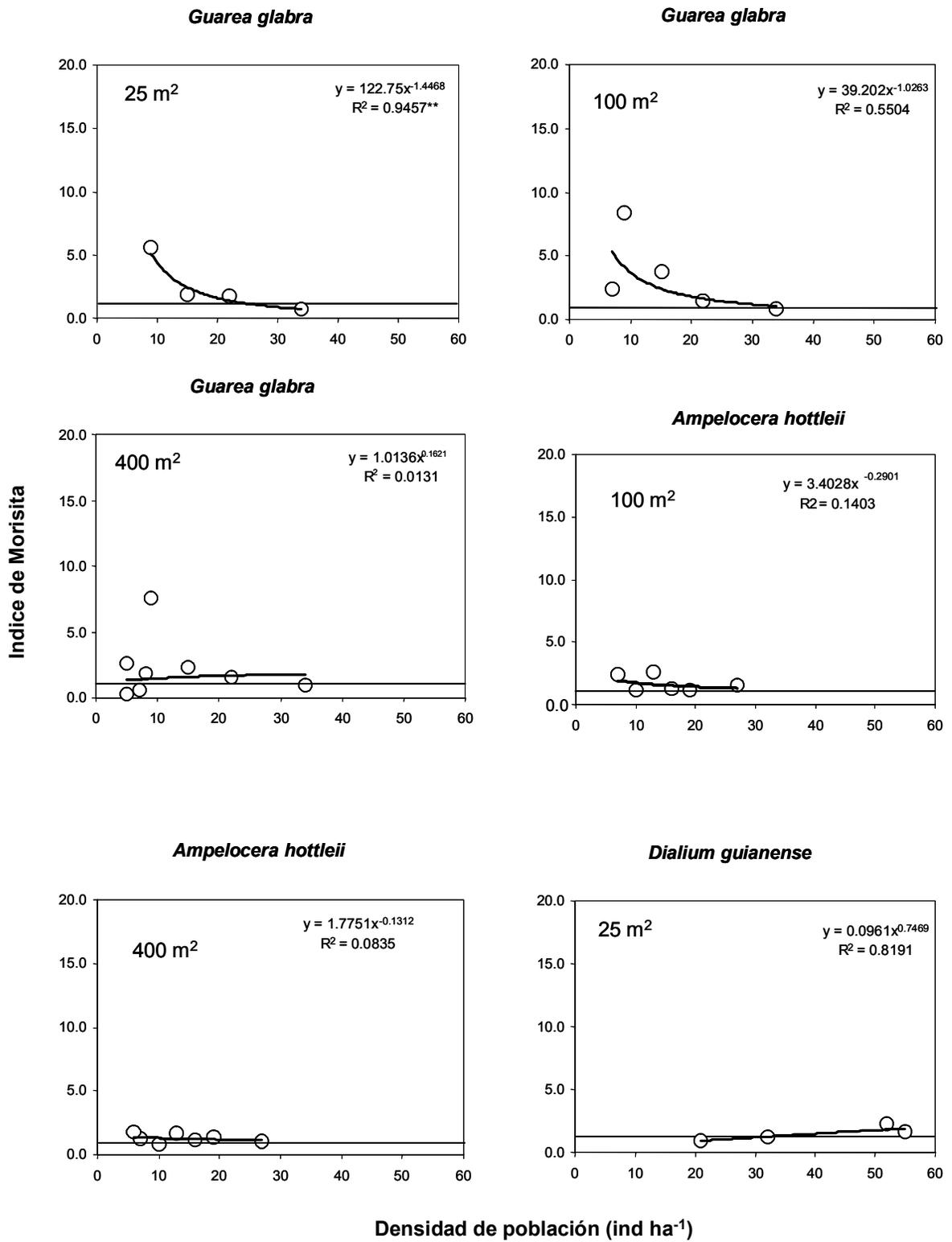


Figura 14 (continuación)

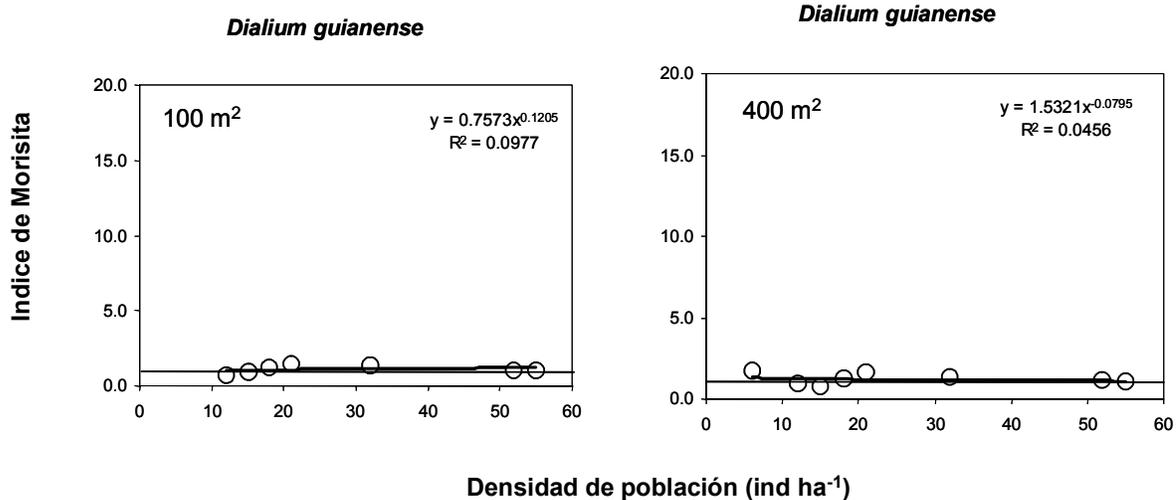


Figura 14 (Continuación). Variación del Índice de Morisita (IM) como función de la densidad de población en seis especies de árboles comunes de la selva de Chajul, Chiapas. Para cuatro de las especies, se muestra la relación encontrada en las tres escalas espaciales analizadas (indicada dentro del extremo superior izquierdo); para *Ampelocera hottlei* y *Brosimum alicastrum* no se muestra la relación a la espacial de 25 m² por carencia de muestras. Valores de R^2 con un * son significativos a una $P \leq 0.10$, y aquel con ** es significativo con una $P \leq 0.05$.

DISCUSIÓN

PATRONES GENERALES

Los resultados de este trabajo indican que el arreglo espacial de las poblaciones de árboles en la selva de Chajul es preponderantemente al azar y que existen notables efectos de hábitat y de historia de vida (gremio ecológico, tamaño de diáspora, modo de dispersión) en la frecuencia relativa de los patrones espaciales. En general, existió una relación de 1.6 a 1 en la frecuencia de ocurrencia del patrón espacial al azar respecto del agregado. El patrón uniforme, o regular, no ocurrió en la muestra y las escalas estudiadas.

Hacer una comparación de estos resultados con los obtenidos en otros estudios es difícil dado que la consistencia en las metodologías empleadas es pobre. El apéndice 1 muestra una revisión de estudios que han analizado patrones espaciales de poblaciones de árboles en varias localidades de selva del mundo. Aunque en todos los estudios, se emplearon técnicas con área, el área empleada para los análisis variaron ampliamente, de 0.4 ha hasta 50 ha. Así mismo, el diámetro mínimo a la altura del pecho (DAP) de los árboles estudiados varía entre 1 cm hasta más 30 cm y las especies seleccionadas para el análisis difirieron en el criterio de selección y densidad mínima (Anexo1). Además, en ninguno de estos estudios se usaron unidades de muestreo (parcelas) de 0.5 como en el presente trabajo.

Considerando todas estas diferencias y con la precaución debida, se pueden hacer algunas comparaciones generales de los resultados obtenidos en Chajul con los obtenidos en otras localidades. Primero, en general, en todas las localidades el patrón de distribución uniforme es raro o inexistente, como en Chajul. Segundo, al considerar poblaciones que incluyeron árboles de talla pequeña (1 a 5 cm de DAP), se observa que

estas poseen, en su mayoría, un patrón espacial agregado (Figura 16), es decir el valor del cociente de la frecuencia de casos con patrón al azar entre la frecuencia de casos con patrón agregado (Az/Ag) es mucho menor que 1, con algunas excepciones. Por el contrario, en los casos que emplearon un DAP mínimo de 10 cm, como se hizo en Chajul, la mayoría de las poblaciones presentan un patrón al azar, es decir el cociente Az/Ag es mayor que 1 (Figura 15).

Condit *et al.*, (2000) llevaron a cabo el análisis sobre patrones espaciales de poblaciones de árboles más extenso y completo hasta ahora desarrollado, incluyendo un total de más de 500 especies de cinco localidades de selva húmeda en el mundo. Las Figuras 16 y 17 ilustran algunos de los resultados más importantes de ese estudio que son relevantes a la presente discusión. Primero, encontraron que la frecuencia del patrón agregado disminuye con la escala de análisis, mientras que el patrón al azar muestra la tendencia contraria (Figura 16). Segundo, la frecuencia del patrón agregado es mayor en poblaciones que incluyen individuos de talla pequeña ($DAP \geq 1$ cm) que en las que los excluyen ($DAP \geq 10$ cm). Tercero, existe una notable variación de la relación Az/Ag entre localidades (Figura 17). En este contexto, las tendencias encontradas en Chajul son congruentes con estos resultados. Es decir, el patrón agregado es mayor a escala de análisis pequeñas y la relación Az/Ag es mayor que 1, como ocurrió en Sinhara, Sri Lanka en el estudio de Condit *et al.*, (2000).

El patrón espacial uniforme se ha relacionado con un proceso de espaciamiento producido por factores tales como una intensa mortalidad dependiente de la densidad o de la distancia a la planta progenitora (Clark & Clark, 1994). La depredación de semillas, plántulas y/o brinzales, por herbívoros ó patógenos, se ha señalado como uno importante entre tales factores (Janzen, 1969; Connell, 1971). Otro factor posible de espaciamiento posible es la competencia intraespecífica (Begon & Mortimer, 1986; Okuda *et al.*, 1997). Para producir un patrón uniforme, este tipo de factores deberían de operar de tal manera

que la probabilidad de reclutamiento de nuevos árboles debería ser máxima a una distancia donde la probabilidad de escapar a la depredación es máxima y/o la disponibilidad de recursos, libres de la interferencia de un vecino con-específico, es máxima.

La virtual inexistencia del patrón uniforme, sin embargo, sugiere que esto no ocurre. Primero, la dispersión de diáspora no es amplia en la mayoría de las especies (Hubbell, 1979; Condit *et al.*, 2000) de manera que la mayoría de las semillas caen bajo el árbol progenitor y la mortalidad no llega a ser tan alta como para borrar este patrón agregado a medida que plantas pasan a estadios más avanzados, hasta el grado de producir un patrón uniforme (Hubbell, 1979). Esta observación puede explicar el porque el patrón agregado predomina en las poblaciones que incluyen a los árboles pequeños. También puede explicar la predominancia del patrón al azar en las poblaciones de árboles grandes ($DAP \geq 10$ cm), ya que el patrón agregado tiende a desaparecer a medida que algunas plantas pequeñas mueren dentro de los agregados por efecto de factores que operan de manera dependiente de la densidad. Una mortalidad independiente de la densidad (es decir al azar) tendería a mantener el patrón agregado en las poblaciones de árboles grandes (Crawley, 1998; Reich & Davis, 1998; Dale, 1999). En segundo lugar, en una matriz diversa de especies como la de las selvas húmedas es difícil esperar que se de un espaciamiento uniforme producto de la competencia entre miembros de la misma especie (pero ver Hubbell, 1979). Además, la competencia puede esperarse, sobre todo, en especies de densidad poblacional elevada, pero la mayoría de las poblaciones presentan densidades más bien bajas. Como se discutirá más adelante, las especies de mayor densidad tienden a presentar un patrón menos agregado, posiblemente porque en ellas operan mecanismos de regulación dependientes de la densidad.

VARIACIÓN DE LOS PATRONES ESPACIALES CON LA ESCALA DE ANÁLISIS, EL HÁBITAT Y ATRIBUTOS ECOLÓGICOS DE LAS ESPECIES

En Chajul se detectó que la frecuencia del patrón agregado es significativamente mayor que la del patrón al azar a la escala más pequeña de análisis (25 m²). Esto sugiere: i) que existen respuestas demográficas de las especies analizadas a factores del ambiente que se encuentran distribuidos de manera discreta y de grano fino y/o ii) que las especies poseen limitaciones importantes en su capacidad de dispersión de propágulos.

Patrones espaciales y variación ambiental

El patrón agregado mostró su máxima frecuencia en la sierra cárstica (Figura 7), donde la heterogeneidad del suelo (en pendiente, exposición de roca, acumulación de materia orgánica y procesos de escurrimiento y filtración agua) fue mayor comparada con la de los otros hábitats. La sierra cárstica presenta una topografía muy abrupta, en la que ocurren áreas de sustrato con mayor humedad y materia orgánica que otras. Tal variación podría afectar diferencialmente la germinación de las semillas así como la sobrevivencia y crecimiento de los individuos, sobre todo jóvenes, en las poblaciones de árboles. En algunos sitios cársticos con suelo somero, roca calcárea expuesta y pendientes pronunciadas la disponibilidad de agua puede jugar el papel de un factor limitante importante, sobre todo durante la temporada seca (González, 1999).

Las planicies de inundación son terrenos planos con suelos arcillosos que provocan un drenaje deficiente el cual representa una barrera al desarrollo de las plantas. Sin embargo, en estos sitios se presentan acumulaciones de suelo a manera de islas que facilitan el establecimiento y desarrollo de los individuos (observaciones personales), a diferencia del suelo circundante donde se presentan condiciones anoréxicas.

Posiblemente esto explique el porqué un 40% de las poblaciones de este hábitat mostraron un patrón agregado (anexo 3, Figura 7).

Un segundo aspecto de la variación ambiental que puede estar involucrado en el patrón agregado de algunas especies es la heterogeneidad lumínica generada por la dinámica de formación de claros por la caída natural de árboles. Por ejemplo, el patrón agregado mostró su frecuencia máxima a la escala de 100 m² entre las especies pioneras que dependen de manera estricta para su regeneración de claros grandes, (Figura 9c). Este tamaño de área coincide con el de los claros formados por la caída de árboles. Consistente con este razonamiento fue el hecho de que las poblaciones de especies pioneras mostrasen el patrón agregado con una elevada frecuencia en la planicie de inundación (ver Figura 9c), donde ocurre con frecuencia la formación de claros grandes. Sin embargo, el patrón agregado en las especies pioneras fue significativamente más común en la sierra cárstica (Figura 9c), donde la frecuencia de claros grandes (provocada por la caída completa de uno o más árboles) es baja, aunque los claros de 100 m² o menores (provocados por la caída de ramas) son abundantes (Martínez-Ramos y colaboradores, en preparación). El tamaño de muestra del grupo de especies pioneras fue reducido y fue posible explorar la contribución relativa de la variación del ambiente lumínico respecto a aquella del suelo sobre la frecuencia del patrón agregado.

Discusiones relacionadas con el efecto de la heterogeneidad ambiental en los patrones espaciales no han sido abordadas ampliamente en otros estudios, en parte porque la mayoría de ellos fueron implementados en parcelas únicas, donde la variación ambiental no es marcada (Lieberman & Lieberman, 1994). Sin embargo, varios autores (Hubbell, 1979; Hubbel & Foster, 1986; Thorington *et al.*, 1992; Lieberman & Lieberman, 1994; He *et al.*, 1997; Pélisser, 1998; Webb & Fa'aumu, 1999; Condit *et al.*, 2000) mencionan que los patrones espaciales de las poblaciones de árboles son afectados por

las variaciones espaciales en propiedades del suelo y del régimen lumínico del sotobosque.

La mayor frecuencia de poblaciones con el patrón al azar, sobre todo a escala de 100 y 400 m², se presentó en la terraza aluvial (Figura 8). El terreno plano de esta unidad propicia una distribución homogénea de los sedimentos ricos en nutrientes proveniente del río Lacantún. Para una especie dada, un propágulo al arribar a cualquier punto dentro de este hábitat contaría con un ambiente similar de suelo, profundo y con drenaje moderado, el cuál permite el desarrollo de individuos de fuste grande y vigoroso (González, 1999). Por lo tanto, el patrón al azar debería responder a factores que reducen o eliminan la tendencia a la agregación que ocurre en las poblaciones de semillas, plántulas y árboles jóvenes. En este caso, puede proponerse que factores bióticos relacionados con la depredación de semillas y plántulas, así como competencia entre familiares, cuya acción aumenta con la densidad de la población, son posibles responsables de este proceso de espaciamiento (Janzen, 1969; Connell, 1971; Reich & Davis, 1998; Dale, 1999). Ramos (2000) documentó en Chajul que las semillas de árboles dominantes no pioneros (*Dialium guianense* y *Brosimum costaricanum*) sufren elevada depredación cuando estas están agregadas y menor cuando están aisladas.

Procesos semejantes podrían presentarse en el lomerío bajo, donde el patrón al azar fue también dominante, aunque a un nivel menor que en la terraza aluvial (Figura 7).

Reclutamiento limitado y patrones espaciales

Otra fuente importante del patrón agregado observado en muchas poblaciones de árboles es la pobre dispersión de diásporas. Hubbell (1979), mostró en un plano teórico que a pesar de la existencia de factores que producen un espaciamiento entre los miembros de una población de árboles, tales como mortalidad dependiente de la densidad o de la

distancia a la planta madre, la agregación de los individuos no desaparece debido a la gran cantidad de propágulos que caen bajo la copa de las plantas progenitoras. Estudios recientes, llevados a cabo en varias localidades de selva húmeda, muestran que la mayoría de las especies de árboles poseen una dispersión de diásporas muy limitada que produce en las poblaciones un reclutamiento de nuevos árboles limitado a la vecindad materna.

En general, es de esperar que tal limitación aumente con el tamaño de las diásporas ya que diásporas más grandes tienen menor posibilidad de ser movidas, vía biótica o abiótica, que las diásporas más pequeñas (González-Méndez, 1995). Así, se esperaría que el reclutamiento espacialmente limitado fuese un factor determinante del patrón espacial agregado en especies no pioneras que, como se encontró en este estudio, producen diásporas significativamente grandes (≥ 10 mm), pero no en las especies pioneras, que en general producen diásporas significativamente pequeñas (< 2 mm). Sin embargo, los resultados de este estudio muestran que el patrón agregado es más frecuente en las especies pioneras (ver Figura 9a). Como anteriormente se discutió, este patrón se debe más a la fuerte dependencia de las especies pioneras a los claros, hábitats ricos en luz que son discretos y espacialmente escasos, más que a una pobre dispersión de diásporas.

Un resultado relevante, que apoya el papel del reclutamiento limitado como factor de agregación es el hecho de que las especies con dispersión pasiva (gravedad o viento) mostraron una frecuencia mayor del patrón agregado que las especies con síndrome de dispersión por animales (Figura 12). Finalmente, un patrón agregado puede resultar de una combinación entre un reclutamiento limitado y un ambiente espacialmente heterogéneo en condiciones ambientales. Por ejemplo, en terrenos con topografía irregular, es posible que la agregación de árboles sea el resultado de semillas que caen agregadas en micrositios inaccesibles (“refugios”) a depredadores (Crawley, 1998).

Quizás este sea el caso de varias especies no pioneras encontradas en los terrenos irregulares de la sierra cárstica.

Sería de enorme interés estudiar cómo esta heterogeneidad ambiental participa en el proceso demográfico (es decir, el análisis de reclutamiento, sobrevivencia y crecimiento diferencial entre micrositios de calidad de suelo contrastantes) que da lugar al patrón agregado, considerando atributos biológicos (fenología, morfológicos, alométricos, fisiológicos, de historia de vida) de las especies. Este es un tema de investigación abierto.

EFFECTO DE LA DENSIDAD EN LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN

La relación negativa encontrada en este estudio entre el grado de agregación y la densidad poblacional parece ser general ya que esta se ha encontrado en diferentes localidades tropicales (Hubbell, 1979; He, 1993; Lieberman & Lieberman, 1994; He *et. al.*, 1997; Okuda *et. al.*, 1997; Condit *et. al.*, 2000). Las poblaciones raras tienden a tener mayor agregación que las poblaciones de mayor densidad. Un fuerte efecto denso-dependiente en el reclutamiento y/o la mortalidad de plántulas y brinzales puede explicar este patrón (Harms *et. al.*, 2000). Ya que la mayoría de las poblaciones de árboles adultos presentan baja densidad, se esperaría que la regulación demográfica, y el proceso de espaciamiento entre individuos co-específicos resultante (Hubbell, 1979), se presente en mayor grado en los estadios previos, es decir, en las poblaciones de semillas, plántulas y árboles jóvenes (Janzen, 1970; Connell, 1971; Howe & Smallwood, 1982; Clark & Clark, 1984; Marquis & Broker, 1994).

El patrón anterior, sin embargo, resulta de la mezcla de poblaciones de muchas especies y podría ser espuria si esta no se mantiene al nivel de poblaciones de una misma especie. Usando las cuatro especies más comunes y frecuentes, la relación negativa se presentó en dos de ellas *Guarea glabra* y *Brosimum costaricanum*, sobre todo

a las escalas de 25 y 100 m² (Figura 14), lo cuál apoya el argumento de regulación dependiente de la densidad. Ambas especies presentan semillas grandes (> 2 cm) que son removidas por ratones y otros mamíferos (Ramos, 2000). Sin embargo, esta relación no se encontró en *Dialium guianese*, la especie más abundante en la zona de estudio y con tres de las cuatro poblaciones reportadas con densidad >30 ind. 0.5 ha⁻¹, ni en *Ampelocera hottlei*. El patrón espacial (al azar) de ambas especies no varió con la densidad en poblaciones de individuos con DAP \geq 10 cm. Existen dos posibilidades que se deben descartar antes de concluir la inexistencia de factores de regulación en estas especies con base en el análisis de patrón espacial. El primero es que la regulación de las poblaciones puede ocurrir aún a la densidad de 5 individuos adultos en 0.5 ha, el tamaño mínimo de población empleado en este estudio. Para evaluar esta posibilidad se tendría que ver si poblaciones de densidad menor muestran un patrón agregado. La segunda posibilidad es que la regulación ocurra en estadios previos a la de árboles de DAP \geq 10 cm. Para evaluar esta posibilidad, se debería llevar el análisis de la relación entre patrón espacial y densidad de la población considerando individuos en estadios menores (plántulas, brinzales) a los empleados en este estudio. Para *Dialium guianese*, Ramos (2000) encontró que el número de reclutas *per capita* disminuye al aumentar la densidad de árboles adultos, lo que sugiere la existencia de un mecanismo de regulación negativo dependiente de la densidad.

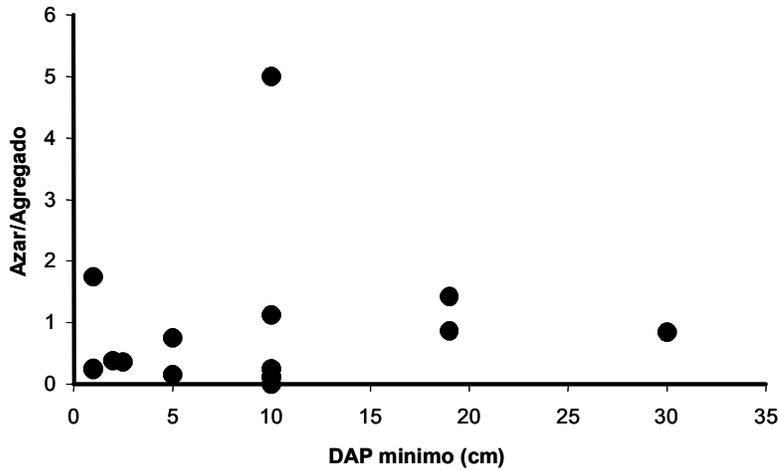


Figura 15. Relación azar/agregado para varios trabajos realizados en distintas localidades de bosque tropical húmedo en el mundo (Ver anexo 1).

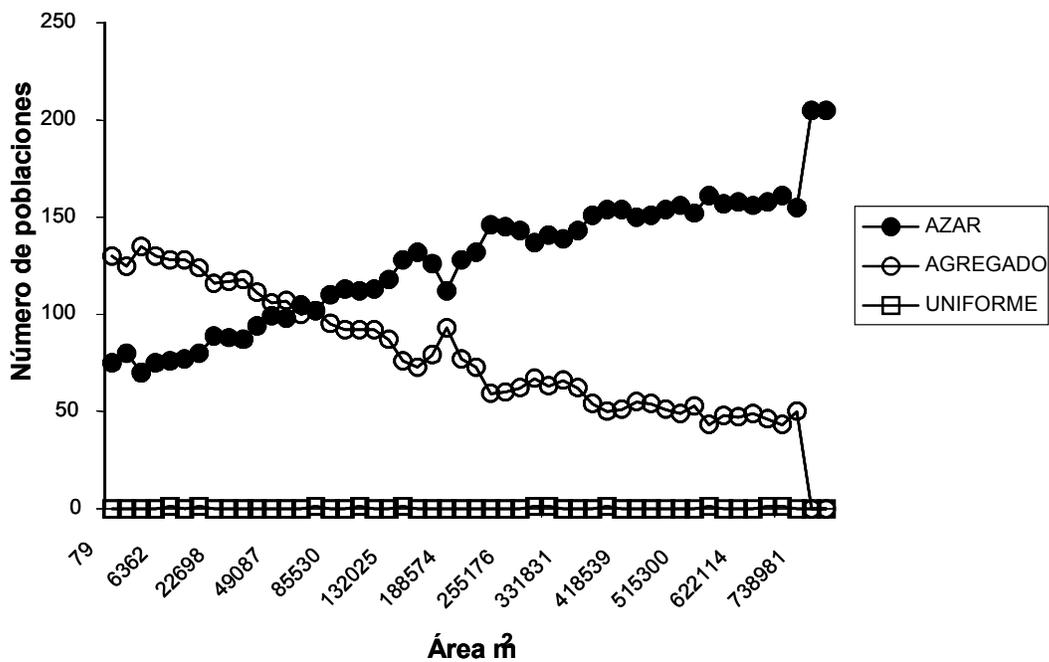


Figura 16. Variación del número de especies con patrón de distribución (agregado, azar y uniforme) para todas las especies encontradas en Sinhara, Sri Lanka. El eje de abscisas representa la superficie utilizada para determinar el patrón de distribución, realizando círculos de diferente superficie (Condit, *et al.* 2000).

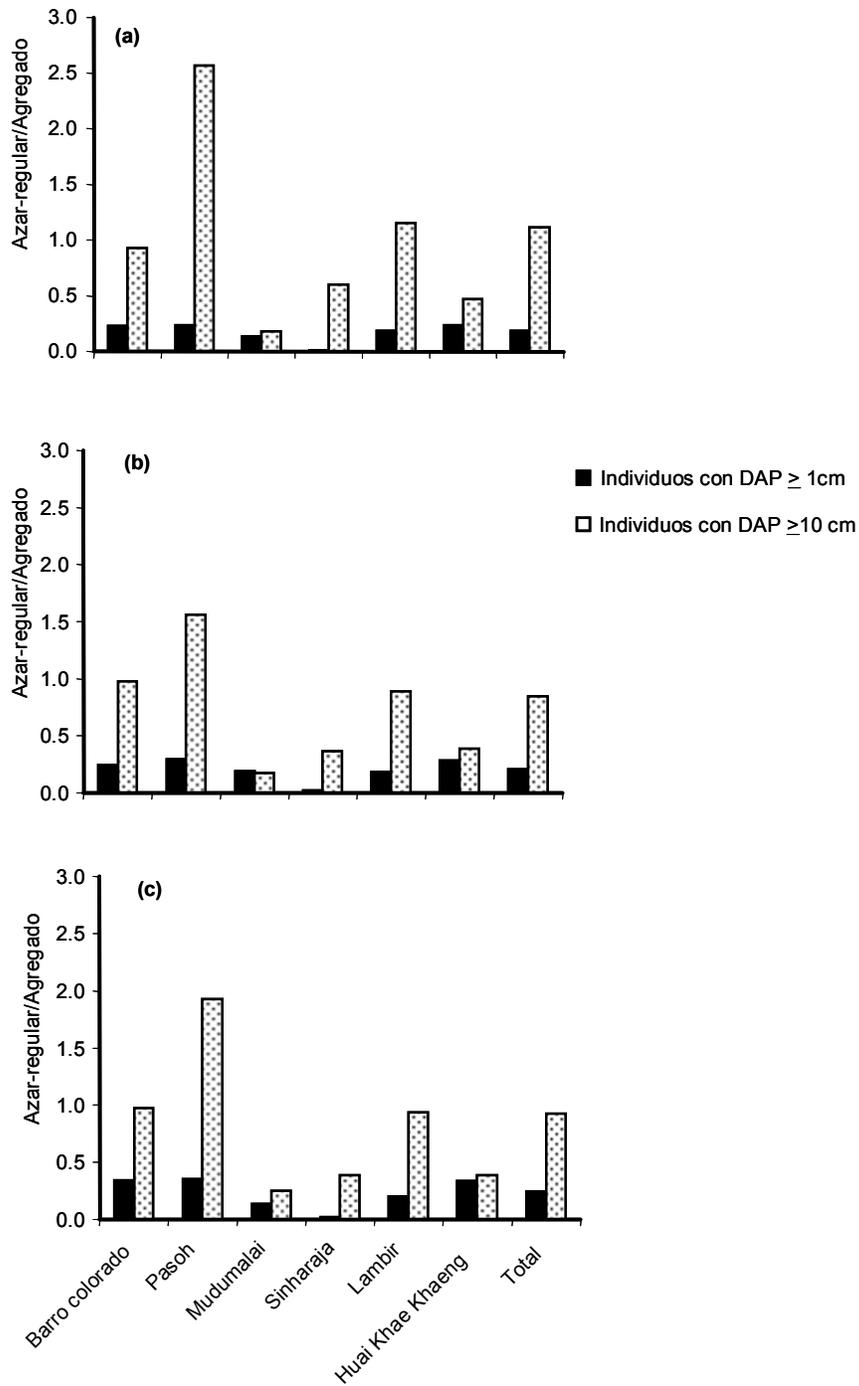


Figura 17. Relación azar-regular/agregado cuando se realiza el análisis de patrones espaciales considerando tres intervalos de distancia a partir de un individuo focal, para varias localidades de bosque tropical húmedo en el mundo y considerando el total de especies (Condit *et al.* 2000). a) Distancia de 0-10 m, b) Distancia de 10 a 20 m, c) Distancia de 20-30 m.

CONCLUSIONES

- En general, el patrón al azar es predominante, pero la frecuencia de los patrones espaciales depende de la escala de análisis, del hábitat y de los atributos de historia de vida de las especies. La ausencia del patrón uniforme y la frecuencia mayor del patrón al azar son coincidentes con los resultados obtenidos en otras localidades de selva que han considerado escalas de análisis y tamaños de árboles semejantes a los aquí empleados.
- La frecuencia de poblaciones entre escalas mostró una tendencia; cambia de un mayor número de poblaciones con distribución agregada en la escala de 25 m² a más poblaciones con distribución al azar en la escala de 400 m².
- Como patrón general, se encontró que al aumentar la heterogeneidad de ambiente la frecuencia del patrón al azar disminuye y aumenta la del patrón agregado, sobre todo a la escala de 25 m².
- Al parecer, la variación del ambiente generada por la heterogeneidad del terreno (microtopografía, materia orgánica, agua disponible) y de la luz juega un papel importante como determinante de los patrones espaciales de las poblaciones de árboles.
- Las especies pioneras presentaron una frecuencia mayor del patrón al azar que las especies no pioneras.

- Las especies con síndrome de dispersión por animales presentaron mayor frecuencia del patrón agregado que las especies con síndrome de dispersión abiótica.
- La limitación espacial de reclutamiento (pobre dispersión de diásporas) y la heterogeneidad del terreno pueden ser dos factores determinantes del patrón agregado mostrado por especies no pioneras, especialmente en sitios con terreno topográficamente heterogéneo.
- En sitios con ambiente de suelo homogéneo, como los de la terraza aluvial, los factores de mortalidad bióticos, dependientes de la densidad, como los propuestos por la hipótesis Janzen-Connell (Connell, 1970; Janzen, 1971) podrían jugar un papel predominante en la organización espacial de las poblaciones de árboles.
- A nivel de la comunidad, un aumento de la densidad de las poblaciones se acompañó de una reducción en el grado de agregación, lo que sugiere que las poblaciones de árboles son afectados por factores negativos dependientes de la densidad.
- A nivel intraespecífico, la relación negativa entre el grado de agregación y la densidad poblacional se presentó en dos de las cuatro especies más comunes y frecuentes analizadas. Si esta relación expresa o no la existencia de mecanismos de regulación demográfica en las especies requiere de: i) incorporar poblaciones de menor densidad a la aquí usada y ii) poblaciones de individuos de tallas menores a 10 cm de DAP (semillas, plántulas, brinzales).

LITERATURA CITADA

- Allen, T. F. H. & T. W. Hoekstra. 1990. The confusion between scale-defined levels and conventional level of organization in ecology. *Journal of Vegetation Sciences* 1:5-12.
- Alvarez-Buylla, E. & M. Martínez-Ramos. 1992. The demography of a neotropical pioneer tree: an evaluation of pioneer climax paradigm. *Journal of Ecology*. 80: 275-290
- Armesto, J. J., J. D. Mitchell & C. Villagran. 1986. A comparison of spatial patterns of trees in some tropical and temperate forest. *Biotropica* 18:1-11.
- Augspurger, C. K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71: 759-771.
- Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.
- Batista, J. 1984. Spatial dynamics of trees in a Brazilian Atlantic tropical forest under natural and managed conditions. Tesis Doctoral, Universidad de Washington, USA, 327pp.
- Batista, J. L. F. & D. A. Maguirre. 1998. Modeling the spatial structure of tropical forest. *Forest Ecology and Management* 110:293-314.
- Begon, M. & M. Mortimer. 1986. *Population ecology*. Blackwell Scientific Publications. Segunda edición. United Kingdom, Great Britain. 219 p.
- Begon, M. J., Harper L. & C. R. Townsend. 1996. *Ecology; individuals, populations and communities*. Blackwell Sciences Publications. Tercera edición. United Kingdom, Great Britain. 1068 p.
- Borcard, D., Legendre P. & P. Drapau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73:1045-1055.

- Burdon, J. J. 1989. Patterns and patchiness in plant-pathogen interactions-causes and consequences. *Annual Review of Ecology and Systematic* 20:119-136.
- Cale, G. W., Henebry M. G. & A. Yeakley. 1989. Inferring process from patterns in natural communities: Can we understand what we see? *Biosciences* 39:600-605.
- Carabias, L. M. J. 1979. Análisis de vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de esta en una zona cálida húmeda de México, los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 68 pp.
- Chazdon, R. 1988. Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Advances in Ecological Research* 18:1-63.
- Clark, D.A. & D. B. Clark. 1984. Spacing of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist*. 124:769-788.
- Clark, D.B, Palmer M. W. y Clark D., 1999, edaphic factors and the landscape-scale distribution of tropical rain forest. *Ecology* 80:2666-2675.
- Clark, P.J. & Evans F.C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*. 35:445-453.
- Condit, R., Hubbell, S. H. & Foster R. B. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *American Naturalist* 140:261-268.
- Condit, R., Ashton, P.S., Manokaran, N., Lafrankie, J. V., Hubbell S. P. & Foster R. B. 1999. Dynamic of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions* 354:1721-1897.
- Condit, R., Ashton S. P., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Ganatilleke, S., Ganatilleke, N., Hubbell, S. P., Foster, R. B., Itoh, A., Lafrankie, J. V., Lee, S. H., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar R. & T. Yamakura. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288:1414-1418.

- Condit, R., W.D. Robinson, R. Ibáñez, S. Aguilar, A. Sanjur, R. Martínez, R. Stallard, T. García, G. Angehr, L. Petit, S.J. Wright, T.R. Robinson, and S. Heckadon. 2001. Maintaining the canal while conserving biodiversity around it: a challenge for economic development in Panama in the 21st century. *Bioscience*, 51: 389-398.
- Connell, J. H. 1971. On the role of nature enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: Den Boer, P.J., P. Gradwell Eds. *Dynamics of populations*. Holanda 298-312 pp.
- Córdova, B. 1985. Demografía de árboles tropicales. *In*: Gómez-Pompa A., del Amo S., Eds. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas en Veracruz, México*, Vol. II. Alambra, México. 103-128 p.
- Crawley, M. 1998. *Plant ecology*. Blackwell Sciences Publications. Segunda edición. 717 p.
- Dale, M. R. T. 1999. *Spatial patterns analysis in plant ecology*. Cambridge University Press. Primera edición. 332 pp.
- Denslow, J. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual review of Ecology and systematics* 18: 431-451.
- Deutschman, D. H., Levin, S. A., Devine, C. & L. A. Buttell. 1997. Scaling from trees to forest: Analysis of a complex simulation model. *American Association for the Advancement of Science*.
<http://www.sciencemag.org/feature/data/deutschman/index.htm>
- Dobson, A. & M. Crawley. 1994. Pathogens and the structure of plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9:393-398.
- Dutilleul, P. 1993. Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology* 74: 1646-1658.
- Gilbert, G. S., Hubbell S. P. & R. B. Foster. 1994. Density and distance-to-adult effects of a canker disease of trees in a moist tropical forest. *Oecologia* 98:100-108.

- González, M. A. 1999. Patrones de distribución y abundancia de especies arbóreas en Chajul, Chiapas: su relación con la geomorfología. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- González-Méndez M. A. 1995, Consecuencias ecológicas de la variación Interespecífica en la curva de dispersión de semillas en una selva alta perennifolia, Tesis de Licenciatura, UNAM
- Greig-Smith, P. 1979. Pattern in vegetation. *Journal of Ecology* 67: 755-779.
- Guo, Q., Brown, J. H., Valone, T. J. & Kachman, S. D. 2000. Constraints of seed size on plant distribution and abundance. *Ecology* 81:2149-2155.
- Hanski, I., Kouki, J., & Halkka A. 1993. Tree explanations of the positive relationship between distribution and abundance of especies. 108-116pp. En :R. E. Ricklefs and D. Schutle Eds. *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago press, Chicago Illinois, USA.
- Harms, K. E., Wright, S. J., Calderon, O., Hernández, A. & Allen E. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404 493-495.
- He, F. 1993. Ecology of a tropical rain forest: spatial structure and ecological processes. Tesis Doctoral, Détement de Sciences Biologiques, Faculté des Arts et des Sciences, Universié de Montréal, Canada, 169 p.
- He, F., Legendre P. & J. V. Lanfrankie. 1996. Spatial pattern of diversity in a tropical rain forest in Malaysia. *Journal of Biogeography* 23:57-74.
- He, F., Legendre P. & J. V. La Frankie. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Sciences* 8:105:114.
- Howe, F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematic*. 13:201-228.

- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest, Science 4387:1299-1309.
- Hubbell, S. P. & R. B. Foster. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: Implications for tropical tree conservation. En: Soulé M. E. Conservation biology; the science of scarcity and diversity. Sinauer Associates Inc. Pub. Massachusetts. 205-232.
- Hubbell, S.P. & R. B. Foster. 1987. La estructura especial de un bosque neotropical. Revista de Biología Tropical 1:7 -22.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., Wrigth, S. J., & S. Loo de Lao. 1999. Light-gap disturbance, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. Nature 283: 554-557.
- Huston, A. M. 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scale for understanding variation in the diversity of plants and animals. Oikos 86:393-401.
- Ibarra-Manríquez, G. & Sinaca-Colin. 1996a. Listado comentada de plantas de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" Veracruz México: Mimosaceae a Verbenaceae. Revista de Biología Tropical. 44:41-60.
- Ibarra-Manríquez, G. & Sinaca-Colin. 1996b. Listado comentada de plantas de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" Veracruz México: (Violaceae a Zingibereaceae). Revista de Biología Tropical. 44:427-447.
- Ibarra-Manríquez, G. & Martínez-Ramos, M. 2001. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. Plant ecology :1-22.
- INE. 2000. Montes Azules (Selva Lacandona) Reserva de la Biosfera (RB). <http://www.ine.gob.mx/ucanp/data/consultaFicha.php3?anp=15>
- Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. Evolution 23:1-2.

- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist*. 104:501-528.
- Leduc, A., Drapeau, P., Bergeron Y. & P. Legendre. 1992. Study of spatial components of forest cover using partial mantel test and path analysis. *Journal of Vegetation Sciences* 3:69-78.
- Legendre, P. & M. Fortin. 1989. Spatial patterns and ecological analysis. *Vegetation* 80:107-138.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943-1967.
- Levin, S. A. & S. W. Pacala. 1997. Theories of simplification and scaling of spatially distributed processes. En: Tilman D. and P. Kareiva Eds. *Spatial ecology: the role of space and interspecific interactions*. Princeton University Press. USA. 271-295.
- Lieberman, M. & D. Lieberman. 1994. Patterns of density and dispersion of forest tree. En: McDade L. A., K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn Eds. *La Selva: Ecology and Nature History of a Neotropical Rain Forest*, The University of Chicago Press, USA. 106-119.
- Marquis, R. J. & E. Braker. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity, and impact. En: McDade L. A., K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn. Eds. *La Selva: Ecology and Nature History of a Neotropical Rain Forest*, The University of Chicago Press, USA. 261-281.
- Martínez, E., Ramos C. H. & F. Chiang. 1994. Listado florístico de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:99-177.
- Martínez-Ramos, M. & E. Álvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda tropical. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:121-153.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. *In*: Gómez-Pompa A., del Amo S., Eds.

- Investigaciones sobre la regeneración de selvas en Veracruz, México, Vol. II. Alambra, México. 103-128 p.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla & J. Sarukhán. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* **70**: 555-558.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:179-224.
- Martínez-Ramos, M., Dirzo, R. & R. Medellín. 2002. Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la Región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación, *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. EN PRENSA.
- Matteucci, S. V. & Colma A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D. C. 168 p.
- Mc Laughlin, J. F. & J. Roughgarden. 1993. Species interaction in space.89-98 pp. En: Ricklefs, R. E. y D. Schluter Eds. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The University of Chicago press, Chicago Illinois, USA.
- Meave, C. J. A. 1983. Estructura y composición de la selva alta perenifolia en los alrededores de Bonampak, Chiapas, Tesis de licenciatura, facultad de Ciencias, UNAM, México.140 p.
- Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, Inc. Primera edicion. USA. 547 p.
- Nathan R. & H. C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15:278-285.

- Okuda, T., Kachi, N., Yap S. K. & N. Manokaran. 1997. Tree distribution and fate of juveniles in a lowland tropical rain forest- implications for regeneration and maintenance of species diversity.
- Pacala, W. S. & S. A. Levin. 1997. Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species, En: Tilman D. y P. Kareiva Eds. Spatial ecology: the role of space and interspecific interactions. Princeton University Press. USA. 204-232.
- Packer, A. & K. Clay. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* 404:278-281.
- Paz, H. 1999. Sobre el significado ecológico y evolutivo de la masa de la semilla: un análisis comparativo para ocho especies del genero *Psychotria*, en los Tuxtlas, Veracruz, México, Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM. 203 pp.
- Pélissier, R. 1998. Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest. *Journal of Tropical Ecology* 14:1-16.
- Pennington, T.D. & J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México; manual para la identificación de las principales especies. Segunda edición. Fondo de Cultura Económica. México. 521 p.
- Pielou, E. C. 1960. A Single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. *Journal of Ecology*. 48:575-548.
- Piñero, D. 1976. La distribución de las plantas en el espacio y su importancia en los estudios de ecología vegetal. *Biología*, 1-4:19-25.
- Ramos, G. C. 2000. Remoción de semillas como factor de estructuración de poblaciones de plantas: el caso de *Brosimum costaricanum* Liebmann y *Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith en la Región Lacandona, México. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, UMSNH, México. 62 pp.

- Reich, R. M. & R. Davis. 1998. Quantitative Spatial Analysis (Notas para el curso NR/ST 523). Colorado State University, Colorado, Pp. 419.
<http://www.stat.colostate.edu/~rdavis/protected/manual.pdf>
- Richards, P. W. 1996. The tropical rain forest. Segunda edición. Cambridge University Press. United Kingdom. Great Britain. 575 p.
- Ricklefs, R. E. & D. Schluter. 1993. Eds. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. The University of Chicago press, Chicago Illinois, USA. 416 p.
- Rodríguez-Velázquez J., E. 1994. Efecto del mosaico de regeneración y la densidad sobre la remoción post-dispersión de las diásporas de la palma tropical *Astrocarium mexicanum* Liebm. Tesis de licenciatura, UNAM.
- Schluter, D. & R. E. Ricklefs. 1993. Species diversity an introduction to the problem. 1-10 p. En Ricklefs R. E. y D. Schluter. Eds. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. The University of Chicago press, Chicago Illinois, USA.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez, y S. Sánchez-Beltrán. 1995. Soils and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, Southeast México. En: Sigmarankir, D. Ed. Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soil (ISSS-AISS-IBG). Mulawarman University Press. Indonesia. 40-58.
- Sokal, R. & Rohlf R. 1997. Biometry. W.H. freeman & Co. New York, USA. 776 pp.
- Sterner, R. W., Ribic C. A. & G. E. Schatz. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology* 74:621-633.
- Strasberg, D. 1996. Diversity, size composition and spatial aggregation among tree on a 1-ha rain forest plot at La Réunion, *Biodiversity and Conservation* 5:825-890.

- Suazo, O. I. 1998. Aspectos ecológicos de la especie invasora *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Polipodiaceae) en una selva húmeda de la región de Chajul, Chiapas, México. Tesis de maestría, Facultad de Biología, UMSNH, México. 114 pp.
- Thorington, W. W., Tannenbaum, B., Tarak. A. & R. Rudran. 1992. Distribución de los árboles de Barro Colorado: una muestra de cinco hectáreas. En: Leigh, E., R. A. Rand., D. M. Winsor Eds. Ecología de un bosque tropical; ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Smithsonian Institution. 129-140.
- Tilman, D. & S. Pacala. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. 13-26 pp. En: Ricklefs R. E. y D. Schluter. Eds. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago press, Chicago Illinois, USA.
- Tron, D. 2000. Competition and the effect of spatial resource heterogeneity on evolutionary diversification. *The American Naturalist* 155:790-803.
- Valle-Domenech, J. A. 2000 Análisis estructural de una hectárea de selva alta perennifolia en el monumento natural Yaxchilan (Chiapas), México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 99 pp.
- Van Schaik, C. P., Terborg J. W., & S. J. Wright. 1993. The phenology of tropical forest: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematic* 24:353-377.
- Vásquez-Sánchez. M. A. & M. A. Ramos. 1992. Reserva de la Biósfera Montes azules, Selva Lacandona: Investigaciones para su conservación. Centro de estudios para la conservación de los recursos naturales, A. C. San Cristóbal de las Casas, Chiapas. México. Publicaciones especiales Ecosfera 1. 436 pp.
- Webb E. L. & S. Fa'aumu. 1999. Diversity and structure of tropical rain forest of Tutuila. American Samoa: effects of site age and substrate. *Plant Ecology*. 144: 257-274.

Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*.
70:536-538.

Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*. 3:385-397.

Zar, H. J. 1984 *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall International Editions. Second Edition.
Englewood, New Jersey. USA

Anexo 1. Patrones de distribución espacial de árboles en bosques tropicales Lieberman M. Y D. Lieberman (1994) modificado. Segunda columna es; área de parcelas en hectáreas, densidad (por unidad de área), riqueza de especies, criterio de censo (DAP) diámetro a la altura del pecho respectivamente. Ente paréntesis aparece la relación de poblaciones al azar contra aquellas con distribución agregada. Asterisco significa falta de datos.

Sitio	Área parcelas, Riqueza de especies Densidad y Criterio de censo	Criterios de análisis	Resultados	Fuente
Malasia Low Dipterocarp Forest, Jengka	20.6 134.4 375 ≥ 29 cm	Las 6 especies más abundantes	6 Azar 7 Agregados 0 Regular	(0.85) Poore 1966 <i>in</i> Lieberman y Liedermna 1994
West Sarawak, Malasia Mixed Dipterocarp Forest	2.9 376 (*) ≥ 19 cm	Las 13 especies más abundantes	7 Azar 8 Agregados 0 Regular	(0.87) Ashton 1969 <i>in</i> Lieberman y Liedermna 1994
Panamá Lowland Moist Forest	1.5 2712.8 130 ≥ 2.5 cm	Todas las especies	4 Azar 11 Agregados 0 Regular	(0.36) Lang et al 1971 <i>in</i> Lieberman y Liedermna 1994
Costa Rica Lowland Dry Forest	13.4 1185.7 135 ≥ 2 cm	Todas las especies con >= 2 individuos	17 Azar 44 Agregados 0 Regular	(0.38) Hubbell 1979 <i>in</i> Lieberman y Liedermna 1994
Ghana Lowland Dry Forest	0.36 2671.4 15 ≥ 3 m Altura	Por chupones de las raíces	6 Azar 8 Agregados 1 Regular	(0.75) Lieberman D. 1979 <i>in</i> Lieberman y Liedermna 1994
Panamá Lowland Moist Forest	5.0 171.2 112 ≥ 19 cm	63 spp.	37 Azar 26 Agregados 0 Regular	(1.42) Thorington 1982 <i>in</i> Lieberman y Liedermna 1994
Sarawak, Malasia Kerangas (heath) forest	19.2 836.6 343 ≥ 9.7 cm	Regeneración en claros de la selva	34 Azar 30 Agregados 0 Regular	(1.13) Newbery et al 1986 <i>in</i> Lieberman y Liedermna 1994
Costa Rica Lowland wet forest	12.4 446.0 269 ≥ 10 cm	Heterogeneidad topográfica	85 Azar 13 Agregados 5 Regular	(4.5) Lieberman y Liedermna 1994
México, Bonampak Selva alta perennifolia	4 X 0.25 4936 267 ≥ 3.3 cm	Especies con mas de 20 ind.	15 Azar 1 Regular	Meave, 1983

México, Los Tuxtlas Selva alta perennifolia	0.2 35030 580 ≥ 5 cm 1.2	Especies con mas de 25 individuos en selva madura	12 Azar 6 Agregada	(0.16)	Carabias 1979
Tailandia Lowland wet forest	580 ramas 31.6 ≥ 10 cm 50	Especies con mas de 5 individuos por parcela	2 Azar 17 Agregados 4 Regular	(0.11)	Webb & Fa'aumu.1994
Malasia (península), Pasoh Topical rain forest	335,240 814 ≥ 1 cm 50	Especies con mas de 2 individuos por hectárea.	Azar o regular: 10,18,17 y 11 Agregados: 16, 21, 14 y 2 (0.62),(0.85), (1.21) y (5.5)		Okuda <i>et al.</i> 1997
Malasia (península) Pasoh Tropical rain forest	334,077 825 ≥ 1 cm 1	Especies con mas de 5 ind/50ha. spp raras y comunes, respectivamente.	103,42 Azar 116, 483 Agregado 1, 0 Regular	(0.88) y (0.08)	He <i>et al.</i> 1997
México, Bonampak Selva húmeda	4913 208 ≥ 1 cm 10	Especies con 25 individuos o más por hectárea.	6 Azar 23 Agregados	(0.26)	Valle-Domenech 2000
USA Isla St. John	* * ≥ 10 cm 13	*	3 Azar 12 Agregado	(0.25)	Armesto <i>et al.</i> 1986
Madagascar, Berenty Topical rain forest	182 * ≥ 10 cm 17	*	10 Agregado		Armesto <i>et al.</i> 1986
Guyana Francesa, Saül Topical rain forest	627 * ≥ 10 cm 50	*	1 Azar 8 Agregado	(0.125)	Armesto <i>et al.</i> 1986
Panamá, Isla de Barro Colorado Topical rain forest	229071 299 ≥ 1 cm 50	Todas las especies, tres tamaños de circulo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).	a) 149, 147, 136 b) 34, 36, 47	(0.23, 0.24, 0.35)	Condit <i>et al.</i> 2000
Malasia, Pasoh Topical rain forest	320382 818 ≥ 1 cm 52	Todas las especies, tres tamaños de circulo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).	a) 433, 413, 395 b) 102, 122, 140	(0.24, 0.30, 0.35)	Condit <i>et al.</i> 2000
Malasia (Borneo), Lambir Topical rain forest	366021 1174 ≥ 1 cm	Todas las especies, tres tamaños de circulo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).	a) 653, 652, 643 b) 119, 120, 129	(0.18, 0.18, 0.20)	Condit <i>et al.</i> 2000

Tailandia, Huai Kha Khaeng Topical rain forest	50	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).	a) 77, 74, 71 b) 18, 21, 24	(0.23, 0.28, 0.34)	Condit <i>et al.</i> 2000
	81145				
India, Mudumalai Topical rain forest	248	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).	a) 22, 21, 22 b) 3, 4, 3	(0.14, 0.19, 0.14)	Condit <i>et al.</i> 2000
	≥ 1 cm				
Sri Lanka, Shinharaja Topical rain forest	50	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).	a) 156, 155, 155 b) 2, 3, 3	(0.01, 0.02, 0.02)	Condit <i>et al.</i> 2000
	25306				
Panamá, Isla de Barro Colorado Topical rain forest	72	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).	a) 41, 40, 40 b) 38, 39, 39	(0.93, 0.98, 0.98)	Condit <i>et al.</i> 2000
	≥ 1 cm				
Malasia (península), Pasoh Topical rain forest	25	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).	a) 46, 64, 56 b) 118, 100, 108	(2.57, 1.56, 1.93)	Condit <i>et al.</i> 2000
	206227				
Malasia, Lambir Topical rain forest	203	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).	a) 72, 82, 80 b) 83, 73, 75	(1.15, 0.89, 0.94)	Condit <i>et al.</i> 2000
	≥ 1 cm				
Tailandia, Huai Kha Khaeng Topical rain forest	50	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).	a) 34, 36, 36 b) 16, 14, 14	(0.47, 0.39, 0.39)	Condit <i>et al.</i> 2000
	229071				
India, Mudumalai Topical rain forest	299	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).	a) 17, 17, 16 b) 3, 3, 4	(0.18, 0.18, 0.25)	Condit <i>et al.</i> 2000
	≥ 10 cm				
Sri Lanka, Shinharaja Topical rain forest	50	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).	a) 47, 55, 54 b) 28, 20, 21	(0.60, 0.36, 0.39)	Condit <i>et al.</i> 2000
	320382				
India, Mudumalai Topical rain forest	818	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).			
	≥ 10 cm				
Sri Lanka, Shinharaja Topical rain forest	52	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).			
	366021				
India, Mudumalai Topical rain forest	1174	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).			
	≥ 10 cm				
Sri Lanka, Shinharaja Topical rain forest	50	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).			
	81145				
India, Mudumalai Topical rain forest	248	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).			
	≥ 10 cm				
Sri Lanka, Shinharaja Topical rain forest	50	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).			
	25306				
India, Mudumalai Topical rain forest	72	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).			
	≥ 10 cm				
Sri Lanka, Shinharaja Topical rain forest	25	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).			
	206227				
India, Mudumalai Topical rain forest	203	Todas las especies, tres tamaños de círculo (0-10, 10-20,20-30 m). Agregadas (a), azar ó regular (b).			
	≥ 10 cm				

Anexo 2. Las 44 especies involucradas en el estudio, familia y autor, su abundancia por Unidad Ambiental más menos error estándar y entre paréntesis máximos y mínimos de densidad individuos 0.5ha⁻¹, “* “ significa especie ausente en la unidad ambiental.

Especie	Familia	Autor	Lomerío bajo	Planicie Aluvial	Sierra Cárstica	Terraza Inundable	Abundancia
<i>Acacia cornigera</i>	LEGUMINOSAE	(L.) Willd.	*	*	8+ 0(8-8)	*	8
<i>Ampelocera hottlei</i>	ULMACEAE	(Standl.) Standl.	13.3+3.41 (6-27)	15+ 3.4 (10-19)	*	13+0 (13-13)	98
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	APOCYNACEAE	Müll. Arg.	*	*	6+0 (6-6)	*	6
<i>Bauhinia glabra</i>	LEGUMINOSAE	Jacq.	*	*	7+0 (7-7)	*	7
<i>Bravaisia integerrima</i>	ACANTHACEAE	(Spreng.) Standl.	*	*	*	17+2.2 (12-22)	34
<i>Brosimum alicastrum</i>	MORACEAE	Sw.	9+1.06 (5-13)	*	12+0 (12-12)	7+0 (7-7)	55
<i>Brosimum costaricanum</i>	MORACEAE	Liebm.	11+1.1 (6-15)	*	*	*	44
<i>Bursera simaruba</i>	BURSERACEAE	(L.) Sarg.	*	*	6+0 (6-6)	*	6
<i>Calophyllum brasiliense</i>	GUTTIFERAE	Cambess.	15+3.13 (8-22)	*	*	*	30
<i>Cecropia obtusifolia</i>	CECROPIACEAE	Bertol.	*	*	*	6 +0 (6-6)	6
<i>Cecropia peltata</i>	CECROPIACEAE	L.	*	*	7+0 (7-7)	9+0 (9-9)	16
<i>Chrysobalanus sp.</i>	CHRYSOBALANACEAE	L.	6+0 (6-6)	*	*	*	6
<i>Cupania dentata</i>	SAPINDACEAE	DC.	15.5+1.1 (13-18)	*	*	*	6
<i>Cymbopetalum mayanum</i>	ANNONACEAE	Lundell	7 +0 (7-7)	6+0 (6-6)	*	*	31
<i>Cymbopetalum penduliflorum</i>	ANNONACEAE	(Dunal) Baill.	8 +0.4 (7-9)	*	*	*	13
<i>Cymbopetalum sp.</i>	ANNONACEAE	Benth.	5 +0 (5-5)	*	*	*	16
<i>Cynometra oaxacana</i>	LEGUMINOSAE	Brandegge	*	*	6 +0 (6-6)	*	5
<i>Dialium guianense</i>	LEGUMINOSAE	(Aubl.) Sandwith	39.2 +4.55(18-55)	16 +1.32 (12-21)	*	6 +0 (6-6)	211
<i>Dracaena americana</i>	AGAVACEAE	Donn. Sm.	*	*	6 +0 (6-6)	*	6
<i>Guarea glabra</i>	MELIACEAE	Vahl	12.5+1.98 (5-22)	20.5 +6.03 (7-34)	7 + 0.84 (5-9)	*	105
<i>Guarea grandifolia</i>	MELIACEAE	DC.	18 + 0 (18-18)	8 + 0 (8-8)	*	*	26
<i>Heliocarpus apendiculatus</i>	TILIACEAE	(Turcz.) Sprague	*	*	12+1.78 (8-16)	*	24
<i>Lacistema aggregatum</i>	LACISTEMACEAE	(P.J. Bergius) Rusby	6+0 (6-6)	*	*	*	6
<i>Licania platypus</i>	CHRYSOBALANACEAE	(Hemsl.) Fritsch	12+0 (12-12)	9+0 (9-9)	*	*	21
<i>Lonchocarpus cruentus</i>	LEGUMINOSAE	Lundell	*	*	*	8+0 (8-8)	8
<i>Malmea depressa</i>	ANNONACEAE	(Baill.) R.E. Fr.	*	*	*	15 +0 (15-15)	15
<i>Manilkara zapota</i>	SAPOTACEAE	(L.) P. Royen	*	*	14.5+2.45 (9-20)	*	29

<i>Mortoniodendron sp.</i>	TILIACEAE	Standl. & Steyerl.	*	*	5+0 (5-5)	*	5
<i>Myriocarpa yzabalensis</i>	URTICACEAE	(Donn. Sm.) Killip	6+0 (6-6)	*	*	*	6
<i>Nectandra reticulata</i>	LAURACEAE	(Ruiz & Pav.) Mez	*	6+0 (6-6)	*	*	6
<i>Pachira aquatica</i>	BOMBACACEAE	Aubl.	6+0 (6-6)	*	*	*	6
<i>Platymiscium yucatanum</i>	LEGUMINOSAE	Standl.	6+0 (6-6)	*	*	*	6
<i>Posoqueria latifolia</i>	RUBIACEAE	(Rudge) Roem. & Schult.	*	9+0 (9-9)	*	*	9
<i>Pouteria durlandii</i>	SAPOTACEAE	(Standl.) Baehni	*	*	9+0 (9-9)	*	9
<i>Protium copal</i>	BURSERACEAE	(Schltdl. & Cham.) Engl.	*	*	11+0 (11-11)	6+0 (6-6)	11
<i>Quararibea funebris</i>	BOMBACACEAE	(La Llave) Vischer	*	24+0 (24-24)	*	*	11
<i>Sapium nitidum</i>	EUPHORBIACEAE	(Monach.) Lundell	*	*	*	7+0 (7-7)	53
<i>Spondias radlkoferi</i>	ANACARDIACEAE	Donn. Sm.	8+0 (8-8)	13+2.23 (8-18)	*	9.5+2.73 (7-12)	6
<i>Styrax glabrescens</i> var. <i>glabrescens</i>	STYRACACEAE	Benth.	*	6+0 (6-6)	*	*	5
<i>Tabebuia rosea</i>	BIGNONIACEAE	(Bertol.) A. DC.	*	*	*	5+0 (5-5)	7
<i>Talauma mexicana</i>	MAGNOLIACEAE	(DC.) G. Don	*	7+0 (7-7)	*	*	7
<i>Terminalia amazonia</i>	COMBRETACEAE	(J.F. Gmel.) Exell	7+0 (7-7)	*	*	*	5
<i>Virola koschnyi</i>	MYRISTICACEAE	Warb.	*	6+0 (6-6)	*	*	12
<i>Wimmeria bartlettii</i>	CELASTRACEAE	Lundell	*	*	10+0 (10-10)	*	10

Anexo 3. Poblaciones de árboles y su patrón espacial en las 14 parcelas dentro de la región de Chajul, Chiapas. Se muestra el nombre de la especie; enseguida la contracción del nombre de la especie y la contracción de la unidad ambiental con el número de sitio (CA=sierra cárstico, LO=lomerío bajo, IN=planicie de inundación, AL=terrazza aluvial), el patrón espacial en cada escala.

Especie	REFERENCIA	25m2	100m2	400m2
<i>Ampelocera hottlei</i>	AMHOLO2	Azar	Azar	Azar
<i>Ampelocera hottlei</i>	AMHOLO3	Azar	Azar	Azar
<i>Ampelocera hottlei</i>	AMHOLO4	Azar	Azar	Azar
<i>Brosimum alicastrum</i>	BRALLO1	Azar	Azar	Azar
<i>Brosimum alicastrum</i>	BRALLO2	Azar	Azar	Azar
<i>Brosimum alicastrum</i>	BRALLO4	Azar	Azar	Azar
<i>Brosimum alicastrum</i>	BRALLO5	Azar	Azar	Azar
<i>Brosimum costaricanum</i>	BRCOLO1	Azar	Azar	Azar
<i>Brosimum costaricanum</i>	BRCOLO2	Agregado	Agregado	Azar
<i>Brosimum costaricanum</i>	BRCOLO3	Agregado	Agregado	Agregado
<i>Brosimum costaricanum</i>	BRCOLO5	Azar	Azar	Agregado
<i>Calophyllum brasiliense</i>	CABRLO1	Azar	Azar	Agregado
<i>Calophyllum brasiliense</i>	CABRLO5	Agregado	Agregado	Agregado
<i>Chrysobalanus sp.</i>	CRspLO5	Azar	Azar	Azar
<i>Cupania dentata</i>	CUDELO1	Azar	Azar	Agregado
<i>Cupania dentata</i>	CUDELO5	Azar	Azar	Azar
<i>Cymbopetalum mayanum</i>	CYMALO2	Azar	Azar	Azar
<i>Cymbopetalum penduliflorum</i>	CYPELO3	Agregado	Azar	Azar
<i>Cymbopetalum penduliflorum</i>	CYPELO5	Azar	Azar	Azar
<i>Cymbopetalum sp.</i>	CYspLO5	Azar	Azar	Azar
<i>Dialium guianense</i>	DIGULO1	Agregado	Azar	Azar
<i>Dialium guianense</i>	DIGULO2	Azar	Azar	Agregado

<i>Dialium guianense</i>	DIGULO3	Agregado	Azar	Azar
<i>Dialium guianense</i>	DIGULO5	Azar	Azar	Agregado
<i>Guarea glabra</i>	GUGLLO1	Azar	Azar	Azar
<i>Guarea glabra</i>	GUGLLO2	Azar	Azar	Azar
<i>Guarea glabra</i>	GUGLLO3	Azar	Azar	Agregado
<i>Guarea glabra</i>	GUGLLO4	Azar	Agregado	Agregado
<i>Guarea grandifolia</i>	GUGRLO3	Agregado	Agregado	Azar
<i>Lacistema aggregatum</i>	LAAGLO1	Azar	Azar	Azar
<i>Licania platypus</i>	LIPLLO4	Azar	Azar	Agregado
<i>Myriocarpa yzabalensis</i>	MYYSLO4	Azar	Agregado	Agregado
<i>Pachira aquatica</i>	PAACLO4	Azar	Azar	Azar
<i>Platymiscium yucatanum</i>	PLYULO4	Azar	Azar	Azar
<i>Spondias radlkoferi</i>	SPRALO3	Azar	Azar	Azar
<i>Terminalia amazonia</i>	TEAMLO1	Azar	Azar	Azar
<i>Ampelocera hottlei</i>	AMHOIN3	Azar	Agregado	Agregado
<i>Brosimum alicastrum</i>	BRALIN3	Azar	Agregado	Agregado
<i>Bravaisia intergerrima</i>	BRININ2	Azar	Azar	Azar
<i>Bravaisia intergerrima</i>	BRININ3	Azar	Azar	Azar
<i>Cecropia obtusifolia</i>	CEOBIN2	Agregado	Agregado	Azar
<i>Cecropia peltata</i>	CEPEIN1	Agregado	Agregado	Agregado
<i>Dialium guianense</i>	DIGUIN1	Azar	Azar	Azar
<i>Lonchocarpus cruentus</i>	LOCAIN1	Azar	Azar	Azar
<i>Malmea depressa</i>	MADEIN3	Agregado	Azar	Agregado
<i>Protium copal</i>	PRCOIN2	Azar	Azar	Azar
<i>Sapium nitidum</i>	SANIIN2	Azar	Azar	Agregado

<i>Spondias radlkoferi</i>	SPRAIN1	Azar	Azar	Azar
<i>Spondias radlkoferi</i>	SPRAIN2	Azar	Azar	Azar
<i>Tabebuia rosea</i>	TAROIN2	Agregado	Agregado	Agregado
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	ASMECA3	Agregado	Agregado	Agregado
<i>Bauhinia glabra</i>	BAGLCA2	Agregado	Agregado	Agregado
<i>Brosimum alicastrum</i>	BRALCA2	Azar	Azar	Agregado
<i>Bursera simaruba</i>	BUSICA1	Azar	Azar	Agregado
<i>Cecropia peltata</i>	CEPECA3	Agregado	Agregado	Agregado
<i>Cynometra oaxacana</i>	CYOACA2	Azar	Azar	Azar
<i>Dracaena americana</i>	DRAMCA3	Azar	Azar	Azar
<i>Guarea glabra</i>	GUGLCA2	Agregado	Agregado	Agregado
<i>Guarea glabra</i>	GUGLCA3	Azar	Azar	Azar
Especie	REFERENCIA	25m2	100m2	400m2
<i>Heliocarpus mexicanum</i>	HEMECA1	Agregado	Agregado	Agregado
<i>Heliocarpus mexicanum</i>	HEMECA2	Agregado	Agregado	Agregado
<i>Manilkara zapota</i>	MAZACA1	Azar	Azar	Azar
<i>Manilkara zapota</i>	MAZACA2	Azar	Agregado	Azar
<i>Mortonioidendron sp</i>	MOspCA3	Agregado	Azar	Azar
<i>Pouteria durlandii</i>	PODUCA2	Agregado	Agregado	Agregado
<i>Protium copal</i>	PRCOCA2	Azar	Agregado	Agregado
<i>Wimmeria bartlettii</i>	WIBACA1	Azar	Azar	Azar
<i>Acacia cornigera</i>	ACCOCA2	Azar	Agregado	Agregado
<i>Ampelocera hottlei</i>	AMHOAL2	Agregado	Azar	Azar
<i>Cymbopetalum mayanum</i>	CYMAAL1	Azar	Azar	Azar
<i>Dialium guianense</i>	DIGUAL1	Azar	Azar	Azar

<i>Dialium guianense</i>	DIGUAL2	Azar	Azar	Azar
<i>Dialium guianense</i>	DIGUAL3	Azar	Azar	Azar
<i>Guarea glabra</i>	GUGLAL1	Azar	Azar	Azar
<i>Guarea glabra</i>	GUGLAL2	Azar	Azar	Azar
<i>Guarea grandifolia</i>	GUGRAL2	Azar	Azar	Azar
<i>Licania platypus</i>	LIPLAL3	Azar	Azar	Azar
<i>Nectandra reticulata</i>	NEREAL1	Azar	Azar	Azar
<i>Posoqueria latifolia</i>	POLAAL3	Azar	Azar	Azar
<i>Quararibea funebris</i>	QUFUAL2	Azar	Azar	Azar
<i>Spondias radlkoferi</i>	SPRAAL1	Azar	Azar	Agregado
<i>Spondias radlkoferi</i>	SPRAAL2	Azar	Azar	Azar
<i>Stirax glabrescens</i> var. <i>glabrescens</i>	STGLAL1	Azar	Azar	Azar
<i>Talauma mexicana</i>	TAMEAL1	Azar	Agregado	Azar
<i>Virola koschnyi</i>	VIKOAL1	Azar	Azar	Azar
<i>Virola koschnyi</i>	VIKOAL2	Azar	Azar	Azar
<i>Ampelocera hottlei</i>	AMHOAL1	Azar	Azar	Azar
<i>Ampelocera hottlei</i>	AMHOAL3	Azar	Azar	Azar

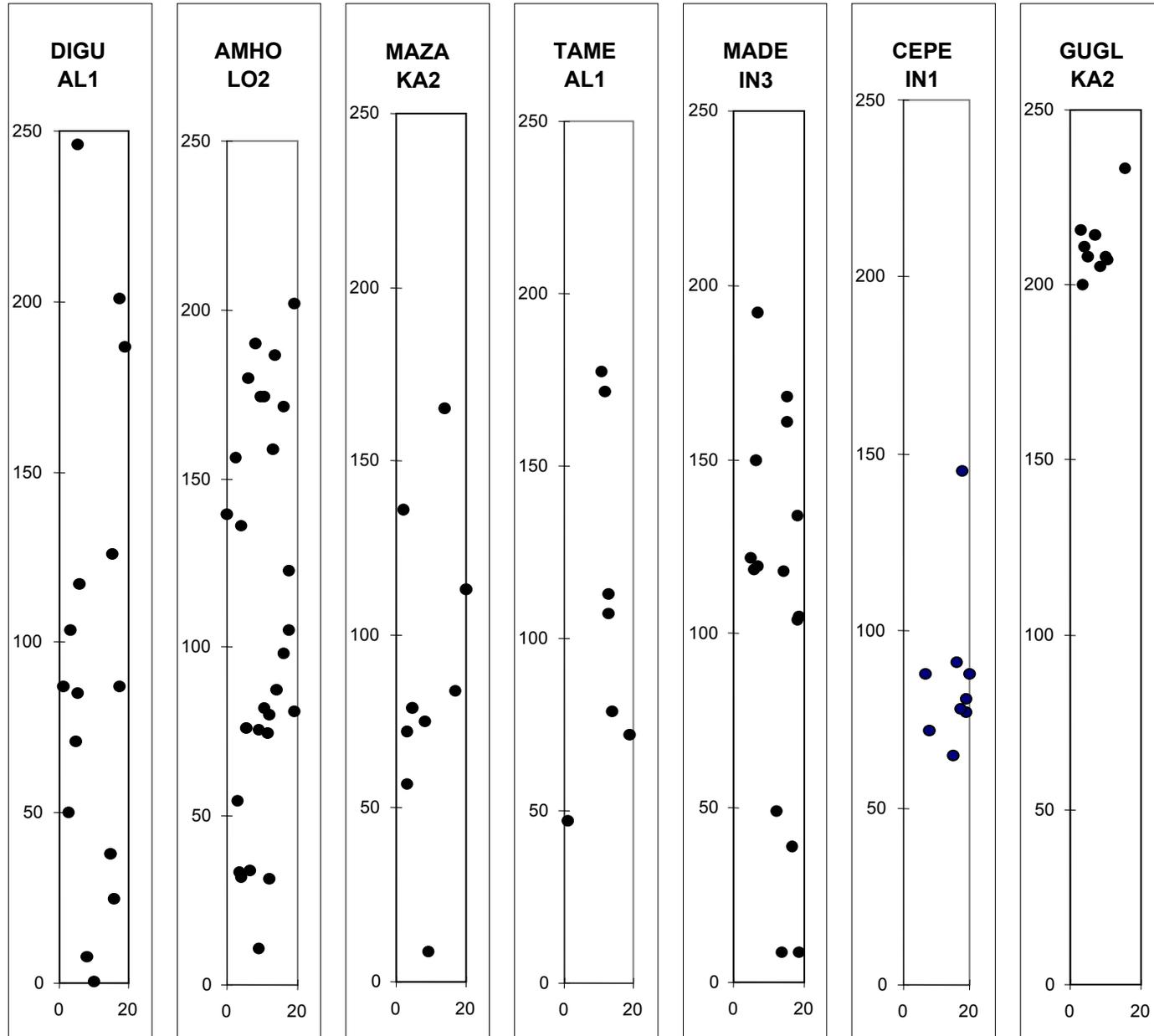
Anexo 4. Mapas de distribución espacial de algunas especies con combinaciones distintas de patrón espacial en las tres escalas de análisis.

Az-Az-Az

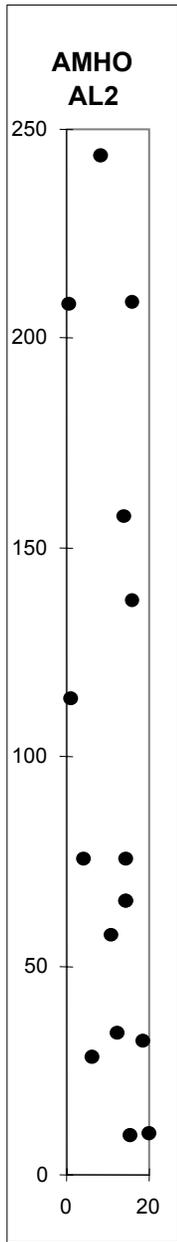
Az-Ag-Az

Ag-Az-Ag

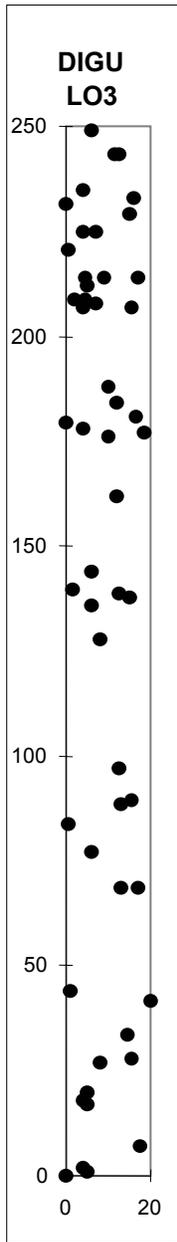
Ag-Ag-Ag



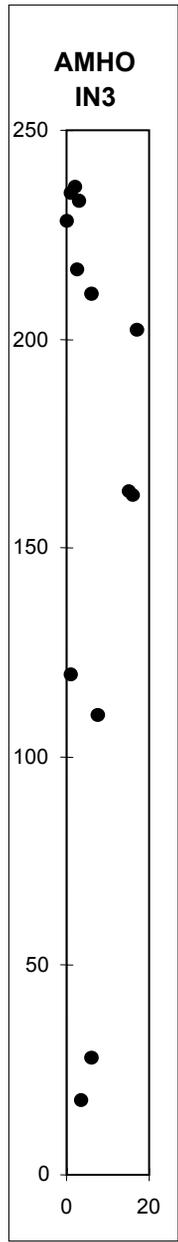
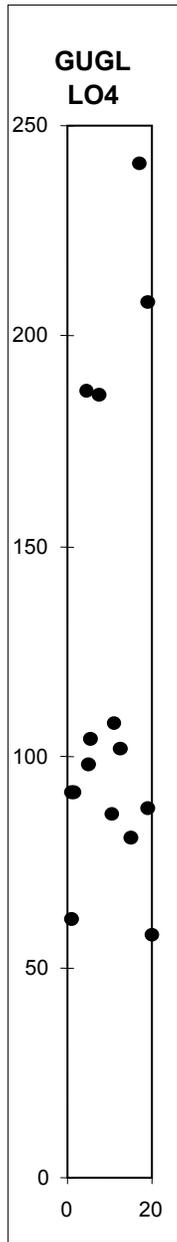
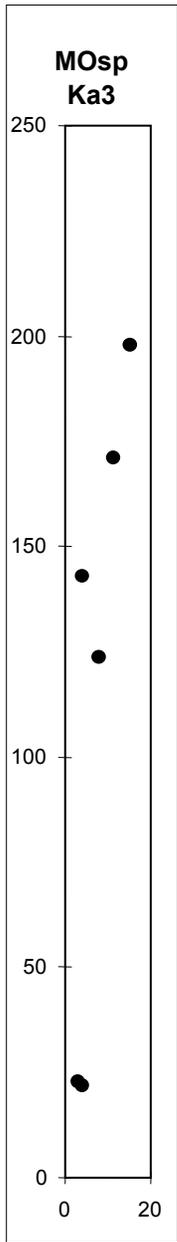
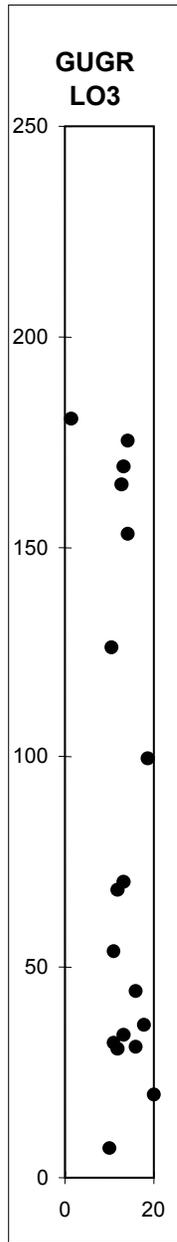
Ag-Az-Az



Ag-Ag-Az



Az-Ag-Ag



Az-Az-Ag

