

**UNIVERSIDAD AUTONOMA CHAPINGO**

**DIVISION DE CIENCIAS FORESTALES**

**PROGRAMA DE POSGRADO**

**ESTRATIFICACION VERTICAL DE UNA SELVA MEDIANA  
SUBPERENNIFOLIA EN SAN FELIPE BACALAR,  
QUINTANA ROO**

**T E S I S**

Presentada como Requisito Parcial  
para Obtener el Grado de  
**MAESTRO EN CIENCIAS**

**P O R**

**VICENTE SANCHEZ MONSALVO**

**CHAPINGO, MEXICO  
1993**



DIRECCION ACADEMICA  
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES  
OFICINA DE EXAMENES PROFESIONALES

DX 63797  
-102889

Cil



Esta tesis fue realizada bajo la dirección del Comité Asesor indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el Grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS FORESTALES

PRESIDENTE: \_\_\_\_\_

DR. FRANCISCO J. ZAMUDIO SANCHEZ

ASESOR: \_\_\_\_\_

DR. AURELIO FERROS GONZALEZ

A.27929

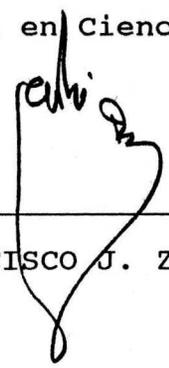
ASESOR: \_\_\_\_\_

DR. ENRIQUE SERRANO GALVEZ

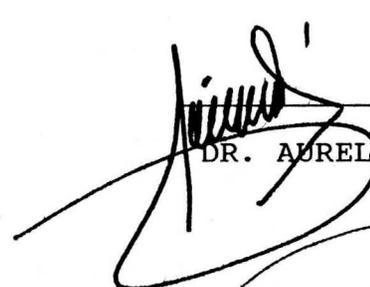
Chapingo, Méx., octubre de 1993

El jurado del Examen de Grado de Maestría en Ciencias Forestales,  
estuvo constituido por:

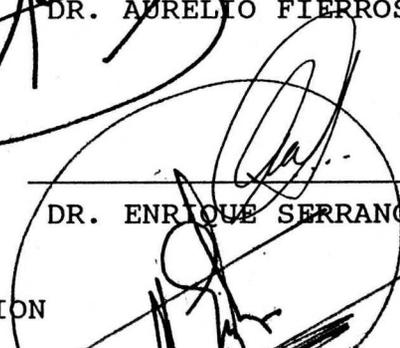
PRESIDENTE:

  
\_\_\_\_\_  
DR. FRANCISCO J. ZAMUDIO SANCHEZ

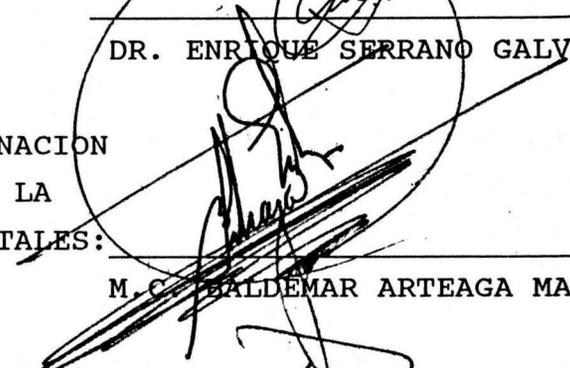
ASESOR:

  
\_\_\_\_\_  
DR. AURELIO FIERROS GONZALEZ

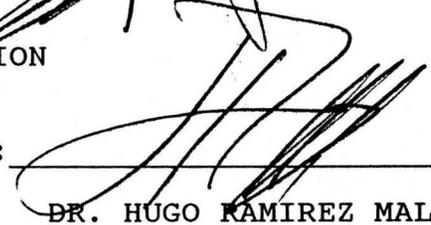
ASESOR:

  
\_\_\_\_\_  
DR. ENRIQUE SERRANO GALVEZ

REPRESENTANTE DE LA COORDINACION  
DE ESTUDIOS DE POSGRADO DE LA  
DIVISION DE CIENCIAS FORESTALES:

  
\_\_\_\_\_  
M.C. BALDEMAR ARTEAGA MARTINEZ

REPRESENTANTE DE LA COORDINACION  
DE ESTUDIOS DE POSGRADO DE LA  
UNIVERSIDAD AUTONOMA CHAPINGO:

  
\_\_\_\_\_  
DR. HUGO RAMIREZ MALDONADO

Cada uno de los cuales revisó y aprobó la Tesis presentada

Chapingo, Méx., noviembre de 1993

DEDICATORIA

A LA MEMORIA DE MI PADRE

MARIANO SANCHEZ ROMERO

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Francisco J. Zamudio Sánchez por su valiosa participación como director de este trabajo, por sus enseñanzas, su confianza y sobre todo, por su amistad.

Al MC Fernando Patiño Valera, director del Centro de Investigación de la Región Sureste del INIFAP, Biol. Javier Chavelas Pólito, Jefe del Campo Experimental San Felipe Bacalar por facilitar la base de datos, la cual fue proporcionada a través del MC Juan Carlos Escoto Prado con quien me encuentro en deuda por su amistad incondicional.

Al Dr. Heriberto Román Ponce, director del Centro de Investigación de la Región Golfo Centro, INIFAP.

Al Dr. Aurelio Fierros Gonzalez por sus comentarios y aportaciones al presente trabajo.

## CONTENIDO

CAPITULO	PAGINA
INDICE DE FIGURAS.....	i
INDICE DE CUADROS.....	iii
RESUMEN.....	vi
SUMMARY.....	vii
1. INTRODUCCION.....	1
2. OBJETIVOS.....	3
3. ANTECEDENTES.....	4
3.1. La Estratificación Vertical De Selvas.....	4
3.2. La Técnica Multivariada.....	6
3.2.1. La Distribución Normal Multivariada.....	6
3.2.2. Valores y Vectores Característicos.....	7
3.3. El Análisis De Componentes Principales.....	8
3.4. Los Métodos De Agrupamiento.....	10
3.5. El Método De Agrupamiento Disjunto.....	13
4. METODOLOGIA.....	15
4.1. Localización y Descripción Del Area De estudio.....	15
4.2. La Base De Datos.....	16
4.3. Análisis De La Información.....	17
4.3.1. Estratificación(Supuestos y Fundamentos).....	17
4.3.2. Estratificación De Individuos.....	19
4.3.3. Estratificación Vertical De Especies.....	21
4.3.3.1. Crecimiento Máximo De La Curva.....	25
4.3.4. Distribución Vertical De Las Especies.....	28

CAPITULO	PAGINA
4.3.4.1. Índice De Dominancia Vertical (IDV).....	30
5. RESULTADOS Y DISCUSION PRELIMINAR.....	33
5.1. Composición Florística.....	33
5.2. Selección De Variables Para El Agrupamiento.....	35
5.2.1. Análisis De Correlación.....	36
5.2.2. Análisis De Componentes Principales.....	37
5.3. Análisis De Componentes Principales.....	39
5.4. Agrupamiento.....	40
5.4.1. Estratificación De Individuos.....	44
5.4.2. Composición Florística Por Estratos.....	51
5.5. Estratificación De Especies.....	54
5.5.1. Distribución Weibull De La Variable Altura Total.....	56
5.5.1.1. Estimación De Parámetros De La Distribución Weibull.....	57
5.5.1.2. Tasas De Crecimiento De La Distribución Weibull.....	61
5.6. Distribución Vertical De Las Especies.....	67
6. DISCUSION.....	74
6.1. Composición Florística.....	74
6.1.1. Breve Historia Del Area De Estudio.....	74
6.1.2. Composición Florística Del Area Estudiada.....	75
6.1.2.1. Vegetación Secundaria.....	77
6.2. Especies Utiles y Comerciales.....	79
6.3. Estratificación.....	80
6.4. Caracterización De Especies.....	91
6.5. El Índice De Dominancia Vertical Como Herramienta Silvícola.....	101

CAPITULO

PAGINA

7. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....106

8. LITERATURA CITADA.....109

9. APENDICES.....113

## INDICE DE FIGURAS

FIGURA	PAGINA
1. VALORES DE K Y NUMERO DE GRUPOS MODALES COMO RESULTADO DEL AGRUPAMIENTO JERARQUICO.....	41
2. DISTRIBUCION DE LOS GRUPOS UTILIZANDO LA RELACION ALTURA-DIAMETRO.....	43
3. HISTOGRAMAS DE FRECUENCIAS DE A) ALTURAS Y B) DIAMETROS.....	46
4. HISTOGRAMAS DE FRECUENCIAS DE A) VARIABLE COMBINADA Y B) PRIMER COMPONENTE PRINCIPAL.....	47
5. HISTOGRAMAS DE FRECUENCIAS DE A) ALTURAS Y B) DIAMETROS, POR GRUPOS.....	49
6. HISTOGRAMAS DE FRECUENCIAS DE A) PRIMER COMPONENTE PRINCIPAL Y B) VARIABLE COMBINADA, POR GRUPOS.....	50
7. ESPECIES EN QUE SE OBSERVO DEPRESION DE SU CURVA POSIBLEMENTE DEBIDO A CORTAS. A) CEDRO, B) MACHICHE.....	60
8. ALTURA EN QUE OCURRE LA TASA MAXIMA DE CRECIMIENTO DE LA PROPORCION DE INDIVIDUOS DE UNA ESPECIE.....	64
9. TASAS DE CRECIMIENTO MAXIMO DE LA PROPORCION PARA CADA ESPECIE ORDENADAS EN BASE A SU HMAX.....	65
10. ESPECIES ORDENADAS EN BASE A SU TASA MAXIMA DE CRECIMIENTO (TMCP).....	65
11. POSICION SOCIOLOGICA (PS) Y TASA MAXIMA DE CRECIMIENTO (TMCP) POR ESPECIE.....	66
12. LAS OCHO ESPECIES DOMINANTES EN CADA ALTURA.....	72

FIGURA	PAGINA
13. DISTRIBUCION DEL INDICE DE DOMINANCIA TOTAL EN CADA ALTURA.....	72
14. FRAGMENTACION DE LA SELVA EN MOSAICOS Y ESTRATOS EN DIFERENTES NIVELES JERARQUICOS.....	85
15. NUMERO DE CUADROS EN ARBOLES REPRESENTATIVOS DE LOS GRUPOS OBTENIDOS.....	86

## INDICE DE CUADROS

CUADRO	PAGINA
1. NUMERO DE ESPECIES DE CADA MUESTRA.....	33
2. NUMERO DE INDIVIDUOS DE LAS 30 ESPECIES MAS ABUNDANTES EN LA MUESTRA DE ARBOLES GRANDES.....	35
3. MATRIZ DE CORRELACIONES DE LAS VARIABLES INICIALES.....	37
4. RESULTADOS DEL ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES PARA 3 VARIABLES.....	39
5. CENTROIDES DE GRUPO Y DESVIACIONES ESTANDAR (DE).....	41
6. VALORES MINIMOS Y MAXIMOS DE LAS VARIABLES EN CADA GRUPO.....	42
7. LAS PRIMERAS 5 ESPECIES DOMINANTES DE CADA ESTRATO.....	53
8. CORRELACIONES TOTALES Y POR ESTRATO DE LAS VARIABLES ORIGINALES CON EL CP1.....	55
9. ESTIMACION DE PARAMETROS DE LA DISTRIBUCION WEIBULL PARA 54 ESPECIES.....	58
10. ESPECIES CON EL MAYOR INDICE DE DOMINANCIA VERTICAL EN CADA ALTURA.....	69
11. ABUNDANCIA DE ESPECIES SECUNDARIAS ENCONTRADAS EN LA MUESTRA TOTAL.....	78
12. ESPECIES EN QUE SE DETECTARON CORTAS, CLASIFI- CADAS POR GRUPO COMERCIAL.....	80

CUADRO	PAGINA
13. ALTURA MEDIA DE ESTRATOS DE TRES COMUNIDADES.....	81
14. LIMITES DE ALTURA (m) DE ESTRATOS EN SELVAS MEDIANAS SUBPERENNIFOLIAS DE LA PENINSULA DE YUCATAN.....	83
15. COMPARACION DE LOS LIMITES DE ESTRATOS (m) OBTENIDOS POR DIFERENTES CRITERIOS EN ESTE TRABAJO.....	88
16. COMPARACION DE PARAMETROS DE LAS ESPECIES DEL GRUPO I (HMAX= 0.10 - 0.85 M).....	91
17. COMPARACION DE PARAMETROS DE LAS ESPECIES DEL GRUPO II (HMAX= 1.14 - 1.99 M).....	94
18. COMPARACION DE PARAMETROS DE LAS ESPECIES DEL GRUPO III (HMAX= 2.16 - 2.44 M).....	95
19. COMPARACION DE PARAMETROS DE LAS ESPECIES DEL GRUPO IV (HMAX= 2.72 - 3.32 M).....	96
20. COMPARACION DE PARAMETROS DE LAS ESPECIES DEL GRUPO V (HMAX= 3.89 - 7.73 M).....	97
21. COMPARACION DE PARAMETROS DE LAS ESPECIES DEL GRUPO VI (HMAX > 9.48 M).....	97
22. RESUMEN DE PARAMETROS POR GRUPO ECOLOGICO.....	99
23. COMPARACION DEL INCREMENTO MEDIO ANUAL (IMA) EN DIAMETRO DE ALGUNAS ESPECIES, CON SUS PARAMETROS DERIVADOS DE LA WEIBULL.....	101

CUADRO

PAGINA

24. COMPARACION DE ABUNDANCIA DE REGENERACION DE  
ALGUNAS ESPECIES COMERCIALES DEL EJIDO NOHBEC  
Y LA ZONA IV (S.F. BACALAR).....104

## RESUMEN

Se analizó la estratificación vertical en 532 ha de selva del Campo Experimental "San Felipe Bacalar", Q. Roo, utilizándose una muestra de 130 sitios de 1000 m<sup>2</sup> cada uno. La identificación de los estratos se llevó a cabo mediante la técnica de agrupamiento multivariado, utilizando las variables altura total (AT), diámetro a la altura de pecho (DAP) y la variable combinada (AD2), la cual resulta de la multiplicación de AT por DAP<sup>2</sup>. Con el agrupamiento se identificaron 6 grupos, los cuales se correlacionaron significativamente con el primer componente principal, que representó cerca de un 75 % de la variación total en un análisis de componentes principales. Con el objeto de describir el paso de una especie a través de los estratos, se modeló la presencia de las mismas en cada metro de altura de la selva, mediante la función acumulativa de la distribución Weibull. Con la derivación de esta función se obtuvieron parámetros ecológicos que están ligados con el potencial de regeneración, forma biológica y posición sociológica de cada especie estudiada. Finalmente, se elaboró un índice de dominancia vertical (IDV), con el objeto de analizar la dinámica de las especies en cada metro de altura. Como resultado fueron 8 las especies con el mayor IDV: *Chrysophylla argentea* a 1 m de altura, *Piper* sp. entre 2 y 3 m, *Trichilia minutiflora* entre 4 y 5 m, *Sabal japa* entre 6 y 7 m, *Alseis yucatanensis* a 8 m, *Spondias mombin* entre 9 y 17 m, *Bourreria oxyphyllaria* a 19 m y *Cedrela odorata* entre 18 y 23 m de altura.

## SUMMARY

Vertical stratification from 532 hectares tropical forest at the "San Felipe Bacalar" Experiment Station, Quintana Roo, México, was analyzed with sample of 130 plots of 1000 m<sup>2</sup> each one. Strata identification was carried out by the multivariate clustering technique, using total height (AT), diameter at breast height (DAP) and de combined variate (AD2) wich results from the multiplication of AT times AD2<sup>2</sup>. With cluster analysis, six groups were identified, each significantly correlated with the first principal component, representing 75 % of total variation in a principal component analysis. With the object of desrcibing the species path through forest strata, the presence of species was modeled by the Weibull's cumulative distribucion function. From this function, ecology parameters were obtained wich are associated with potential regeneration, biologic form and vertical sociologic position of the studied species. Finally, a "vertical dominance index" (IDV) was produced to analyze species dominance in every height meter. As a result, eight species showed high IDV: resultado fueron 8 las especies con el mayor IDV: *Chrysophylla argentea* at 1 height meter, *Piper* sp. between 2 and 3 m, *Trichilia minutiflora* between 4 and 5 m, *Sabal japa* between 6 and 7 m, *Alseis yucatanensis* at 8 m, *Spondias mombin* between 9 and 17 m, *Bourreria oxyphyllaria* at 19 m y *Cedrela odorata* between 18 and 23 m height.

## 1. INTRODUCCION

En diversos estudios para analizar la estructura de las selvas se ha utilizado el término "estrato" para ubicar la posición sociológica de una planta dentro de una comunidad vegetal. Tales estratos se determinan de acuerdo a diferentes criterios, debido a que en varios casos existe dificultad para identificarlos. Por esta razón su existencia, de acuerdo con algunos autores, se considera irrelevante. Sin embargo, cuando se analiza la composición florística de las selvas, es común que dicho análisis se realice describiendo a las especies de acuerdo al estrato (o intervalo de altura) en dónde se encuentran con mayor frecuencia. Por lo tanto, la estratificación no sólo se refiere al arreglo vertical de los individuos sino también al de las especies que componen esta vegetación.

La estratificación de individuos y especies en los trópicos tiene un sentido funcional propiciado por un número de factores físicos y ambientales que permiten una alta diversidad de especies, tanto animales como vegetales, cohabitando en una misma área. En este sentido, podría decirse, de manera figurada, que la estratificación es la solución al problema de hacinamiento de formas vivientes que prosperan en este tipo de ecosistemas. Sin embargo, no siempre es posible detectar esta organización estratificada (en estado estable) de las selvas ya que, como en cualquier comunidad vegetal, la dinámica de crecimiento y la renovación constante de las mismas, en un momento dado puede confundir la estratificación. Desde este punto de vista, la estratificación podría interpretarse como la estructura meta que

tarde o temprano alcanzará una fracción de selva (o ecounidad) alterada.

Por lo tanto, la selva natural en realidad se presenta como un mosaico de piezas de diferente tamaño y en diferentes etapas de desarrollo, debidas a perturbaciones tanto naturales como humanas y, aunque la estratificación se da como un hecho, el problema se torna difícil cuando se pretende demostrar objetivamente que existen los estratos, primeramente como una estrategia del ecosistema para el aprovechamiento de la energía disponible y, en segundo lugar como estrategia de las especies para mantenerse exitosamente dentro de dicho ecosistema.

Por otro lado, las selvas son recursos naturales que el hombre utiliza para satisfacer algunas de sus necesidades. Sin embargo, los aprovechamientos forestales se realizan con pocos conocimientos técnicos respecto al funcionamiento del ecosistema que se explota. Los inventarios forestales en selvas son difíciles y consecuentemente costosos. Generalmente aportan poca información que pueda utilizarse para formular esquemas de corta o planes de manejo ya que no es posible obtener datos epidométricos en los mismos, de manera inmediata. Dada esta problemática, es necesario proponer nuevas metodologías y parámetros que ayuden al silvicultor o al manejador forestal a tomar decisiones para dirigir la masa forestal a niveles productivos, acordes con los requerimientos ecológicos de la misma. En teoría, manteniendo una estructura estratificada.

## 2.OBJETIVOS

En el presente estudio se analiza la estratificación de una selva a partir de la información proveniente de datos de inventario de la Zona IV del Campo Experimental "San Felipe Bacalar", mediante el uso de técnicas multivariadas y regresión no lineal. En base a los resultados de este análisis se propone una metodología para extraer más información sobre la dinámica de crecimiento de las especies que la conforman, a través de un muestreo temporal. Los objetivos son los siguientes:

1. Determinar la estratificación vertical de la población total de árboles de una selva, mediante una combinación de las técnicas de agrupamiento jerárquico y disjunto.
2. Comparar los criterios propuestos en este estudio con los criterios clásicos para determinar los estratos en selvas.
3. Estudiar las relaciones de las poblaciones de árboles a través de los estratos.
4. Estudiar la dinámica estructural de la comunidad mediante un análisis de la distribución de las especies a través de los estratos.

### 3. ANTECEDENTES

#### 3.1. LA ESTRATIFICACION VERTICAL DE SELVAS

La estratificación de selvas es un fenómeno que ha sido abordado por diversos autores y bajo diferentes enfoques. Smith (1973) señala que el término "estratificación" se ha usado para describir tres fenómenos distintos y muy relacionados a la vez: la estratificación vertical de la masa foliar, la estratificación vertical de individuos y la estratificación vertical de especies, planteando además la hipótesis de que el número de estratos aumenta a medida que decrece la latitud. Esto último es abordado por Terborgh (1985), quien estudió la relación que existe entre las características del dosel arbóreo y la distribución angular de las manchas de luz en los claros, desarrollando un modelo empírico que predice a qué altura se encuentra el segundo estrato.

Por otra parte, Hallé et al., (1978) sostienen que en la selva no hay estratos, definidos éstos como subdivisiones de la población total, sino que existen conjuntos horizontales de árboles, es decir, agregaciones en ciertos niveles, de árboles particularmente desarrollados, pero no para el total de la población. Sin embargo, estos autores afirman que aún cuando la existencia de los estratos, real o imaginaria, podría ser irrelevante, su definición arbitraria puede servir para estudiar la vegetación tropical.

Richards (1979), fue uno de los primeros en estudiar la estratificación de las selvas de una manera completa, a través

de histogramas de frecuencias de altura y de perfiles diagramáticos, éstos últimos realizados con mediciones exactas de la posición, altura total, altura y diámetro de copa y normal de todos los árboles encontrados en una franja-muestra de selva. Estos perfiles, con algunas modificaciones, han sido usados ampliamente para describir la estructura de las selvas de diferentes partes del mundo, sin embargo, su valor es principalmente ilustrativo (Richards, 1983).

Oldeman (1989), afirma que la selva tropical se muestra como un mosaico compuesto por piezas o trozos de selva (ecounidades) de diferentes tamaños y en diferentes etapas de desarrollo, por lo tanto se observa realmente una estratificación horizontal, dentro de la "ecounidad" constituida por "árboles del presente" (que han alcanzado su altura máxima) (Hallé, et al., 1978). La estratificación vertical o la "arquitectura escalonada" de la selva (Oldeman, 1989) está determinada por ecounidades de diferentes tamaños adyacentes. Una ecounidad se define como aquella superficie en la que se ha iniciado un desarrollo de la vegetación, en la cual la arquitectura, el funcionamiento ecofisiológico y la composición de especies se ordenan mediante un conjunto de árboles que se comporta como un sistema, el cual pasa a través de diferentes fases de desarrollo (Oldeman, 1989).

Actualmente, la definición de estratos se ha realizado de acuerdo a la técnica propuesta por Richards (1979). Pero es posible hacer esta diferenciación utilizando métodos multivariados. Por ejemplo, Arriaga y Sarukhán (1988), para detectar niveles de competencia y parasitismo en *Pinus hartwegii*, utilizaron métodos multivariados para encontrar grupos de árboles

con atributos ecológicos similares. De la misma manera podría utilizarse la técnica multivariada para la definición de estratos.

### 3.2. LA TECNICA MULTIVARIADA

En el campo multivariado se presentan diferentes enfoques, dependiendo de la forma en que se obtengan los datos y del objetivo del análisis. Cada situación requiere una evaluación particular para utilizar el método de análisis multivariado más adecuado. De esta manera, los métodos multivariados pueden agruparse en dos conjuntos: los que permiten extraer información sobre la interdependencia de las variables que caracterizan a cada uno de los individuos y los que permiten extraer información sobre la dependencia entre unas variables con otras dentro de los individuos. Entre los métodos del primer grupo se incluyen el análisis de factores, el análisis de agrupamiento, el análisis de correlación canónica, el análisis de componentes principales, el análisis de ordenamiento multidimensional (scaling) y algunos métodos no paramétricos. El segundo grupo comprende el análisis de regresión multivariado, el análisis de contingencia múltiple y el análisis discriminante (Pla, 1986). A continuación se mencionan algunos conceptos básicos que serán utilizados en adelante para una mayor comprensión del estudio.

#### 3.2.1. La Distribución Normal Multivariada

En el análisis multivariado se requiere una muestra de  $n$  observaciones de una población donde se han medido  $p$  variables

que son de interés. Entonces, cada observación puede denotarse de la siguiente manera:

$$\underline{X}' = (x_1, x_2, \dots, x_p)$$

donde  $\underline{X}'$  es un vector de  $p$  valores correspondiente a cada una de las  $p$  variables (Morrison, 1976; Stiteler, 1979).

Es conveniente asumir que el vector aleatorio  $\underline{X}$  tiene una distribución normal multivariada con vector de medias  $\underline{\mu}$  y matriz de varianzas y covarianzas  $\Sigma$ . Por lo tanto, el vector  $\underline{X}$  define un punto en el espacio  $p$ -dimensional y, la región más pequeña que lo contiene, con una probabilidad específica, tendrá la forma de un elipsoide  $p$ -dimensional. El vector de medias especifica el centro del elipsoide, mientras que la información sobre la forma y la orientación de dicho elipsoide está contenida en los parámetros que conforman la matriz de varianzas y covarianzas. El tamaño de la elipse está determinada por el valor de la probabilidad especificada (Stiteler, 1979).

### 3.2.2. Valores y Vectores Característicos

Los valores característicos (eigenvalores) de una matriz  $A$  ( $p \times p$ ) son las soluciones a la ecuación:

$$|A - \lambda I| = 0$$

El determinante es un polinomio de  $p$ -ésimo grado en  $\lambda$ , tal que  $A$  tiene sólo  $p$  valores característicos.

A cada valor característico  $\lambda_i$  de la matriz cuadrada  $A$  está asociado un vector característico (eigenvector)  $\underline{X}_i$  cuyos elementos satisfacen el sistema de ecuaciones

$$|A - \lambda I| \underline{X}_i = 0$$

En el caso especial de la matriz de varianzas y covarianzas,  $\Sigma$ , de orden  $p \times p$ , se tendrán  $p$  vectores característicos, cada uno con un valor característico asociado. Los  $p$  vectores característicos (ortogonales) de  $\Sigma$  dan las direcciones de los ejes principales del elipsoide y las longitudes de dichos ejes son proporcionales a la raíz cuadrada del valor característico asociado (Morrison, 1976; Stiteler, 1979).

### 3.3. EL ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

El análisis de componentes principales que se deriva directamente de las propiedades de los valores y los vectores característicos arriba mencionados, tiene como objetivos (Pla, 1986):

1. Generar nuevas variables que puedan expresar la información contenida en el conjunto original de datos.
2. Reducir la dimensionalidad del problema que se está estudiando como paso previo para futuros análisis.
3. Eliminar, cuando sea posible, algunas de las variables originales cuando éllas aportan poca información.

En general, el análisis de componentes principales puede expresarse como la transformación matricial  $Y = XL$  donde  $X$  de orden  $n \times p$  contiene las  $p$  variables originales sobre las  $n$  observaciones. La matriz  $L$  de orden  $p \times p$  contiene los coeficientes en las columnas (eigenvectores) que determinan los valores en  $Y$  de orden  $n \times p$ , como combinaciones lineales de las variables de  $X$ . Sea  $\underline{l}_i$  ( $p \times 1$ ) la  $i$ -ésima columna de  $L$ . El análisis de componentes

principales define los elementos de  $L$  tales que las formas cuadráticas  $\underline{l}_1'S \underline{l}_1$ , son sucesivamente maximizadas sujetas a la restricción de que  $L'L = I$ , donde  $S$  ( $p \times p$ ) e  $I$  ( $p \times p$ ) son las matrices de varianzas y covarianzas muestral y la de identidad, respectivamente. La transformación de las variables de  $X$  resulta en un nuevo conjunto de variables  $Y$  ( $Y_1, Y_2, \dots, Y_p$ ) (Morrison, 1976; Pla, 1986).

Los elementos de  $Y$  se denominan componentes principales y cuentan con varias propiedades útiles entre las que se encuentran (SAS, 1987):

1. Los eigenvectores son ortogonales, tal que los componentes principales representan conjuntamente direcciones perpendiculares a través del espacio de las variables originales.
2. Los componentes principales son conjuntamente no correlacionados.
3. El primer componente principal tiene la varianza más grande de cualquier combinación lineal de las variables observadas. El  $i$ -ésimo componente principal tiene la varianza más grande de cualquier combinación lineal ortogonal a los primeros  $i-1$  componentes principales. El último componente principal tiene la varianza más pequeña de cualquier combinación lineal de las variables originales.
4. Los primeros componentes principales tienen la más alta varianza generalizada de cualquier conjunto de combinaciones lineales de las variables originales.

### 3.4. LOS METODOS DE AGRUPAMIENTO

En general, los métodos de agrupamiento, son de dos tipos: los jerárquicos y los disjuntos o reticulados. Los primeros se caracterizan porque un grupo puede ser enteramente contenido dentro de otro. En el agrupamiento disjunto cada objeto se coloca en uno y sólo un grupo (SAS, 1987).

En el análisis de la vegetación los agrupamientos jerárquicos se han utilizado de dos formas. Cuando los resultados del análisis se diseñan para resaltar relaciones entre sitios, se efectúa el denominado "análisis normal" (o análisis tipo R); cuando las especies pueden clasificarse en grupos, en los cuales los miembros de cualquier grupo podría esperarse que tengan similitudes ecológicas, se realiza el denominado "análisis inverso" (o análisis tipo Q) (Causton, 1988). Los agrupamientos disjuntos raramente han sido utilizados en ecología, por lo que las referencias existentes proceden de textos especializados en métodos de agrupamiento.

En el agrupamiento jerárquico existen dos estrategias para obtener los grupos. La estrategia aglomerativa fusiona sitios o especies cuyos valores de similitud o disimilitud tienen una importancia común hasta que se forman grupos dentro de otros grupos llegando a obtenerse un sólo grupo que contiene a toda la muestra. En la estrategia divisiva el procedimiento es inverso al descrito en la estrategia anterior.

Dentro de estas dos estrategias existe un gran número de métodos de agrupamiento para diferentes objetivos y bases de datos. La experiencia del investigador es fundamental para la elección de uno u otro método (Causton, 1988).

En el análisis de agrupamiento se utilizan diferentes tipos de variables y los datos se arreglan en una matriz que puede contener similitudes o disimilitudes entre especies o sitios, correlaciones o coordenadas. En el caso de valores o coeficientes de disimilitud, existe un gran número de trabajos donde se han desarrollado agrupamientos basados en estos coeficientes (medidas de proximidad o métricas) (Orloci, 1978; Gordon, 1981; Causton, 1988). Sin embargo, podría decirse en general que pueden agruparse dos tipos de objetos: variables (o sitios, especies) y observaciones (coordenadas).

Entre los métodos de agrupamiento jerárquico más comunes se encuentran: eslabonamiento promedio (average linkage), método de centroide, eslabonamiento completo, eslabonamiento por densidad (density linkage), beta-flexible (de Lance y Williams, 1967, citados por SAS, 1987), análisis de similitud de MacQuitty, método de la mediana, eslabonamiento único (single linkage), eslabonamiento por densidad en dos etapas (two stage density linkage) y el método de mínima varianza de Ward (SAS, 1987).

El método de eslabonamiento por densidad, el cual se usó en forma combinada con un método de agrupamiento disjunto en el presente trabajo, usa estimadores de densidad de probabilidad no paramétrica y generalmente se utiliza a un nivel exploratorio, cuando se desconoce la naturaleza de los grupos por obtener. Una variante de este método es la denominada "k-ésimo vecino más cercano", la cual usa estimadores de la densidad del k-ésimo vecino más cercano. Sea  $r_k(\underline{X})$  la distancia del punto  $\underline{X}$  a la k-ésima observación más cercana, donde k es el valor especificado por K=opción (SAS, 1987). Considérese una esfera cerrada centrada en  $\underline{X}$

con radio  $r_k(\underline{X})$ . La densidad estimada en  $\underline{X}$ ,  $f(x)$ , es la proporción de observaciones dentro de la esfera dividida por el volúmen de la esfera. La nueva medida de disimilitud se calcula como:

$$D(X_i, X_j) = \frac{1}{2} \left( \frac{1}{f(X_i)} + \frac{1}{f(X_j)} \right), \text{ si } d^*(X_i, X_j) \leq \text{máx}(r_k(X_i), r_k(X_j))$$

$$= \infty$$

donde: D es la matriz de distancias

$d^*$  es la distancia euclídeana (Wong y Lane, 1983)

El procedimiento consta de los pasos siguientes:

1. Para  $i = 1, 2, \dots, N$ , se calcula  $d_k(X_i)$ , la distancia del  $k$ -ésimo vecino más cercano de  $X_i$ .
2. Se calcula la matriz de distancias D.
3. Se aplica el algoritmo de agrupamiento de eslabonamiento único utilizando la matriz de distancias D calculada para obtener el árbol muestra de grupos de alta densidad.

Cada valor de  $k$  produce un estimador del número de grupos modales. Si el número estimado de grupos modales es constante para un rango amplio de valores de  $k$ , entonces hay fuerte evidencia de que existe al menos ese número de modas en la población (SAS, 1987).

El método de eslabonamiento único tiene una estrategia aglomerativa que utiliza una matriz de distancias donde los grupos se van formando únicamente por la distancia más corta entre ellos (Anderberg, 1973). Ejemplos de aplicación y explicación más amplia de este método se pueden encontrar en SAS (1987) y Gordon (1981), respectivamente.

En el presente estudio se utilizó el método jerárquico para efectuar un agrupamiento preliminar sobre una pequeña submuestra de los datos y obtener así las "semillas iniciales" (o grupos modales, obtenidos por un agrupamiento jerárquico) para el agrupamiento disjunto de la muestra total. Este algoritmo ha sido utilizado, con sus variantes, por varios autores para el agrupamiento exitoso de grandes conjuntos de datos (Anderberg, 1973).

### 3.5. EL METODO DE AGRUPAMIENTO DISJUNTO

Los métodos de agrupamiento disjunto están diseñados exclusivamente para agrupar observaciones a partir de un conjunto de  $k$  "semillas", donde  $k$  se especifica a priori o se determina como parte del método de agrupamiento. El conjunto de  $k$  semillas son observaciones elegidas bajo un cierto criterio y se usan como núcleos, alrededor de cada uno de los cuales pueden agruparse  $n$  observaciones para formar un grupo (Anderberg, 1973).

El método descrito a continuación es el denominado "ordenamiento por el centroide más cercano" (Anderberg, 1973), el cual tiene dos variantes: para un número fijo o un número variable de grupos. La primer variante, la cual se usó en el presente estudio, tiene principalmente dos algoritmos para la formación de grupos: el algoritmo líder de Hartigan (1975) (citado por SAS, 1987) y el algoritmo de  $k$  medias de MacQueen (1967) (citado por Anderberg, 1973 y SAS, 1987). Ambos algoritmos están incluidos en el procedimiento FASTCLUS del SAS. En este procedimiento el agrupamiento se realiza en base a las distancias euclidianas

calculadas de las variables numéricas, a través de los pasos siguientes (SAS, 1987):

1. Se seleccionan las observaciones llamadas semillas de grupo.
2. Opcionalmente, los grupos temporales se forman asignando cada observación al grupo con la semilla más cercana. Cada vez que se asigna una observación, la semilla de grupo se actualiza como la media actual del grupo ( $k$  medias de MacQueen).
3. Después que son asignadas todas las observaciones, las semillas de grupo son reemplazadas por las medias del grupo. Este paso puede repetirse hasta que los cambios en las semillas de grupo se hacen pequeñas o cero (algoritmo líder de Hartigan).
4. Los grupos finales se forman asignando cada observación a la semilla más cercana.

El método de selección de las semillas varía dependiendo de cada algoritmo, sin embargo, Anderberg (1973), menciona que dichos métodos no son parte integral del algoritmo sino que deben proporcionarse de acuerdo a la conveniencia del usuario.

Para seleccionar las semillas, el procedimiento FASTCLUS siempre elige la primer observación como la primer semilla. La siguiente observación se separa de la primer semilla por al menos una distancia especificada, transformándose en la segunda semilla, las siguientes semillas se seleccionan de la misma manera. El procedimiento garantiza que todas las distancias entre observaciones en el mismo grupo son menores que las distancias entre observaciones de grupos diferentes.

#### 4. METODOLOGIA

##### 4.1. LOCALIZACION Y DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

El área de estudio, denominada Zona IV, forma parte del Campo Experimental Forestal "San Felipe Bacalar", el cual se localiza en el Municipio de Othón P. Blanco, Estado de Quintana Roo; aproximadamente 49 km al Noroeste de la ciudad de Chetumal. Dicho Campo Experimental, actualmente pertenece al Centro de Investigaciones de la Región Sureste del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP).

Su ubicación geográfica está entre los  $18^{\circ} 46'$  y  $18^{\circ} 51'$  de latitud norte y,  $88^{\circ} 20'$  y  $88^{\circ} 32'$  de longitud oeste.

La Zona IV comprende 532 ha, aproximadamente, con una altitud promedio de 20 msnm. La topografía es plana con algunas elevaciones de poca importancia, predominan los suelos Luvisoles Gleycos y Rendzinas y, en menor escala, los Litosoles y Vertisoles Gleycos, con una profundidad promedio de 50 cm.

El clima es cálido-subhúmedo, con régimen de lluvias en verano, con una oscilación de temperatura, entre  $5^{\circ}\text{C}$  y  $7^{\circ}\text{C}$ . La temperatura media anual es de  $26^{\circ}\text{C}$  y la precipitación promedio anual es de 1 254 mm, distribuida principalmente en los meses de mayo a octubre (Juárez, et al., 1989).

La vegetación es del tipo Selva Mediana Subperennifolia, de acuerdo a la clasificación de Miranda y Hernández (1963). Una descripción físico-ambiental más precisa del área de estudio, se encuentra en el trabajo de Parraguirre (1988).

#### 4.2. BASE DE DATOS

La base de datos utilizada provino de 13 sitios rectangulares de 1 hectárea (10 X 1 000 m), cada uno distribuidos en forma sistemática sobre una superficie de 532 ha de selva mediana subperennifolia que corresponden a la Zona IV del Campo Experimental Forestal de San Felipe Bacalar. Por lo tanto, la intensidad de muestreo fue de 2.44 %.

Para la toma de datos, cada sitio se subdividió en 10 rectángulos de 10 por 100 m (1 000 m<sup>2</sup>) y a su vez estas parcelas se subdividieron en tres submuestras de la manera siguiente:

1. 100 m<sup>2</sup> (10 X 10 m) para medir regeneración natural.
2. 250 m<sup>2</sup> (10 X 25 m) para medir árboles con diámetros entre 12.4 cm y 27.5 cm.
3. 1 000 m<sup>2</sup> (10 X 100 m) para medir árboles con diámetros mayores de 27.5 cm.

Estas 3 submuestras se encuentran traslapadas formando una parcela de 1 000 m<sup>2</sup> (10 X 100 m), en donde se tomaron los siguientes datos:

Información Dasométrica (áreas de 250 m<sup>2</sup> y 1 000 m<sup>2</sup>). Se registró la información siguiente: especie, diámetro normal, altura total y altura de fuste limpio, de cada individuo.

Regeneración Natural (área de 100 m<sup>2</sup>). Se midieron todos los arbolitos con diámetros menores a 12.5 cm, se identificó la especie y se registró su altura en clases de 1 m, desde 1 a 4 metros, los individuos mayores de 4 m de altura se ubicaron en una sola clase.

La información de estas parcelas no fue considerada en el análisis de agrupamiento, debido a que las variables medidas no fueron las mismas que las del arbolado mayor.

#### 4.3. ANALISIS DE LA INFORMACION

##### 4.3.1. Estratificación (supuestos y fundamentos).

Los componentes de la vegetación tropical generalmente se arreglan verticalmente en estratos, cuando la ecounidad alcanza una fase bioestable (o de madurez) (Oldeman, 1989), pero éstos no se pueden distinguir fácilmente de manera directa en el campo. Para ello se ha venido utilizando desde hace algún tiempo un método sencillo e indirecto para distinguir los estratos y poder estudiar la estructura de la selva a partir de ellos. Dicho método consiste en construir histogramas de frecuencias de altura, a partir de una muestra, para detectar cambios o "saltos" en su distribución, los cuales se pretende que corresponden a los límites de los estratos mencionados. Sin embargo, se considera que esta técnica no es suficientemente exacta, ya que solamente se toma en cuenta la altura total de los árboles o la altura máxima de las especies en el área muestreada.

A continuación se propone una forma para determinar ese arreglo vertical de la vegetación mediante una técnica de "agrupamiento" (clustering), el cual consiste en arreglar o acomodar puntos u objetos en base a la distancia euclideana de varias características del árbol.

Para el agrupamiento se considera que un individuo pertenece a un estrato determinado dependiendo de su tamaño y capacidad para tolerar condiciones de estrés por falta de luz. Por lo tanto, si dicho individuo se desarrolla bajo condiciones óptimas de luz, su capacidad fotosintética puede encontrarse en un óptimo el cual se refleja en un buen desarrollo del mismo; si por el contrario, tal individuo se encuentra en un nivel poco ventajoso o de supresión, la fotosíntesis se ve reducida por una carencia en la cantidad y calidad de la luz recibida, por lo que la producción de biomasa también se reduce a un nivel que depende de la intensidad de tal estrés.

Aunque lo anterior podría pensarse que es sólo válido para las especies heliófilas (no tolerantes a la sombra), puede ser también válido para especies esciófilas ya que su rango de luz favorable se encuentra a una cierta altura sobre el nivel del suelo (Terborgh, 1985; Kira y Yoda, 1989).

De acuerdo con lo anterior, se propuso definir al estrato ( $Y_i$ ) como una función de la altura total (AT), diámetro normal (DN), variable combinada ( $AD2=AT(DN^2)$ ), índice de esbeltez ( $IE=AT/100(DN)$ ) y la longitud de copa ( $LC=AT$  - altura de fuste limpio), de los individuos que la componen. Es decir:  $Y_i = f(AT, DN, AD2, IE, LC,)$ . Sin embargo, esta función, no fue definitiva, ya que las variables fueron sujetas a un proceso de selección, a través de análisis de correlación y de componentes principales, por lo que de este conjunto, sólo 3 variables fueron elegidas para efectuar el agrupamiento, estas fueron AT, DN y AD2.

Las variables descritas fueron elegidas (dentro de las disponibles) debido a que son indicadoras de la actividad

fotosintética de cada árbol y por ende viables para determinar el estrato en el que se encuentra. En este caso, los estratos en que se agrupa verticalmente la vegetación son una respuesta a la luz que incide sobre la cubierta vegetal y que, al llegar en forma difusa al suelo es aprovechada por aquellas plantas tolerantes a ciertos niveles de estrés por luz. Es lógico pensar que las variables que responden a estas diferentes condiciones dentro de un mismo sitio, son las características físicas del arbolado que ahí se desarrolla.

En la metodología descrita a continuación se propone agrupar, por un lado, los árboles, para obtener una "estratificación vertical de individuos" y, por el otro, la "estratificación vertical de especies", de acuerdo con la terminología de Smith (1973).

#### 4.3.2. Estratificación de Individuos

Cada una de las  $n$  observaciones (árboles) de la base de datos se describió mediante un conjunto de  $p$ -variables donde los datos estuvieron en forma de una matriz  $n \times p$  :

$$X = \{ x_{ik} \},$$

donde  $x_{ik}$  representa la  $i$ -ésima observación de la variable  $k$ ; para  $i = 1, \dots, n$  y  $k = 1, 2, 3$ .

Una vez definidas las variables que se utilizaron en esta fase del estudio, el agrupamiento se efectuó sobre las variables originales, aprovechando la variación natural de las mismas.

El procedimiento FASTCLUS, para el agrupamiento disjunto, requiere del número máximo de grupos que van a formarse,

por lo tanto, se tomó primeramente una muestra de 100 observaciones y se agrupó mediante el método jerárquico denominado "densidad del k-ésimo vecino más cercano", el cual viene incluido en el procedimiento CLUSTER de SAS con la opción METHOD=DENSITY, especificando un número para el valor k. Los grupos modales obtenidos fueron utilizados como semillas de grupo iniciales en el procedimiento FASTCLUS para obtener los grupos finales o estratos.

La forma de obtener las semillas iniciales con un agrupamiento jerárquico, es una de las varias posibilidades de obtener "grupos naturales" de una población, en combinación con un método de agrupamiento disjunto (Anderberg, 1973; SAS, 1987).

Después del agrupamiento, se realizó un análisis de componentes principales, para asociar los valores del primer componente principal con los grupos. La razón de esta asociación, se debe a que en la técnica de componentes principales, el primer componente es una combinación lineal de todas las variables bajo estudio y, contiene la mayor proporción de la variación total de la muestra (ver sección 3.3). Por lo tanto, el primer componente principal (CP1) se puede considerar como la respuesta del arbolado a la luz. Además que el CP1 es una variable que sintetiza la información de las variables originales en una sola y se asocia fuertemente con los grupos obtenidos).

El análisis de componentes principales se realizó con el procedimiento PRINCOMP del paquete estadístico SAS.

Con el objeto de realizar un análisis florístico de los estratos obtenidos, se calculó un índice de dominancia (ID) (Sarukhán, 1968), con el cual se ordenaron las especies dentro de cada estrato. El ID se obtuvo de la forma siguiente:

$$ID = AB \times FA \times DA$$

donde: AB = área basal de la especie, por hectárea.

FA = frecuencia absoluta, proporción de cuadros de muestreo en que aparece la especie, referida al total de cuadros.

DA = densidad absoluta, número de árboles de la especie por hectárea.

#### 4.3.3. Estratificación Vertical de Especies

Puesto que el CP1 se asoció significativamente con los grupos obtenidos, se utilizó entonces para describir el paso de una especie a través de los estratos. La proporción observada de individuos de una especie en cada estrato caracterizado por el valor del CP1, fue modelada con la función acumulativa de la distribución de probabilidades Weibull.

La función acumulativa de la distribución Weibull tiene la forma siguiente (Clutter, et al., 1983):

$$F(X) = 1 - \exp \left[ - \left( \frac{X - a}{b} \right)^c \right] \quad \begin{array}{l} a \leq X < \infty \\ a \geq 0 \\ b > 0 \\ c > 0 \end{array}$$

= 0, de otra manera.

donde:

X es el valor del CP1

a, el parámetro de localización

b, el parámetro de escala

c, el parámetro de forma.

Los parámetros fueron estimados a través del procedimiento NLIN de SAS, con el método MARQUARDT.

La función de distribución Weibull tiene algunas características que la hacen muy flexible para el ajuste de la distribución de variables dasonómicas continuas (Clutter, et al., 1983).

Como variable aleatoria se utilizó el valor del primer componente principal por especie y se consideraron para este procedimiento únicamente las especies con más de 9 individuos.

Al utilizar la función acumulativa de la proporción del CP1 se estaría simulando el paso de la presencia de una especie a través de los estratos. A continuación, se expone el supuesto base utilizado en una primera etapa de este análisis. Si una especie alcanza su máxima presencia, en términos de su proporción en valores pequeños del CP1, se trataría de una especie de bajo porte y, por lo tanto, su parámetro de forma (c) tomaría valores grandes, puesto que la pendiente de la curva sería grande. Inversamente, una especie que llega hasta los estratos superiores se esperaría que iniciara con valores pequeños del CP1 y lentamente alcanzaría a los más grandes, y su curva ajustada tendría valores de c más pequeños. Si esto hubiera sido verdadero, las especies se habrían podido agrupar en base a los valores del parámetro de forma. Sin embargo, los tres parámetros están fuertemente

relacionados entre sí y, en combinación, produjeron una curva específica para cada especie, por lo que no pudieron formarse tales grupos y el análisis no pudo continuarse. No obstante, no se descartó la posibilidad de simular la trayectoria de ocupación de las especies a través de los estratos utilizando una variante de esta metodología, la cual se describe a continuación.

Fue necesario incluir la información de la muestra de regeneración, puesto que el ajuste de la Weibull al CP1 siempre se limitó a los árboles con diámetro mayor a 12.5 cm, desconociéndose el comportamiento de la cola izquierda de la distribución. Sin embargo, el incluir dicha muestra presentó el inconveniente que de las 3 variables medidas, sólo una, AT, fue afín a la muestra que se venía trabajando, además que AT fue registrada en clases de 1 m de intervalo. Por esta razón, para fusionar las muestras en una sola, la variable AT se transformó en una variable discreta en categorías de 1 m, desde 1 m hasta 23 m.

Para hacer comparables dichas muestras, se ponderaron las observaciones multiplicando por 10 a los árboles de regeneración y por 4 a los árboles entre 12.5 y 27.5 cm de diámetro. De esta manera, la población total fue referida a cuadros de 1 000 m<sup>2</sup> y a una muestra total de 13 hectáreas.

En este caso, al utilizar la altura como única variable el problema se simplificó, sin embargo, las ponderaciones realizadas para juntar las 3 muestras fueron hasta cierto punto arbitrarias, ya que para algunas especies el número de individuos pudo ser más o menos acorde con tal ponderación, pero para otras pudo ser totalmente falso, ya que es sabido que ciertas especies

tienen una distribución espacial muy limitada a tal grado que se puede presentar un sólo individuo en varias hectáreas.

Para disminuir tal efecto, se realizó una discriminación inicial de las especies que debían analizarse con el procedimiento NLIN del SAS.

Los datos de altura de las 3 muestras se agruparon en clases para cada especie y se formó una base de datos con la proporción de individuos por especie en cada clase de altura. El ajuste de la Weibull para la variable AT, se realizó con el procedimiento NLIN de SAS y el método MARQUARDT, utilizando como variable dependiente la proporción acumulativa de individuos de la especie en cada clase de altura.

Se consideró que una curva de crecimiento donde se incluía regeneración debía partir de cero, por lo que se utilizó la distribución Weibull de 2 parámetros,

$$F(h) = 1 - \exp \left[ - \left( \frac{h}{b} \right)^c \right]$$

donde h es la clase de altura

Para este ajuste de la Weibull se consideraron únicamente especies abundantes, bien representadas en las clases de altura y con regeneración natural. Algunas especies tuvieron problemas en el ajuste por poseer pocos individuos o pocas clases y fueron descartadas de este análisis.

Un problema importante, que tenía que resolverse antes de efectuar el ajuste, fue que en la muestra de regeneración existe una clase de altura que contiene árboles cuya altura es

mayor a 4 metros y su diámetro menor a 12.5 cm (ver sección 4.2), creándose un intervalo cuyo límite superior se desconocía en la mayoría de las especies. Por esta razón y dado que el ajuste iba a realizarse para la función acumulativa de la Weibull, el número de individuos de la categoría mencionada, expresado en proporción respecto al total de cada especie, se acumuló en la categoría siguiente de la muestra de árboles (con diámetro mayor a 12.5 cm). De esta manera, no se afectó el ajuste, ya que se consideró siempre el total de individuos de cada población de especies, obteniéndose resultados satisfactorios, los cuales pudieron comprobarse más adelante, al construir el Índice de Dominancia Vertical (ver sección 4.3.4.1).

#### 4.3.3.1. Crecimiento máximo de la curva

En este caso, la función de densidad proporciona la tasa de crecimiento instantáneo de la proporción de individuos con respecto a la altura.

Se derivó la función de densidad de la Weibull para encontrar la altura donde ocurre la máxima tasa de crecimiento instantánea de la proporción (MTCP).

Entonces, de la función de densidad

$$f(h) = \frac{c}{b} \left( \frac{h}{b} \right)^{c-1} \exp \left[ - \left( \frac{h}{b} \right)^c \right]$$

se iguala a cero la derivada

$$0 = \left( \frac{h}{b} \right)^{c-2} \exp \left[ - \left( \frac{h}{b} \right)^c \right] \left( \frac{1}{b} \right) \left[ - c \left( \frac{h}{b} \right)^c + (c-1) \right]$$

por lo tanto,

$$c - 1 = c \left( \frac{h}{b} \right)^c \quad \text{y al despejar}$$

$$b \left( \frac{c - 1}{c} \right)^{1/c} = h \quad \dots\dots\dots (1)$$

se encontró la altura ( $H_{\text{máx}}$ ) donde ocurre la MTCP de la especie. Esta altura, además coincide con el punto de inflexión de la curva de la función acumulativa.

También se obtuvo la MTCP, substituyendo (1) en la función de densidad:

$$MTCP = \frac{c}{b} \left[ \left( \frac{c-1}{c} \right)^{1/c} \right]^{c-1} \exp \left\{ - \left[ \left( \frac{c-1}{c} \right)^{1/c} \right]^c \right\}$$

por lo tanto;

$$MTCP = \frac{c}{b} \left[ \left( \frac{c-1}{c} \right)^{\frac{c-1}{c}} \right] \exp \left[ - \left( \frac{c-1}{c} \right) \right]$$

Suponiendo que existe un "estado estable" en la selva, el valor  $H_{\text{máx}}$  donde ocurre MTCP de individuos de una especie, equivaldría a la altura donde ésta alcanza su desarrollo óptimo. Después de este punto, la tasa de cambio de la proporción de individuos desciende a medida que la altura aumenta. La velocidad con que desciende la curva depende de la capacidad de la

especie para ocupar alturas mayores. Por lo tanto, si una especie esta adaptada para alcanzar una altura determinada, una vez que llega a su altura óptima, la tasa de crecimiento de la proporción disminuirá rápidamente.

Para evaluar este descenso se calculó la tasa de crecimiento de la proporción en la altura hasta donde se ubica el 95 % de la población.

Partiendo de la función acumulada:

$$F(h) = 1 - \exp \left[ - \left( \frac{h}{b} \right)^c \right] = 0.95$$

$$(-\ln 0.05)^{1/c} = \frac{h}{b} \dots\dots\dots(2)$$

al despejar h se determinó la altura (H95) donde, menor a ella, la especie tiene el 95 % de su población. Al substituir (2) en la función de densidad, se tiene:

$$\begin{aligned} T_{95} &= \frac{c}{b} \left[ (-\ln 0.05)^{1/c} \right]^{c-1} \exp \left\{ - \left[ (-\ln 0.05)^{1/c} \right]^c \right\} \\ &= 0.05 \frac{c}{b} \frac{-\ln 0.05}{(-\ln 0.05)^{1/c}} \\ &= \frac{0.05 (-\ln 0.05) c}{H_{95}} \end{aligned}$$

la tasa de crecimiento de la proporción en la altura que alcanza la especie donde se ubica el 95 % de su población. La diferencia entre la tasa máxima, MTCP y la tasa al 95 %, T95, es un indicador de la tendencia de la especie en la ocupación de los estratos superiores.

La posición sociológica (PS) dentro de la vegetación total, es la relación entre la tasa de máximo crecimiento de la proporción de la especie, ponderada por la altura máxima que puede alcanzar dentro del espacio vertical de la vegetación, es decir, PS se obtiene al dividir MTCP entre H95.

Por lo tanto, puede ocurrir que cuando MTCP es grande y H95 pequeña, se trata de una especie cuya forma biológica ocupa un estrato bajo, pero con una buena regeneración. La MTCP puede ser grande y H95 también grande por lo que puede tratarse de un árbol con buena regeneración que ocupa los estratos altos. Por otro lado, cuando la TMCP es pequeña y H95 grande, se trata de una especie grande con regeneración escasa. El último caso sería cuando la TMCP es pequeña y H95 también pequeña, se trataría de una especie que ocupa estratos bajos con escasa regeneración.

Los nuevos parámetros calculados se utilizaron para agrupar a las especies con el objeto de determinar su estratificación vertical.

#### 4.3.4. Distribución Vertical de las Especies

Con el objeto de simular el crecimiento en altura de la especie  $i$ , se calculó la tasa de crecimiento de la proporción para cada punto de la curva  $(dF_i(h)/dh)$ . Observe que  $F_i(h)$  representa la proporción de la especie  $i$  hasta la altura  $h$ .

La tasa de crecimiento de una especie  $i$  a la altura  $h$  es la función de densidad Weibull de la especie correspondiente  $i$ , evaluada en  $h$ , i.e.,

$$\begin{aligned} f_i(h) &= \frac{c}{b} \left( \frac{h}{b} \right)^{c-1} \exp \left[ - \left( \frac{h}{b} \right)^c \right] \\ &= \frac{c}{h} \left( \frac{h}{b} \right)^c \exp \left[ - \left( \frac{h}{b} \right)^c \right] \end{aligned}$$

Por otro lado, si

$N_i$  : número de árboles de la  $i$ -ésima especie

$N_i(z)$  : número de árboles de la  $i$ -ésima especie en la altura  $h=z$ .

la función de distribución acumulativa de  $\frac{N_i(z)}{N_i}$  evaluada en  $h$

(es decir, la proporción de la población acumulada hasta  $h$  es:

$$F_i(h) = \int_0^h \frac{N_i(z)}{N_i} dz$$

la cual, al derivarla se tiene:

$$F_i'(h) = \frac{N_i(h)}{N_i}$$

que obviamente es igual a  $f_i(h)$ .

Por lo tanto;  $N_i(h) = f_i(h)N_i$

Por otro lado, si  $N_i(h, h+1)$  es el número de árboles de la especie  $i$  en el intervalo de alturas  $(h, h+1)$ , entonces de la curva teórica, se tiene:

$$\begin{aligned} N_i(h, h+1) &= \int_h^{h+1} N_i(z) dz = \int_h^{h+1} f_i(z) N_i dz \\ &= N_i \left[ F_i(h+1) - F_i(h) \right] \\ &= N_i \left\{ \exp \left[ - \left( \frac{h}{b_i} \right)^{c_i} \right] - \exp \left[ - \left( \frac{h+1}{b_i} \right)^{c_i} \right] \right\} \end{aligned}$$

por consiguiente, con las estimaciones  $\hat{b}_i$  y  $\hat{c}_i$  se obtiene una estimación de  $N_i(h, h+1)$ ,  $\hat{N}_i(h, h+1)$ . Esta estimación debe aproximarse al número de árboles de la especie  $i$  observados en campo, en la clase de altura  $(h, h+1)$  dada, por ejemplo, en metros.

#### 4.3.4.1. Índice de Dominancia Vertical (IDV)

La función estimada de cada especie, permitió desarrollar un índice de dominancia vertical (IDV) similar al desarrollado por Sarukhán (1968), el cual se definió de la manera siguiente: Una especie, donde para una clase de altura dada presenta un valor de abundancia máximo, una tasa de crecimiento máximo, una mayor cantidad de biomasa y una frecuencia máxima de ocurrencia, se dice que es dominante respecto a otras y que tiene

una mayor capacidad de adaptación a esa condición especial de crecimiento, en este caso, la altura.

Para la construcción de este índice se usaron las siguientes variables:

$N_i(h, h+1)$ : Número estimado de árboles de la especie  $i$  que ocurren en la clase de altura  $(h, h+1)$ .

PAB.- La proporción de área basal, de la especie  $i$  en la clase de altura  $(h, h+1)$  del cuadro  $k$  de muestreo ( $AB_{ihk}$ ), con respecto al área basal total del  $k$ -ésimo cuadro ( $AB_k$ ). Es decir:

$$PAB_{ihk} = \frac{AB_{ihk}}{AB_k}$$

$f_i(h)$ : La tasa de crecimiento de la proporción poblacional en la altura  $h$ .

$K_{ih}$ : Número de cuadros donde la especie  $i$  ocurre en la clase de altura  $(h, h+1)$ .

Por lo tanto, el índice de dominancia, se calculó como

$$IDV_{ih} = \frac{\hat{N}_i(h, h+1)}{\sum_i \hat{N}_i(h, h+1)} \cdot \frac{\sum_{k=1}^{130} PAB_{ihk}}{130} \cdot f_i(h) \cdot \frac{K_{ih}}{130}$$

El objeto de calcular el área basal como una proporción del área basal de cada cuadro, fue ponderarla para cada

condición existente en el cuadro, ya que no existe un estado estable en toda la población muestreada, de manera que los cuadros de muestreo pudieron caer en diferentes estados sucesionales y grados de alteración. Por otra parte, la muestra de regeneración sólo contenía datos sobre diámetros de copa, por lo que la biomasa se estimó como cobertura de copa, entonces esta variable pudo compararse con el área basal únicamente en forma de proporción.

Por lo anterior, el índice de dominancia vertical se calculó de dos maneras: mediante el área basal, para árboles, y, mediante la cobertura de copa, para regeneración.

Es importante indicar los procedimientos para adecuar la base de datos y obtener el IDV, ya que como se mencionó antes, en los datos de regeneración se ubicó un número de árboles en una sola categoría de altura (mayores de 4 metros), por lo que sólo se conocían sus diámetros de copa y su altura era desconocida. Consecuentemente, la cobertura de copa y el número de árboles observados por categoría no estaban disponibles en la base de datos original. Para solucionar el problema se efectuó una regresión lineal entre el promedio de la cobertura de copa en cada clase, contra la clase de altura, de los datos donde si se contaba con la información completa, para árboles con altura mayor o igual a 4 metros (afortunadamente se tenían algunos datos para hacer ésto). De esta manera, se estimó la altura de los árboles en base a su cobertura de copa.

Los índices de dominancia de cada especie se graficaron para ayudar a describir la dinámica poblacional y obtener conclusiones respecto al funcionamiento del sistema.

## 5. RESULTADOS Y DISCUSION PRELIMINAR

### 5.1 COMPOSICION FLORISTICA

El listado florístico obtenido de la muestra total se presenta en el Cuadro 1 del Apéndice.

Por la naturaleza del muestreo, prácticamente la muestra total se encuentra dividida en 3 partes. Por lo tanto, en esta etapa del estudio se analizó por separado la composición de especies de cada muestra.

Con el objeto de simplificar su descripción, se denominó como "grandes", "medianos" y "regeneración" a las muestras correspondientes a los árboles mayores de 27.5 cm, entre 12.5 y 27.5 cm y menores que 12.5 cm de diámetro, respectivamente.

En el Cuadro 1 se presenta el número de especies para cada muestra, de un total de 116 especies 15 no pudieron ser identificadas.

Cuadro 1 Número de especies de cada muestra

MUESTRA	SUPERFICIE ha	NUMERO DE ESPECIES	ESPECIES EXCLU- SIVAS DE LA MUESTRA
Grandes	13.00	45	3
Medianos	3.25	71	13
Regeneración	1.30	100	42

Puede notarse que aún cuando el área de muestreo fue menor para los arboles más pequeños, el número de especies aumenta de 45 para una superficie de 13 ha a 100 para sólo 1.3 ha.

De un total de 116 especies sólo 38 (32 %) fueron comunes a las 3 muestras. Dos especies exclusivas de la muestra de árboles grandes presentan un sólo individuo, mientras que en los árboles medianos 7 especies de las 13 exclusivas tuvieron un sólo individuo. En cuanto a la muestra de regeneración 11 especies de las exclusivas presentaron un individuo. Por lo que en total, 20 especies tuvieron un sólo individuo.

En el Cuadro 2, las 30 especies más abundantes de la muestra de árboles grandes se encuentran representadas (con excepción de 4 especies) también en las otras 2 muestras.

Las 4 especies que no se encuentran representadas en las muestras de medianos o regeneración corresponden a aquellas conocidas como secundarias tardías, especialmente, Cedro rojo (*Cedrela odorata*), Ceiba (*Ceiba pentandra*) y Alamo (*Ficus glaucescens*); Tzalám (*Lysiloma bahamensis*) es una especie secundaria que no alcanza las dimensiones de las tres primeras.

Es importante aclarar que el alto número de individuos de Caoba (*Swietenia macrophylla*) en la muestra de regeneración se debe a la presencia de una plantación bajo dosel con esta especie que se llevó a cabo hace más de 20 años <sup>1</sup>. Desde entonces los arbolitos se encuentran suprimidos manteniendo un reclutamiento hacia categorías de tamaño mayores, a medida que se ven favorecidas las condiciones ambientales para su crecimiento.

---

<sup>1</sup>Escoto- Prado. 1992. Comunicación personal.

Cuadro 2 Número de individuos de las 30 especies más abundantes en la submuestra de árboles grandes.

ESPECIE*	NUMERO DE ARBOLES EN LA SUBMUESTRA		
	GRANDES	MEDIANOS	REGENERACION
RAMON	294 (23)**	59 (18)	260 (200)
JOBO	206 (16)	95 (29)	14 (11)
ROBLE	55 (4)	19 (6)	13 (10)
TABAQUILLO	44 (3)	50 (15)	53 (40)
KANISTE	31 (2)	43 (13)	29 (22)
JABIN	28 (2)	17 (5)	26 (20)
YAXNIC	27 (2)	9 (3)	5 (4)
CHACA	26 (2)	21 (7)	14 (11)
ZAPOTE	26 (2)	22 (7)	31 (24)
GUAYA	24 (2)	31 (10)	79 (61)
JOBILLO	21 (2)	13 (4)	130 (100)
CEDRO ROJO	18 (1)	-	-
CARACOLILLO	17 (1)	8 (3)	1 (1)
PICH	17 (1)	3 (1)	1 (1)
UCUCH	17 (1)	14 (4)	1 (1)
SACCHACA	15 (1)	9 (3)	22 (7)
CAOBA	14 (1)	18 (6)	132 (102)
KATALOX	14 (1)	7 (2)	17 (5)
CASCAT	11 (1)	8 (3)	2 (2)
CEIBA	9 (1)	1 -	-
MACHICHE	8 (1)	9 (3)	11 (9)
CHACTECOC	7 (1)	24 (7)	47 (36)
COPAL	7 (1)	25 (8)	92 (71)
MACULIS	7 (1)	4 (1)	14 (11)
TZALAM	7 (1)	1 -	-
MORA	6 -	8 (3)	1 (1)
PIMIENTA	3 -	6 (2)	31 (24)
TASTAB	3 -	4 (1)	17 (5)
ALAMO	2 -	-	-
GUAYANCOX	2 -	1 -	3 (2)

\* Los nombres científicos se presentan en el Apéndice 1

\*\* El valor entre paréntesis representa el número de árboles extrapolado a una hectárea.

## 5.2. SELECCION DE VARIABLES PARA EL AGRUPAMIENTO

Antes de realizar el agrupamiento, las 5 variables se analizaron con el objeto de elegir a aquellas que mejor

expliquen el fenómeno de la estratificación. Para lograr esto, se analizó la matriz de correlaciones entre las variables y se sometieron a un análisis de componentes principales. Sin embargo, la forma más efectiva de elegir las variables, fue a través de varias pruebas de agrupamiento, buscando que al incluir una nueva variable, el CP1, se relacionará más estrechamente con los grupos.

### 5.2.1 Análisis de Correlación.

Primeramente, se obtuvo la matriz de correlaciones de las variables iniciales: altura total (AT), diámetro normal (DN), variable combinada (AD2), índice de esbeltéz (IE) y longitud de copa (LC). Cuando se analizaron las correlaciones entre dichas variables (Cuadro 3), se encontró que la más alta ocurre entre AD2 y DN (0.85) y, en segundo lugar, DN e IE tienen una correlación negativa de -0.62. La tercer correlación más alta se encuentra entre LC y AT (0.59). Estas tres correlaciones explican la relación tan estrecha que existe entre las variables que se derivan unas de otras, como son AD2, LC e IE. Desde el punto de vista biológico, la relación DN-IE indica que los individuos que alcanzan una mayor altura, su diámetro es menor, explicando, hasta cierto punto, el nivel de competencia a que está sometido un individuo, al mantener una mayor proporción de altura en relación a su diámetro. Una interpretación similar podría darse a la relación AD2-IE ( $r=-0.35$ ), en el sentido de que árboles sometidos a algún nivel de competencia por luz son más esbeltos y, consecuentemente, logran una menor biomasa. Sin embargo, las correlaciones entre IE con AT y LC (0.19 y -0.07, respectivamente) fueron las más bajas. La cuarta

correlación importante se da entre AT y DN con  $r=0.53$ . En este caso, las correlaciones intermedias se dan entre las variables LC-AD2, LC-DN y AT-AD2, con valores de 0.33, 0.44 y 0.45, respectivamente.

Cuadro 3. Matriz de correlaciones de las Variables iniciales

VAR.	LC	AT	AD2	IE	DN
LC	1.00	0.59	0.33	-0.07	0.44
AT		1.00	0.45	0.18	0.53
AD2			1.00	-0.35	0.85
IE				1.00	-0.62
DN					1.00

LC= longitud de copa      IE= índice de esbeltéz  
 AT= altura total          DN= diámetro normal  
 AD2= variable combinada

### 5.2.2 Análisis de Componentes Principales

Las variables de interés fueron sometidas a un análisis de componentes principales con el objeto de discriminar a aquéllas que participaran en niveles poco significativos en la variación total de la muestra.

En el análisis de componentes principales de las 5 variables iniciales (Cuadro 2 del Apéndice), el IE tuvo un peso negativo en el primer componente principal (CP1), hecho que tiene una explicación biológica ya expresada en el análisis de la matriz de correlaciones (Cuadro 3). Sin embargo, dicha variable poco ayudó en el agrupamiento. Como sustituto de esta variable se utilizó su inversa ( $IE^{-1}$ ), denominándose Índice de Grosor (IG), el cual, aunque aumentó la variación explicada por el CP1, el incremento fue poco significativo. Por lo tanto, estas variables se eliminaron del agrupamiento.

Por las propiedades del primer componente principal (ver sección 3.3), el conjunto de variables que hizo la proporción más grande a la variación explicada por el CP1 fue el compuesto por AT, AD2 y DN (Cuadro 4). Con esta combinación de variables el CP1 explicó el 75 % de la variación total de la muestra, lo cual no fue logrado con ninguna otra combinación de variables.

La variable LC se eliminó definitivamente durante las pruebas de agrupamiento debido a que tuvo una relación poco consistente con los grupos, es decir, que sus valores no tuvieron una relación directa (o inversa) con las otras variables dentro de los grupos. Al respecto, cabe añadir que la variable LC al tener la más alta varianza (Apéndice 2) y poca relación con las otras variables dentro de los grupos, el agrupamiento se hizo más confuso (ver SAS, 1987). Desde el punto de vista fisiológico, podría decirse que la longitud de la copa no tiene una relación directa con la producción de biomasa, como la tendría, por ejemplo, el diámetro de copa. Valores grandes o pequeños de la longitud de copa de las diferentes especies podrían indicar un temperamento en particular (tolerancia a la sombra). De hecho, la medida de la longitud de copa se ha realizado con este fin (Hocker, 1972).

El primer componente principal, como respuesta al efecto luz, muestra una tendencia creciente a medida que los árboles alcanzan mayor tamaño. De tal manera que árboles con características similares dentro de un grupo, también tuvieron valores de su CP1 semejantes entre sí y diferentes entre grupos, lo cual significa que los árboles dentro de un mismo grupo presentaron dimensiones aproximadamente comparables. Esto último se logró en

mayor medida al eliminar la variable LC del agrupamiento y al asociar el CP1 con los grupos producidos.

### 5.3. ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

La muestra conjunta de árboles grandes y medianos produjo un total de 4 752 observaciones, las cuales al someterse al procedimiento PRINCOMP de SAS arrojaron los resultados del Cuadro 4. Los componentes principales (CP) fueron obtenidos de la matriz de correlaciones, donde las variables originales se estandarizaron con media 0 y varianza igual a 1. Los CP resultantes tienen media 0 y varianza igual al valor característico correspondiente (Cuadro 3 del Apéndice).

El valor característico del primer componente principal explica el 74.57 % de la variación total, mientras que el segundo lo hace en apenas el 20.58 % y el tercer componente explica el 4.85 %. Por lo tanto, se puede reducir el número de variables en

Cuadro 4 Resultados del análisis de componentes principales para 3 variables.

VARIABLE	COMPONENTES PRINCIPALES		
	PRIMERO	SEGUNDO	TERCERO
AT	0.4890	0.8665	0.1004
AD2	0.6071	-0.4207	0.6741
DN	0.6263	-0.2687	-0.7318
porcentaje de la variación	74.57	20.58	4.85

el problema, usando los dos primeros componentes los cuales explican conjuntamente el 95 % de la variación.

Por otro lado, el vector característico del primer CP presenta coeficientes que le dan mayor peso a las variables AD2 y DN (Cuadro 4), por lo que podría interpretarse como un "índice de dominancia en biomasa". El segundo componente presenta coeficientes con mayor peso en la altura y pesos negativos en la variable combinada y el diámetro, de tal manera que puede interpretarse como como un "índice de esbeltéz o de dominancia en altura". La interpretación del tercer componente resultaría un tanto difícil de hacer, además que su aportación en la varianza total es poco significativa.

#### 5.4. AGRUPAMIENTO

En la Figura 1, se presenta el número de grupos modales obtenidos del agrupamiento jerárquico. Aunque se aprecian prácticamente 3 modalidades en la gráfica (para 6, 9, 10 y 16 grupos), se decidió utilizar la de 6 grupos, por su mayor frecuencia para valores de k.

Los resultados del agrupamiento disjunto con el procedimiento FASTCLUS de SAS, se presentan en el Cuadro 4 del Apéndice.

En el Cuadro 5 se observan las medias y desviaciones estandar (DE) de las variables bajo estudio en cada grupo, así como las del CP1 asociado.

Aparentemente, existe una relación directa entre las medias de las variables con los grupos.

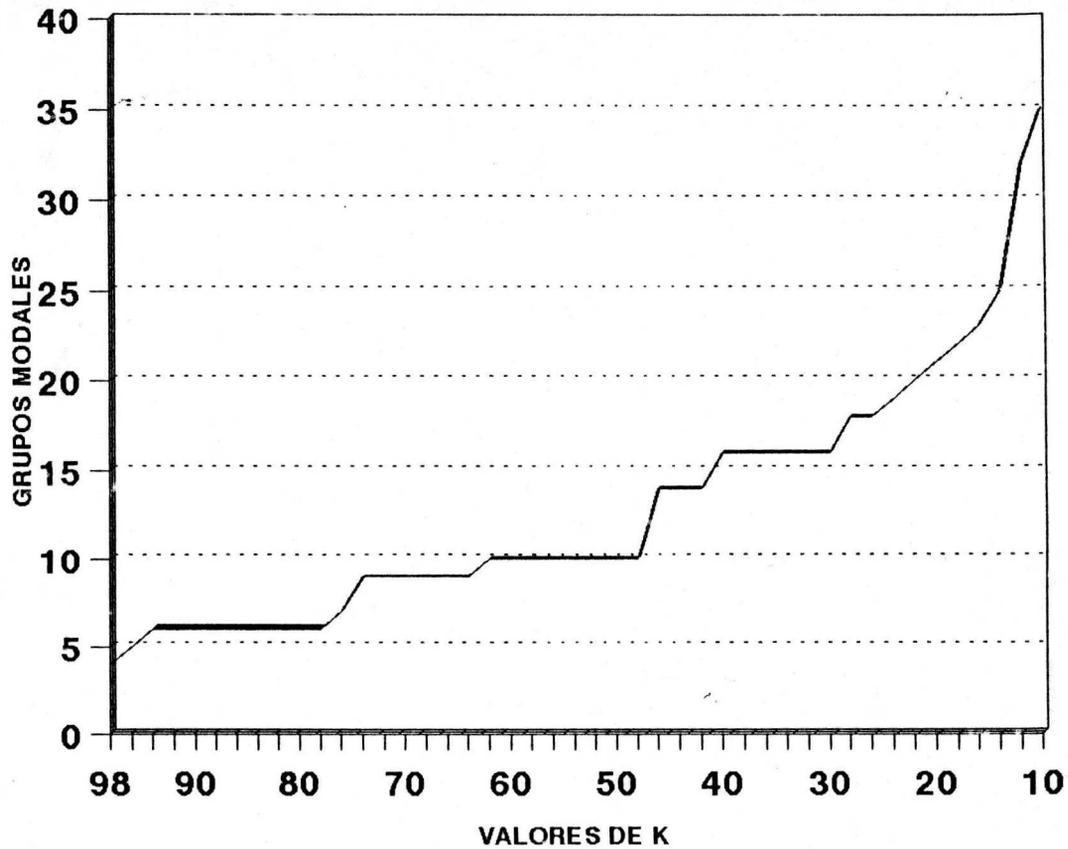


FIGURA 1. Valores de k y número de grupos modales como resultado del agrupamiento jerárquico.

Cudro 5 Centroides de grupo ( $\bar{x}$ ) y desviaciones estandar (DE).

GRUPO	AT (m)		DN (cm)		AD2 (m <sup>3</sup> )		CP1	
	$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE
1	9.2	1.45	21.2	0.08	0.49	0.45	4.94	0.86
2	13.3	1.12	28.5	0.10	1.23	0.87	7.42	0.88
3	17.1	1.58	44.0	0.11	3.51	1.71	10.75	1.42
4	19.6	2.17	82.5	0.10	13.48	3.34	18.31	2.49
5	19.0	2.11	122.0	0.10	28.51	6.06	27.36	4.72
6	20.7	2.57	154.2	0.08	48.95	2.77	40.83	2.91

AT= altura total  
DN= diámetro normal

AD2= variable combinada  
CP1= primer componente principal

En cuanto a la altura, los grupos 1 y 2 están bien diferenciados (Cuadro 6), pero no ocurre lo mismo para AD2, ya que en estos grupos, incluso el tres, no existe una clara diferenciación.

Para la altura, a partir del grupo 3 al 6, el traslape se incrementa (Cuadro 6), lo cual ocurre inversamente con AD2 donde la separación entre grupos es cada vez más marcada, especialmente desde el grupo 4, el cual presenta un traslape mínimo con el grupo 3. Los grupos 4, 5 y 6, se encuentran bien diferenciados por AD2 y DN. En este sentido, puede observarse que las varianzas de las variables (Cuadro 5), tuvieron una alta influencia en la diferenciación de los grupos. El diámetro sigue una tendencia asociada con la variable combinada, pero su varianza es pequeña.

Cuadro 6. Valores mínimos y máximos de las variables en cada grupo.

GRUPO	AT (m)		AD2 (m <sup>3</sup> )		DN (cm)		CP1	
	min	máx	min	máx	min	máx	min	máx
1	4.0	11.0	0.08	3.40	11.0	60.5	2.15	7.32
2	11.0	16.0	0.17	5.27	12.0	63.7	6.05	9.96
3	12.0	23.0	0.49	8.57	16.5	82.2	8.62	15.42
4	16.0	27.0	8.45	20.00	62.0	100.0	13.99	24.19
5	15.0	22.0	22.51	38.33	108.0	135.0	21.77	34.86
6	17.0	23.0	45.17	51.75	144.0	163.0	36.76	43.61

AT= altura total

DN= diámetro normal

AD2= variable combinada

CP1= primer componente principal

La alta varianza de AT ayudó a diferenciar los primeros 2 grupos, donde AD2 y DN presentaron poca variación. A medida que el arbolado es de mayor tamaño, la variación del volumen

(AD2) es más grande, lo que ayuda a diferenciar los grupos en base a dicha variable. Es por ello que los últimos 3 grupos se encuentran aislados del resto, en base a la variable combinada.

En la Figura 2, se observa la diferenciación de los 6 grupos obtenidos. Los grupos 5 y 6 se diferencian claramente del resto y representan a los árboles de mayor dimensión puesto que tienen los valores más altos para el primer componente principal. Además, la muestra esta mayormente representada en los primeros 3 grupos y, especialmente, los grupos 5 y 6 tienen pocos miembros por lo que puede tratarse de individuos con características ecológicas especiales. Por otro lado, se observa que la variable AT tiene mayor influencia en la formación de los grupos que DN.

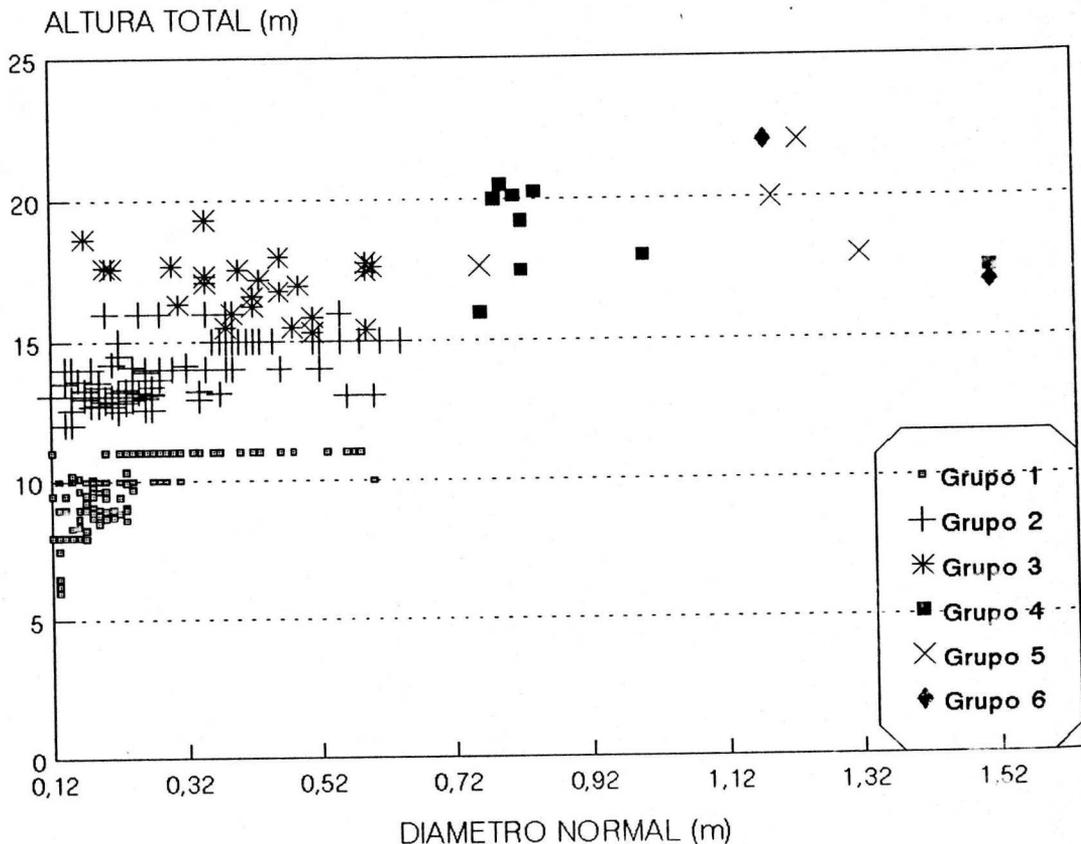


FIGURA 2. Distribución de los grupos utilizando la relación altura-diámetro.

#### 5.4.1. Estratificación de Individuos

Hasta aquí, se ha analizado la obtención de los grupos de acuerdo al ajuste de los mismos por la técnica de agrupamiento. Sin embargo, uno de los objetivos de este trabajo, es demostrar que dichos grupos son, en realidad, estratos verticales de la vegetación. Por lo tanto, para comparar dichos resultados, se elaboraron histogramas de frecuencias de altura total, diámetro normal, y variable combinada de la muestra total, con el objeto de obtener la estratificación a través del método clásico descrito en el capítulo de Antecedentes.

Dado que se compararon las discontinuidades de las gráficas con los grupos obtenidos del agrupamiento, en adelante se denominan tales discontinuidades como "estratos" para diferenciarlos de los grupos en el análisis.

En la Figura 3-a las categorías de altura presentan varias discontinuidades en su distribución. Si cada una de ellas se tomara como un estrato diferente, se tendrían seis o siete estratos. Son notables 2 discontinuidades. La primera se presenta a los 11 m y, la segunda, a los 21 m de altura, definiéndose 3 estratos de acuerdo a la técnica clásica.

Es notable, que el límite del primer estrato coincide con el límite superior del primer grupo obtenido por el agrupamiento disjunto, por lo que este primer grupo se podría denominar "estrato 1".

Discontinuidades menos notables se observan a los 9, 17 y 19 m. Sin embargo, de cualquier manera este criterio sería relativo, puesto que dependería del intervalo de clase que se

usara, ya que si éste fuera mayor que 1, entonces ningún estrato sería observado.

La Figura 3-b muestra una distribución típica del bosque irregular, donde la proporción de individuos pequeños es mucho mayor que la de árboles grandes, la cual debió mostrarse también en la distribución de alturas, si se hubieran incluido los datos de regeneración natural. El histograma de frecuencias de diámetros no aporta evidencia alguna de estratificación, puesto que representa una forma continua en su distribución.

Igualmente que el diámetro, la variable combinada, la cual es una estimación del volumen, (Figura 4-a) no presenta grandes saltos en su distribución, sin embargo, las clases de los árboles más grandes se encuentran muy separadas unas de otras. A partir de la categoría de  $8 \text{ m}^3$  las frecuencias no son mayores que uno.

En cuanto al primer componente principal, existen 5 grupos. El primero, entre los valores de 3 y 8, el segundo entre 9 y 10, el tercero entre 11 y 15, el cuarto entre 16 y 22 y, finalmente, el quinto entre 24 y 41. Comparando con el Cuadro 6, los primeros 4 grupos de la figura corresponden, aproximadamente, con los 4 primeros grupos de dicho Cuadro, los últimos 2 grupos ya no se distinguen fácilmente.

Al analizar estas mismas distribuciones de las variables para cada uno de los grupos obtenidos, se observó que cada uno, presentó más de una discontinuidad (Figuras 5 y 6). En el caso de la altura (Figura 5-a), las discontinuidades más evidentes se observan a los 11 y 21 m, lo cual es coincidente con la gráfica

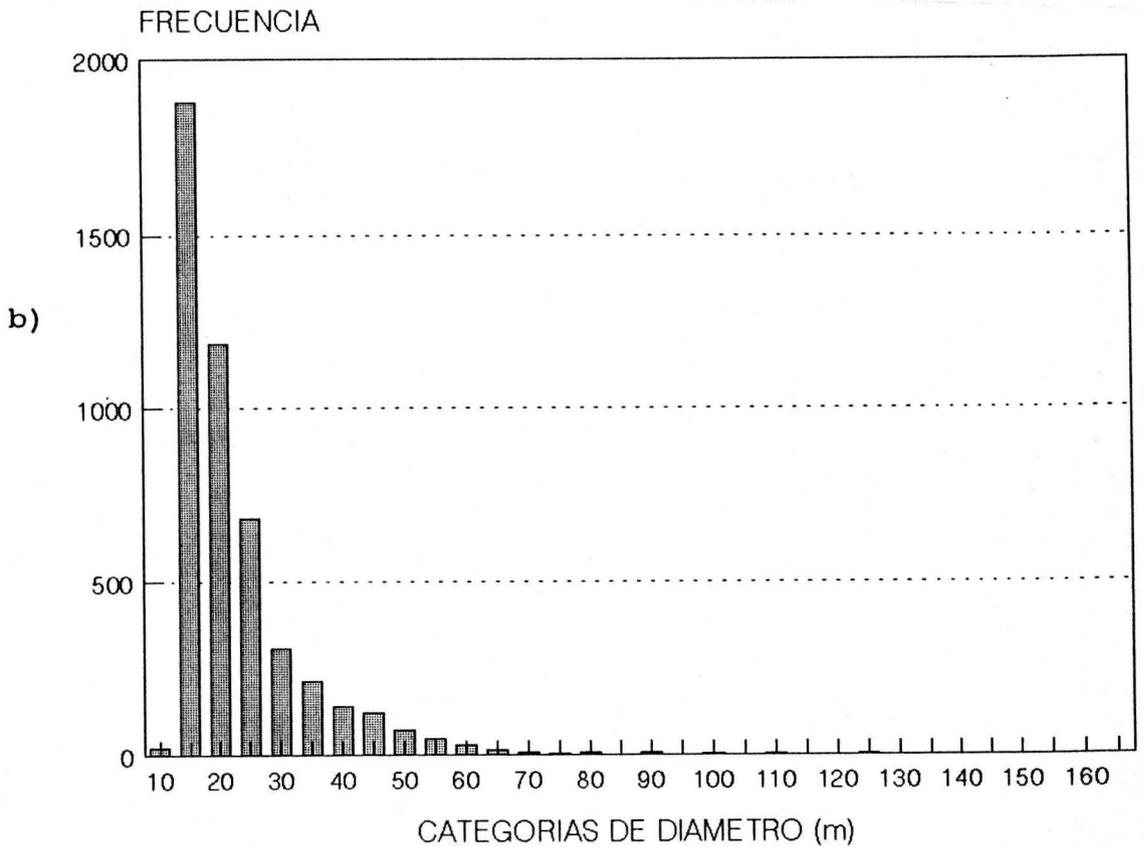
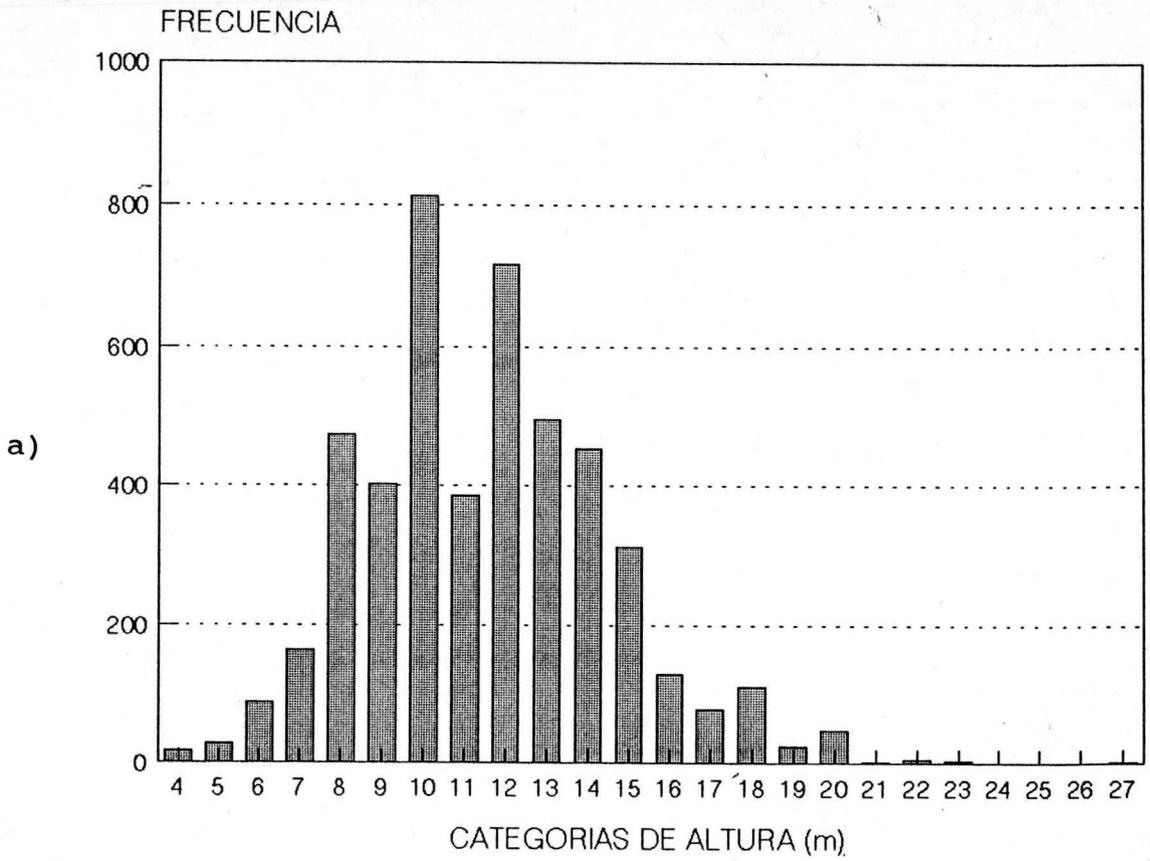


FIGURA 3 Histogramas de frecuencias de a) Alturas y b) Diámetros

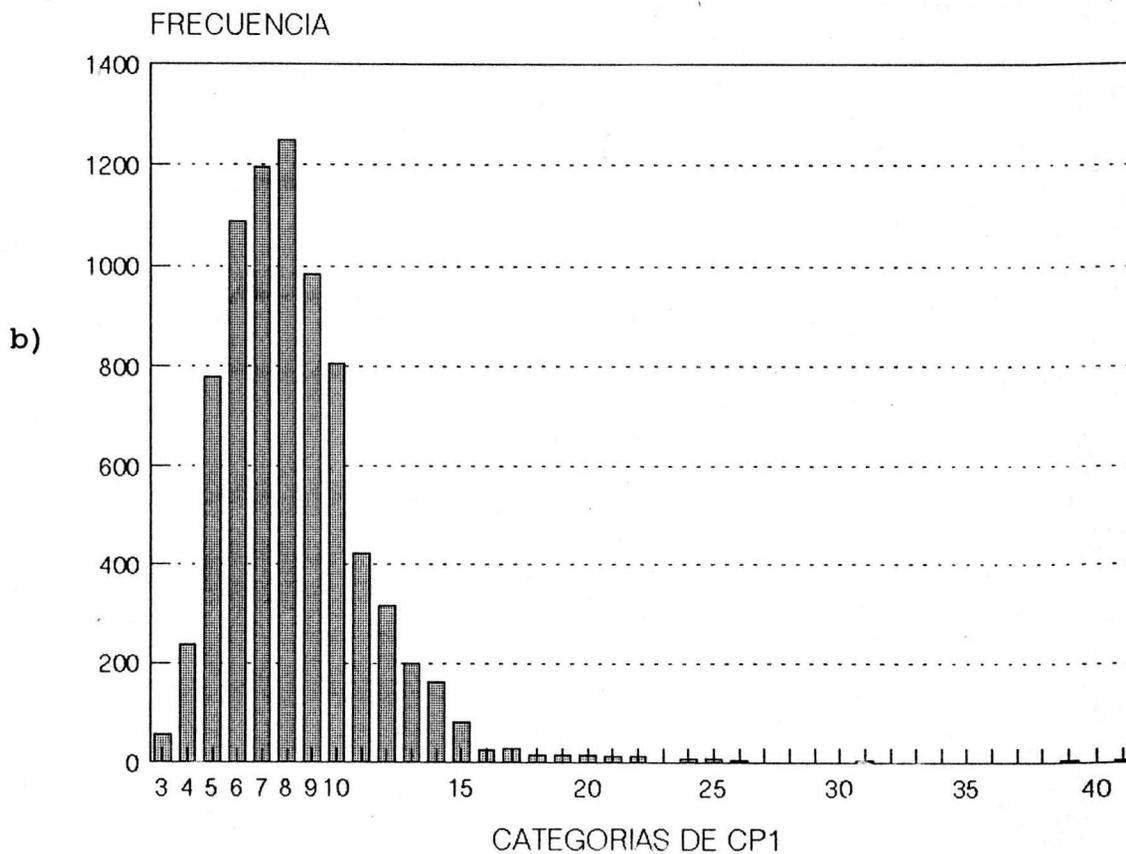
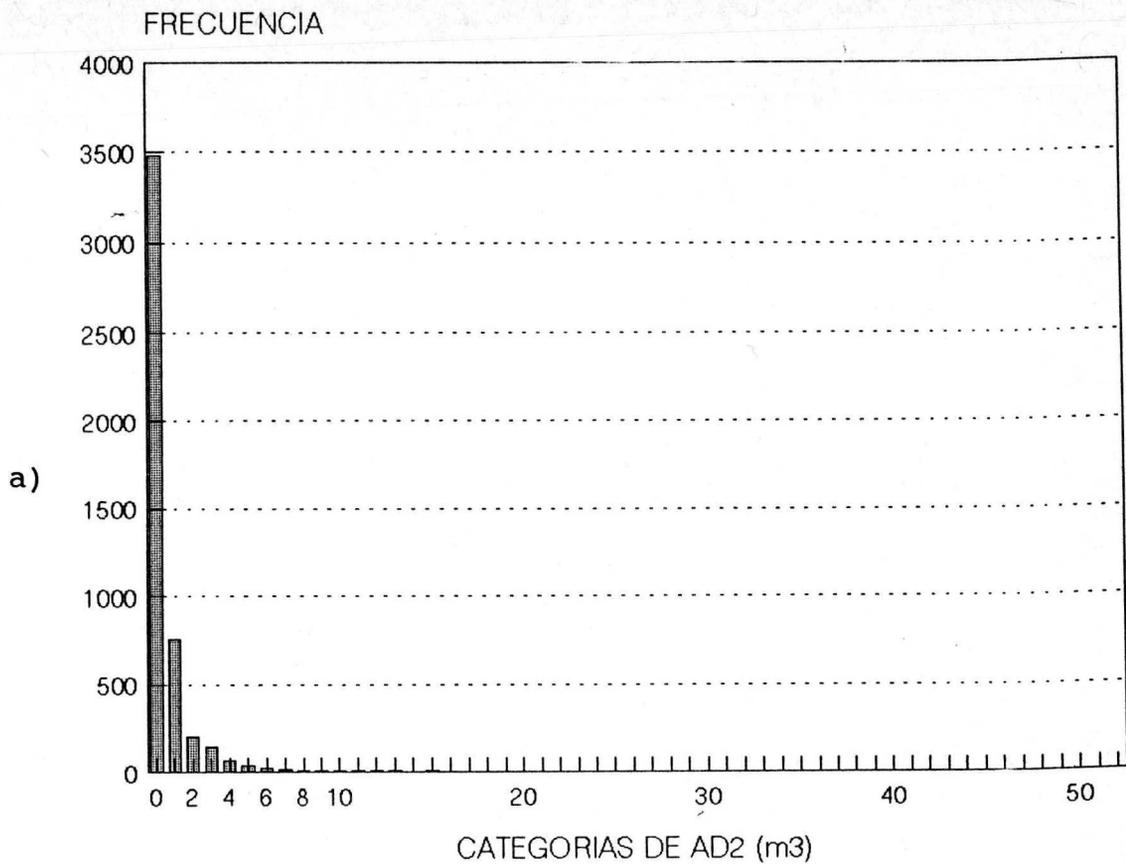


FIGURA 4. Histogramas de frecuencias de a) Variable combinada y b) Primer componente principal.

de alturas totales (Figura 3-a). Sin embargo, el límite del estrato 1 es en 11 m (Cuadro 6). Los siguientes estratos (basados en la altura), salvo algunas pequeñas discontinuidades en 17, 19, y 24 m (Figura 3-a), no son claros.

En la Figura 5-b, parece existir una ligera discontinuidad en la clase diamétrica de 25 cm, cercana al centroide del primer grupo (Cuadro 5). Sin embargo, la distribución de diámetros totales (Figura 3-b) no presenta alguna discontinuidad.

En cuanto a la variable combinada (AD2), parece existir una gran variabilidad después de la categoría de  $8 \text{ m}^3$  (Figura 4-a). Por grupos, se observa, en efecto, que los 2 primeros no se diferencian claramente uno de otro, mientras que a partir de los  $8 \text{ m}^3$ , la diferenciación es más clara (Figura 6-b).

El primer componente principal (CP1), a partir de la clase 16 (Figura 4-b), primero se mantiene uniforme y, arriba de la clase 23 presenta valores discontinuos con bajas frecuencias. En la Figura 6-a, el CP1 presenta pequeñas zonas de traslape en los primeros 3 grupos. En los grupos 3, 4 y 5 el traslape es mayor, pero el grupo 6 se encuentra más aislado del resto. Destaca el grupo 4 con una distribución uniforme entre los valores 16 y 21. Cabe resaltar que el CP1 es una variable que sintetiza la información de tres variables y, por esta razón, al asociarla con los grupos o estratos, a éstos los caracteriza de manera más o menos precisa. En otras palabras, en la asociación del CP1 con los grupos formados, las intersecciones entre éstos son pequeñas en relación con las variables originales por separado.

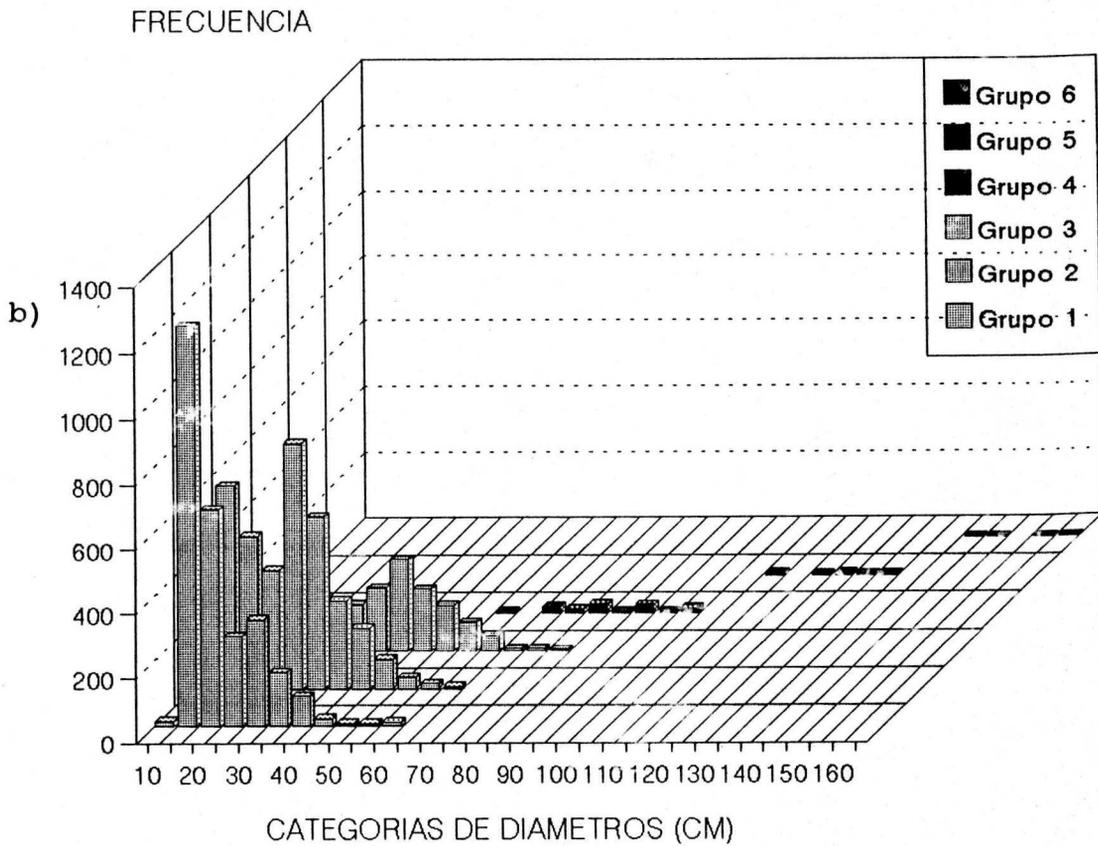
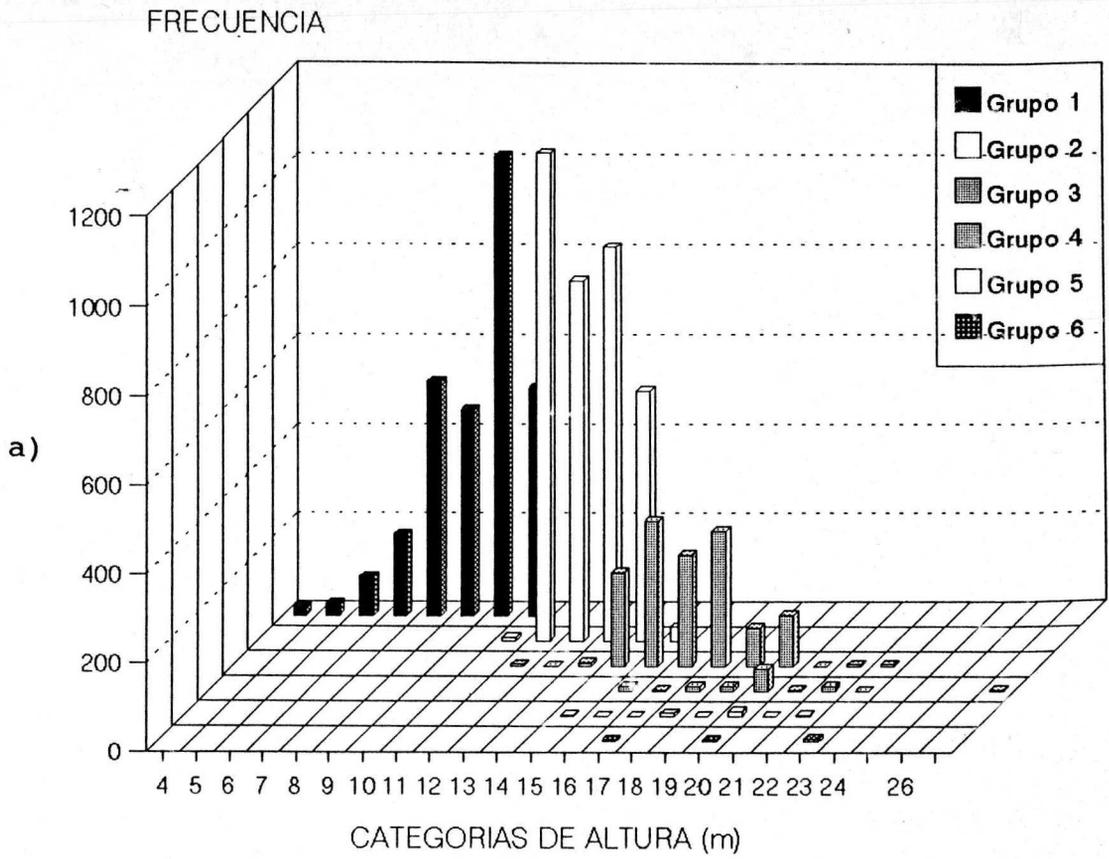


FIGURA 5. Histogramas de frecuencias de a) Alturas y b) Diámetros, por grupos.

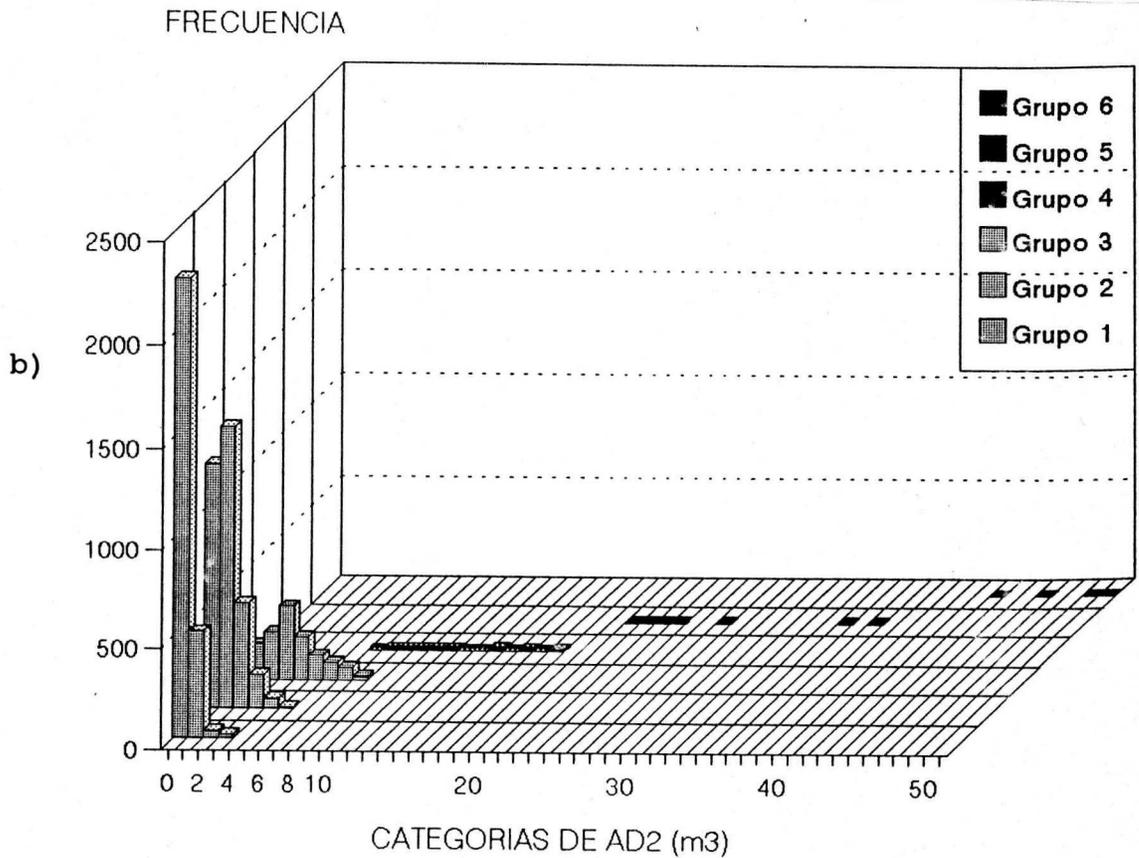
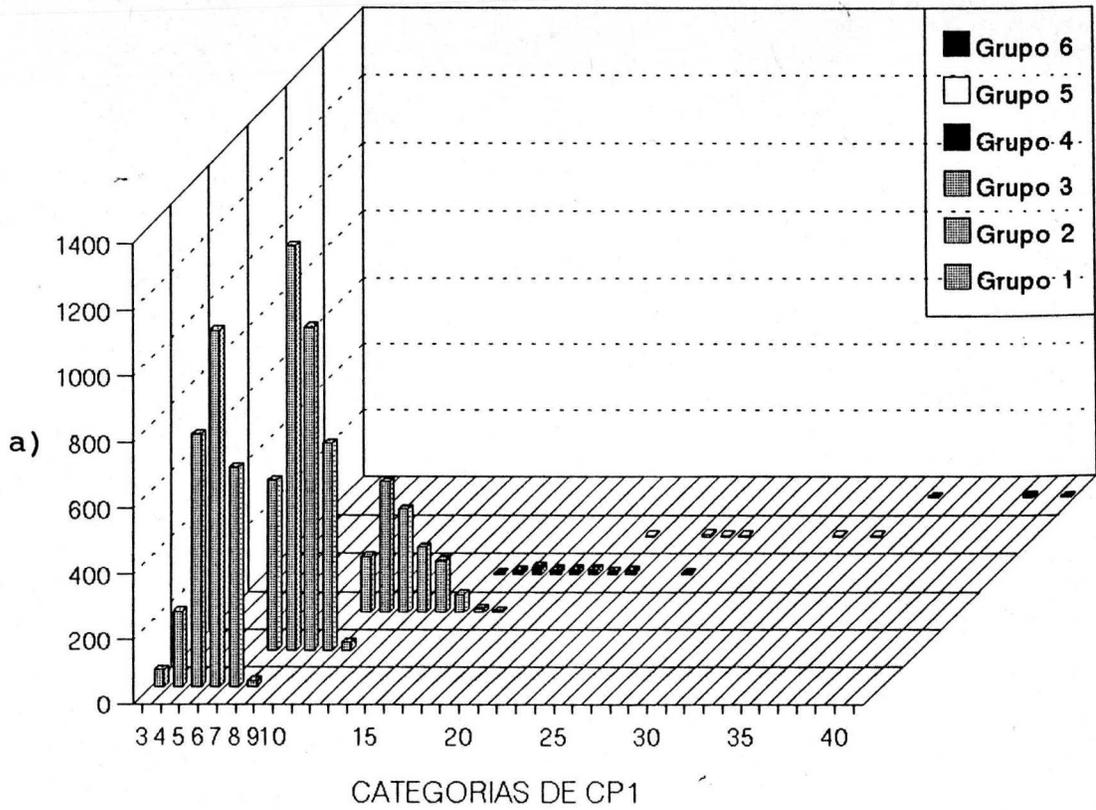


FIGURA 6. Histogramas de frecuencias de a) Primer componente principal y b) Variable combinada, por grupos.

En términos generales se puede afirmar que los primeros 2 grupos o estratos de esta vegetación se distinguen, primeramente, por su altura, ya que es precisamente en éstos donde existe la mayor densidad y, por lo tanto, la mayor competencia por luz y nutrimentos. El grupo 3 puede ser un estrato intermedio y se diferencia claramente de los primeros 2 por su altura y CP1, ya que a partir de este tercero, los grupos 4, 5 y 6 se encuentran diferenciados, casi exclusivamente, por la variable combinada y el diámetro, puesto que la altura en estos niveles de la estratificación, ya no tiene mayor influencia.

Puesto que la AT y el CP1 ayudan a diferenciar claramente los primeros 3 grupos, los cuales, además contienen el mayor número de individuos (ver Apéndice 4), puede decirse que corresponden efectivamente a estratos de la vegetación. Los grupos 4 al 6 forman grupos muy pequeños y aislados de árboles maduros y sobremaduros que han alcanzado su máximo crecimiento en volúmen. Estos 3 grupos podrían fusionarse en un sólo estrato denominado "emergente", el cual contiene a todos aquellos árboles que por su biomasa dominan al resto de la vegetación. Sin embargo, estos se seguirán mencionando por separado, para los fines del estudio.

#### 5.4.2. Composición Florística por Estratos.

A continuación se describe la composición florística por estrato con el objeto de identificar aquellas especies más comunes, así como las dominantes o las que caracterizan un estrato en particular por estar mejor adaptadas a ese hábitat, esto último con la ayuda del índice de dominancia de Sarukhan (1968).

La especie dominante del estrato 1 (Cuadro 7), es el Guano botán (*Sabal japa*) sobresaliendo en cuanto a número, ya que sus dimensiones promedio fueron menores que las del resto del grupo. En los estratos 2 y 3, el Ramón (*Brosimum alicastrum*) y el Jobo (*Spondias mombin*) son dominantes, pero su índice de dominancia máximo lo alcanzan en el estrato 2. El estrato 4 esta dominado por el Cedro rojo (*Cedrela odorata*), el 5 por Pich (*Enterolobium cyclocarpum*) y el 6 nuevamente por Cedro rojo. El índice de dominancia alcanza sus valores máximos en el segundo estrato y después desciende drásticamente en los siguientes estratos. En este sentido, se puede establecer que las especies Ramón, Jobo, Guano botán y Tabaquillo son las especies dominantes en el área de estudio. Las especies de los estratos 4, 5 y 6 tienen los valores más bajos de este índice debido, principalmente, a su número de individuos. Sin embargo, son especies cuya biomasa promedio es superior a la del resto.

Cabe señalar que las especies Cedro rojo, Ceiba y Pich presentaron poca o nula regeneración natural, siendo esto una característica inherente de las especies intolerantes a la sombra.

El ID también ayuda a identificar a las especies que son distintivas de un estrato determinado, ya que aquéllas que se encuentran adaptadas a ciertas condiciones ambientales, o mejor dicho, microambientales, se desarrollan mejor manifestando un ID alto (Sarukhan, 1968). Sin embargo, al calcular el ID en cada estrato, no se puede conocer la forma en que una determinada especie va ocupando los estratos hasta alcanzar aquél donde manifiesta su máximo desarrollo. Si se modela la ocupación de las especies en cada metro de altura, puede describirse la estructura

Cuadro 7. Las primeras 5 especies dominantes de cada estrato

ESTRATO	ESPECIE	N	ID	AT* (m)	DN* (cm)	AD2* (m <sup>3</sup> )
1	GUANO BOTAN	34	11.9	9.0	17.3	0.267
	JOBO	21	7.2	9.4	20.1	0.438
	TABAQUILLO	14	2.3	8.9	19.8	0.406
	RAMON	7	0.6	9.4	21.6	0.525
	KANISTE	8	0.6	8.7	21.4	0.444
2	RAMON	21	17.1	13.7	28.2	1.203
	JOBO	19	14.6	13.1	27.1	1.093
	GUANO BOTAN	26	5.5	12.9	17.4	0.401
	KANISTE	7	0.4	13.0	21.1	0.629
	ROBLE	3	0.2	12.9	34.0	1.631
3	RAMON	12	11.5	17.2	42.7	3.326
	JOBO	5	1.4	16.8	45.7	3.686
	JABIN	2	0.02	17.1	34.7	2.257
	JOBILLO	2	0.02	17.7	29.6	1.694
	ROBLE	1	0.01	17.0	49.5	4.448
4	CEDRO ROJO	1	0.017	20.1	81.1	13.390
	RAMON	1	0.011	20.2	84.5	14.506
	CEIBA	.3	0.001	19.2	82.0	13.109
	ROBLE	.2	.0002	17.5	82.0	11.682
	CAOBA	.2	.0001	20.5	79.1	12.855
5**	PICH	.2	.0014	17.7	119.2	24.956
	CEDRO ROJO	.2	.0004	20.0	123.0	30.546
	CAOBA	.1	.0001	22.0	132.0	38.333
	YAXNIC	.1	.0000	18.0	118.5	25.276
6**	CEDRO ROJO	.2	.0022	22.0	151.3	50.214
	PICH	.1	.0001	17.0	163.0	45.167

\* valores promedio de la especie en el estrato

\*\* se presenta el total de especies en el estrato

N= número de individuos por hectárea

ID= índice de dominancia

AT= altura total

DN= diámetro normal

AD2= variable combinada

vertical de la vegetación de una manera más precisa y, en consecuencia podrían, aunque a nivel teórico, identificarse patrones de crecimiento de las especies dentro de la selva estudiada. Por otro lado, se comprobaría si una especie pertenece en efecto a un estrato, si es distintiva de él o se encuentra

mayormente representada ahí por problemas de competencia u otras causas como son: disturbios naturales o inducidos, estrategias adaptativas, etc.. En las siguientes secciones se abordan estos aspectos.

#### 5.5. ESTRATIFICACION DE ESPECIES

La composición florística por estrato permite ver que existen especies características de uno determinado y, aún cuando pueden aparecer en otros estratos, su mayor capacidad competitiva la alcanzan en uno particular.

Un aspecto importante, fue conocer cómo es el paso de las especies a través de los estratos y en qué momento alcanzan su mayor desarrollo. Al respecto, la variable ideal para medir este paso es el factor tiempo. Sin embargo, para el presente estudio no se tienen remediciones de las parcelas. Una alternativa la constituyó el primer componente principal, el cual estuvo fuertemente relacionado con el tamaño del arbolado, en términos de su altura, variable combinada (como una estimación del volúmen) y diámetro. En el Cuadro 8, se presentan los coeficientes de correlación de las variables originales con el CP1, los cuales fueron calculados para toda la muestra y por estratos con el objeto de demostrar dicha relación. Primeramente, se observa una correlación total mayor del CP1 con DN, en segunda con AD2 y, con AT, el coeficiente de correlación es el más bajo. Sin embargo, todas ellas fueron altamente significativas al 0.1%. Por estratos, las correlaciones fueron altamente significativas para los primeros

4, pero los coeficientes más altos son con la altura en los estratos 1 y 2,

CUADRO 8. Correlaciones totales y por estrato de las variables originales con el CP1\*

VARIABLE	CORR. TOTAL	ESTRATO					
		1	2	3	4	5	6
AT	0.73	0.97	0.81	0.55	0.54	0.76**	0.85 <sup>NS</sup>
AD2	0.91	0.53	0.75	0.86	0.91	0.98	0.93 <sup>NS</sup>
DN	0.94	0.37	0.69	0.75	0.64	0.73 <sup>NS</sup>	-.57 <sup>NS</sup>

\* Correlaciones significativas al 1 %.

\*\* Significativa al 5 %.

NS No significativa.

con AD2 en los estratos 3, 4 y 5. Cabe destacar que en el estrato 6 ninguna correlación fue significativa. De lo anterior puede decirse en general que el CP1 tiene una alta correlación con las tres variables y, por estratos, dicha correlación es estadísticamente significativa con los primeros 5, a excepción de la correlación con DN en el estrato 5, la cual no fue significativa.

Por lo tanto, como ya se mencionó anteriormente, el CP1 tiene una relación estrecha con los estratos y, como estos se distribuyen en el espacio vertical, entonces al modelar el paso de una especie a través de ellos, se estaría modelando la ocupación de la misma a través de la altura de la vegetación.

En esta fase del estudio, se ajustó para cada especie la función acumulativa de la distribución Weibull de tres parámetros, utilizando como variable de respuesta la proporción de frecuencias del CP1. Sin embargo, dado que en este análisis no se incluyó la muestra que contenía a los individuos con DN < 12.5 cm,

fueron dudosos los ajustes obtenidos debido a que se desconocía el comportamiento de las curvas cuando se incluía información de su "cola izquierda". Este razonamiento, desde el punto de vista ecológico, era importante ya que al no incluir dicha información en el análisis se habría ignorado el potencial de regeneración de las especies estudiadas. Pero al incluir esta parte de la muestra, al análisis implicó no utilizar el CP1, ya que en la muestra de regeneración no se midieron las mismas variables (ver Metodología). Aún así, el ajuste de la Weibull con el CP1 es promisorio si el muestreo incluye árboles más pequeños en los que se midan las mismas variables. Tal afirmación se debe a que con dicho análisis se encontraron asociaciones de los parámetros con algunas características biológicas y ecológicas de las especies estudiadas.

#### 5.5.1. Distribución Weibull de la Variable Altura Total

En este caso, al utilizar la altura como única variable el problema se simplificó de tal manera que el objetivo principal del trabajo, que es estudiar la estratificación vertical de la selva no se perdió, puesto que la altura es la variable más importante en este fenómeno, además que, como se vió, tiene una alta correlación con el CP1.

Por lo tanto, la función acumulativa de la distribución Weibull de dos parámetros, fue ajustada a la variable altura, utilizando como variable de respuesta la proporción de frecuencias de altura por especie.

Antes de efectuar la estimación de parámetros con el procedimiento NLIN de SAS, primeramente, se eliminaron las especies:

Cascat (*Luehea speciosa*), Ceiba (*Ceiba pentandra*), Chilichojón (*Pricamia añtidesma*), Guarumo (*Cecropia obtusifolia*), Mora (*Maclura tinctoria*) y Ucuch (*Sapium tuercharmianum*), por no tener regeneración en toda la muestra. Otras 51 especies fueron eliminadas por poseer menos de 50 individuos. Más adelante, durante el análisis, otras 7 especies se eliminaron porque su ajuste no fue razonable, lo cual se debió a que su distribución fue errática, posiblemente afectada fuertemente por la ponderación (ver Metodología). Por lo tanto, sólo 54 especies fueron ajustadas.

#### 5.5.1.1 Estimación de parámetros de la distribución Weibull

En el Cuadro 9, se muestran los resultados del ajuste de la Weibull para cada una de las especies.

Los resultados, ordenados por el parámetro de escala, muestran una aparente asociación con el estrato al que pertenecen las especies. Por ejemplo, para los valores más grandes de  $b$ , las especies como el Cedro rojo (*Cedrela odorata*), Caracolillo (*Mastichodendron capirii*) y Yaxnic (*Vitex gaumeri*) llegan a ocupar los estratos más altos de la vegetación y todas las especies con valores de  $b$  menores que 3, son arbustos y arboles pequeños pertenecientes a los estratos más bajos. Sin embargo, especies como el Ramón (*Brosimum alicastrum*), Jobillo (*Astronium graveolens*) y Caoba (*Swietenia macrophylla*) son especies que alcanzan los estratos más altos, pero su parámetro  $b$  no es mayor que 4.

La especie con el ajuste más bajo, de acuerdo con el criterio de suma de cuadrados del error, fue el Cedro rojo, debido a que su curva muestral tuvo una forma sinuosa. Esta misma forma

fue observada también en otras especies como una depresión de la curva en el rango de 6 a 15 m de altura. Al respecto, primero se pensó que existían problemas causados por la ponderación o porque dicha distribución bimodal fuera característica de esas especies. Sin embargo, las que mostraron dicho patrón coincidían en que la mayoría tienen un uso comercial o doméstico. Las especies que mostraron este problema fueron: Cedro rojo (*C. odorata*), Yaxnic (*V. gaumeri*), Jabín (*Piscidia communis*), Quina (*Exostema mexicanum*), Kanisté, (*Pouteria campechiana*), Maculis (*Tabebuia rosea*), Roble (*Bourreria oxyphyllaria*), Machiche, (*Lonchocarpus castilloi*), Negrito (*Simaruba glauca*), Guano botán (*Sabal japa*), Guaya (*Talisia olivaeformis*), Ramón (*Brosimum alicastrum*) y Jobillo (*Astronium graveolens*). En Caoba (*S. macrophylla*), Tastab (*Guettarda. combsii*) y Tamay (*Zuelania guidonia*) la depresión no fue evidente. Por otro lado, es posible que el Sacchacá (*Dendropanax arboreus*) y Zapote (*Manilkara zapota*), hayan estado sometidos a una corta más severa en virtud de que no se encontraron árboles mayores de 18 m de

Cuadro 9 Estimación de parámetros de la distribución Weibull para 54 especies

ESPECIE	PARAMETROS		SUMA DE CUADRADOS DEL ERROR
	B	C	
CEDRO ROJO	17.5458	3.67770	0.1662040
CARACOLILLO	13.4626	3.88481	0.0454766
JOBO	11.3482	3.20816	0.0105487
YAXNIC	11.0017	3.17561	0.0347090
HULE	10.2235	3.93485	0.0317454
CHACA	9.4037	2.54720	0.0017881
JABIN	7.5611	1.91514	0.0126951
QUINA	6.2152	2.15088	0.0036495
KANISTE	5.8786	1.29277	0.0061527

...Continúa CUADRO 9.

ESPECIE	PARAMETROS		SUMA DE CUADRADOS DEL ERROR
	B	C	
CHACTECOC	5.8063	1.13371	0.0041968
RAMON COLORADO	5.8017	1.49328	0.0070356
MACULIS	5.3990	1.64061	0.0121312
TABAQUILLO	5.3228	1.24401	0.0083067
COPAL	5.2805	1.68242	0.0010594
ROBLE	5.2317	1.01844	0.0052585
TAMAY	4.9639	1.45920	0.0023114
KATALOX	4.9547	1.04008	0.0164503
SACCHACA	4.7961	0.89003	0.0105060
XKOS	4.6751	2.62142	0.0009792
COPAL COLORADO	4.5828	1.49319	0.0084560
TASTAB	4.3955	1.34026	0.0090649
MACHICHE	4.0983	1.06363	0.0131440
XINCHE	4.0390	2.54082	0.0110097
IBACH	3.8522	1.78877	0.0021702
CAOBA	3.8176	1.76506	0.0013150
ECULU	3.7980	2.20834	0.0038864
ZAPOTE	3.6234	0.82585	0.0142358
NARANJILLO	3.4918	1.50899	0.0037186
NEGRITO	3.4810	2.31290	0.0082581
GUANO BOTAN	3.4243	1.08648	0.0063825
PIMIENTA	3.3993	1.58175	0.0046238
PERESCUTZ	3.3592	2.88082	0.0070296
CANCHUNUB	3.2550	2.66188	0.0081349
GUAYA	3.2451	1.50640	0.0031880
LIMONARIA	3.2096	1.75883	0.0004605
AXIOTILLO	3.1338	1.94079	0.0013790
RAMON	3.0639	1.13463	0.0077037
JOBILLO	3.0525	1.25658	0.0006391
GUANO KUM	2.8123	1.39749	0.0010874
ELEMUY	2.8095	1.44834	0.0037806
SACBAKEKAN	2.6675	2.94544	0.0134647
ZAPOTILLO	2.6141	1.55990	0.0005617
SIPCHE	2.4811	1.68487	0.0115005
GUAYABILLO	2.2841	1.59925	0.0071695
LAURELILLO	2.2745	1.07060	0.0012554
BOTONCILLO	2.1575	2.29677	0.0000876
SACOCLOC	2.1546	1.63025	0.0053153
DESCONOCIDO 1	2.1508	1.80981	0.0066518
AKITZ	1.6837	1.47957	0.0000000
CAIMITO	1.6505	3.69686	0.0033480
YAXCANAN	1.5198	2.16989	0.0001751
TRES MARIAS	1.4145	1.54638	0.0000796
BAYAL	1.3334	1.09890	0.0006738
CAMBALUCH	1.1550	1.48763	0.0003084

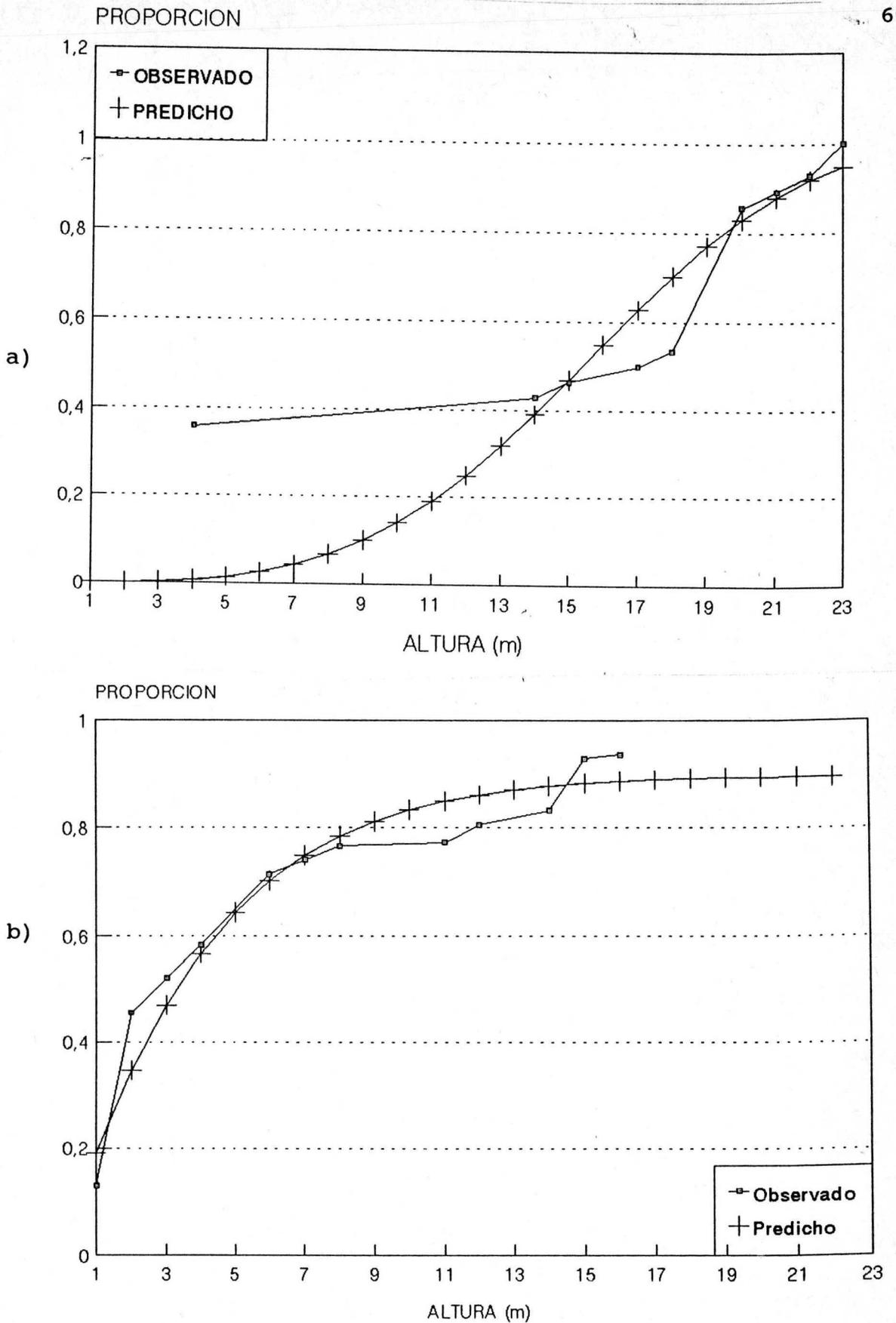


FIGURA 7. Especies en que se observó depresión de su curva, posiblemente debido a cortas. a) Cedro, b) Machiche.

altura y porque tuvieron parámetros de forma,  $c$ , con valor menor que 1, lo que indica que existen pocos individuos en la parte media de la curva.

En la Figura 7, se presentan 2 de las especies que tuvieron el problema de depresión posiblemente debido a cortas, antes mencionado.

Al existir la posibilidad de las cortas, se consideró que los resultados obtenidos hasta aquí y los consecuentes, debían tomarse con cierta reserva.

#### 5.5.1.2. Tasas de crecimiento de la distribución Weibull

La tasa máxima de crecimiento de la proporción (TMCP), coincide con el punto de inflexión de la función acumulativa de la Weibull. Se denotará por  $H_{max}$  a la altura donde se da la TMCP. De la misma manera,  $H_{95}$  y  $T_{95}$  son, respectivamente, la altura y la tasa de crecimiento de la proporción donde una especie alcanza el 95 %. Estos parámetros, sin embargo, no pudieron ser calculados para las especies Sacchacá y Zapote, debido a que sus parámetros de forma,  $c$ , tuvieron valores menores que 1. Puesto que el cálculo de  $H_{max}$  y TMCP dependen de  $c$  y principalmente de la expresión (1) de la sección 4.3.3.1, obteniéndose una indeterminación cuando  $c < 1$ .

El Cuadro con todos los parámetros anteriores calculados por especie se presentan en el Apéndice 5.

En la Figura 8, se graficó  $H_{max}$  por especie con el objeto de encontrar alguna agrupación de las especies, observándose que 12 especies alcanzaron su máximo entre 0.102 y 0.881 m, 17 entre 1.143 y 1.99 m, 6 entre 2.158 y 2.437 m, 8 entre 2.725 y

3.317 m, 3 entre 3.392 y 5.142 m y, 6 entre 7.732 y 16.095 m. Es decir, que 43 (83 %) se encuentran agrupadas en el intervalo de 0.10 a 3.317 m.

La altura de la tasa máxima de crecimiento de la proporción (Hmax) esta fuertemente relacionada con el potencial de regeneración de una especie. En la gráfica (Figura 8), se observa que las especies Chacá, Hule, Yaxnic, Jobo, Caracolillo y Cedro rojo tienen fuertes problemas de regeneración, destacando esta última, la cual es una de las especies comerciales más importantes del País. Una característica importante de este grupo de especies es que son intolerantes a la sombra y por esta razón el establecimiento de su regeneración dentro de la selva resulta difícil. En contraste, el primer grupo de especies en la gráfica, representa a aquéllas que no tienen problemas de regeneración bajo el dosel de la selva. Así destacan el Roble, Machiche, Katalox, Ramón, Jobillo y Chactecoc, entre las especies arbóreas importantes de estratos intermedios. En este mismo grupo, el Guano botán, especie dominante del estrato bajo (ver Cuadro 7), alcanza aquí su mayor proporción de individuos, junto con otros arbustos y árboles pequeños como: el Bayal, Laurelillo, Cambaluch, Tres Marías y Akitz. Este grupo marcado en la gráfica, pudo extenderse hasta incluir el siguiente, de 17 miembros señalados, ya que su tasa de máxima proporción ocurre también en alturas pequeñas. Sin embargo, se observa una pequeña discontinuidad que separa dichos grupos (Figura 8).

En una siguiente gráfica (Figura 9), siguiendo el mismo orden de Hmax de la Figura 8, se tiene la TMCP por especie. Cabe resaltar que las especies con una baja TMCP, corresponden a

aquellas que alcanzan los estratos superiores e inversamente, valores altos de TMCP, pertenecen a las especies pequeñas. Relacionando la TMCP con la forma biológica de la especie o con el estrato, puede decirse que para valores de  $TMCP \leq 0.2$  se encuentran las especies de los estratos superiores; entre 0.2 y 0.4, se encuentran especies de estratos medios y cuando TMCP es mayor de 0.4, las especies corresponden al estrato bajo o sotobosque. En esta última clasificación destaca el Caimito (*Chrysophyllum caimito*), por tener el valor más alto de TMCP, que correspondería al de un arbusto pequeño pero que, sin embargo, es un árbol que puede alcanzar los 15 m de altura (Pennington y Sarukhán, 1968).

De lo anterior, puede decirse que TMCP se encuentra fuertemente relacionada con la especie en términos de su forma biológica y tolerancia a la sombra, puesto que las especies con las tasas más bajas (Figura 10), son altamente demandantes de luz y pertenecen a estratos altos. En este sentido, el Ramón es una especie que llega a alcanzar los estratos más altos de la vegetación, sin embargo es una especie tolerante, en cierto grado, a la sombra ( $TMCP=0.26$ ).

La TMCP esta asociada con  $H_{max}$ , pero esta altura indica el potencial de regeneración, de tal manera que si TMCP es grande, puede tratarse de una especie de bajo porte o con alta regeneración y viceversa cuando TMCP es pequeña. Si dicha tasa se relaciona con  $H_{95}$ , es decir con la altura donde una especie tiene el 95 % de su proporción, entonces se obtendría la posición sociológica (PS) dentro de la vegetación total, ya que dicha relación implica una tasa de máximo crecimiento de la proporción de

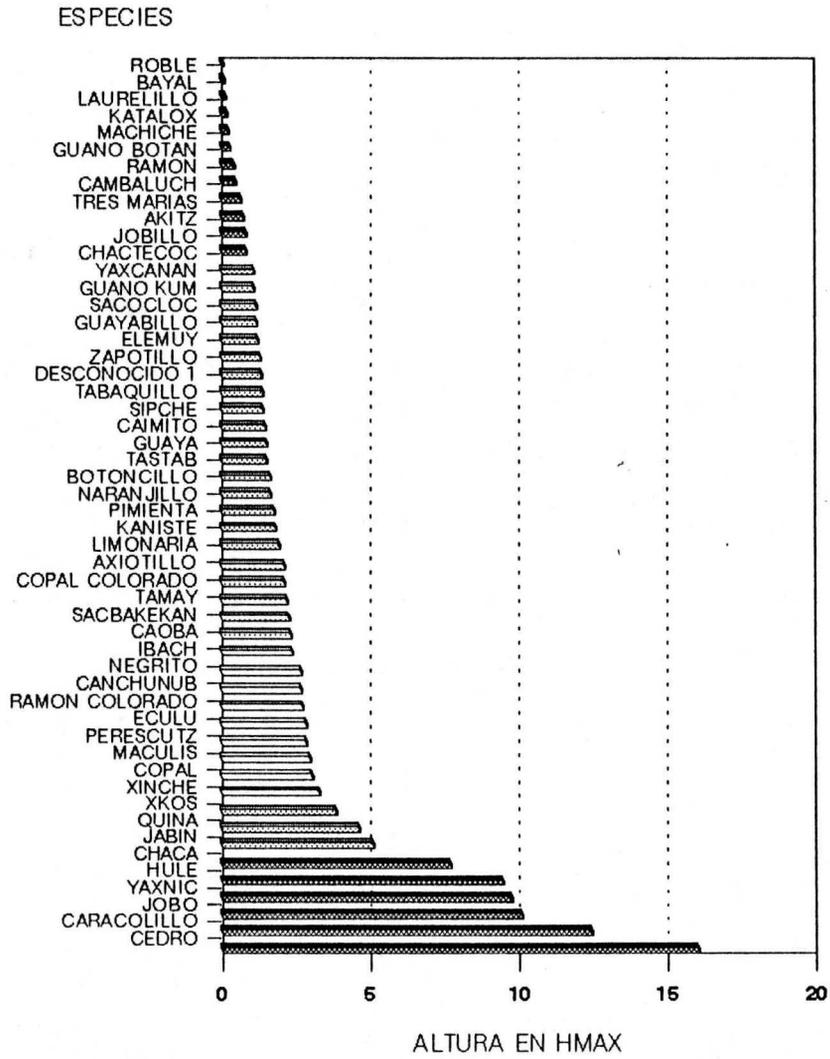


FIGURA 8. ALTURA EN QUE OCURRE LA TASA MAXIMA DE CRECIMIENTO DE LA PROPORCION DE INDIVIDUOS DE UNA ESPECIE

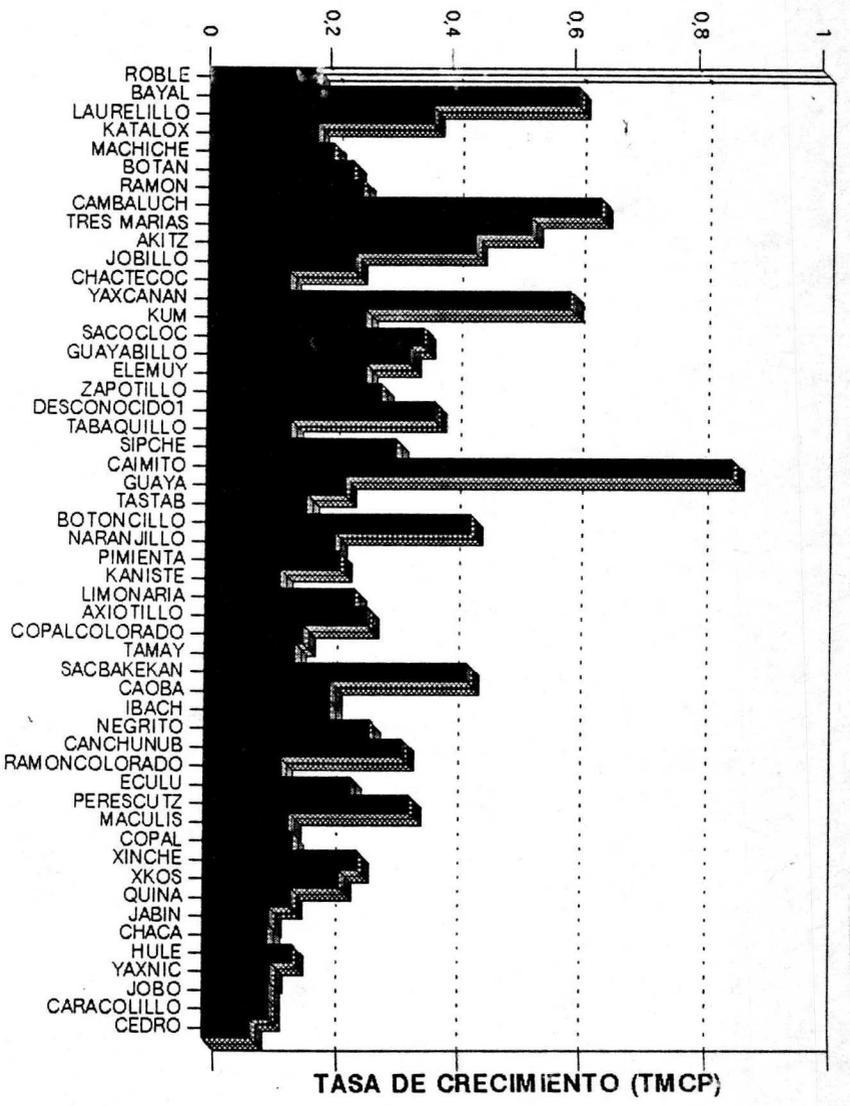


FIGURA 9. Tasas de crecimiento máximo de la proporción (TMCP) para cada especie ordenada en base a su Hmax.

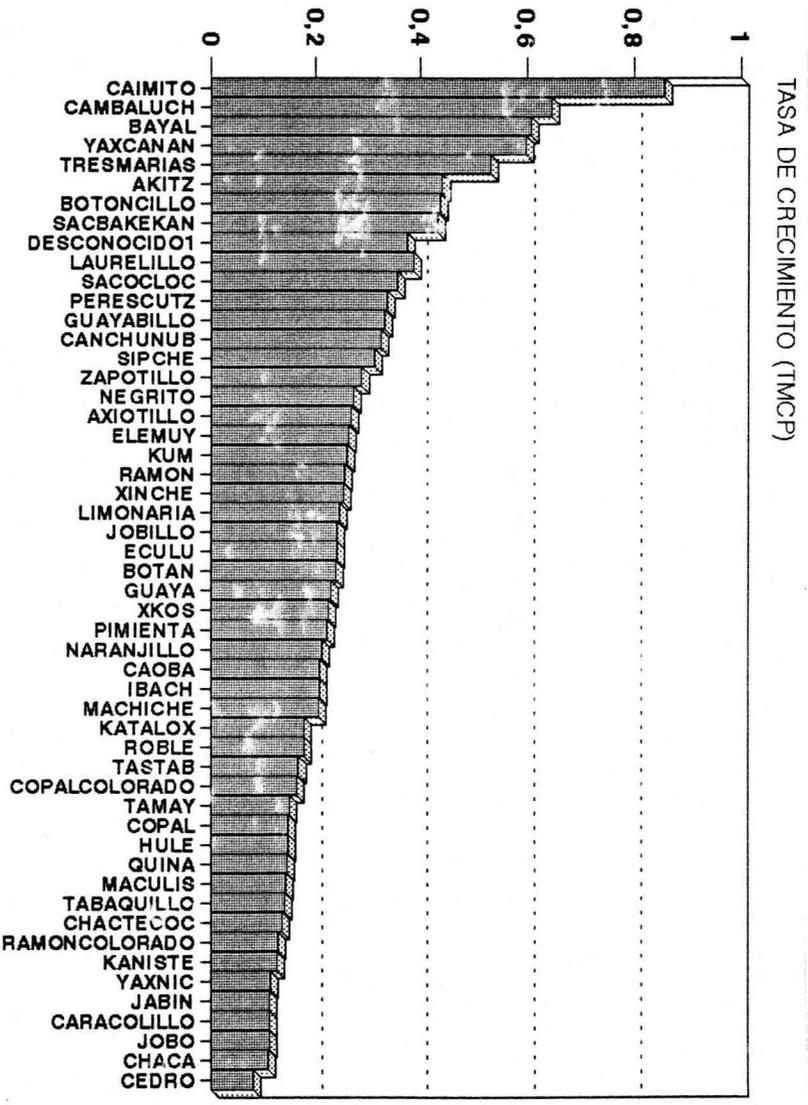


FIGURA 10. Especies ordenadas en base a su tasa máxima de crecimiento (TMCP).

una especie, ponderada por la altura máxima que puede alcanzar dentro del espacio vertical de la vegetación. Entonces, la relación TMCP/H95 produce un nuevo parámetro (PS) cuyos resultados se puede observar en la Figura 11. Aquí, en general, los arbustos y árboles pequeños se encuentran agrupados en el lado izquierdo de la gráfica, mientras que en el extremo derecho se encuentran los árboles grandes con escasa regeneración. Es evidente que el orden determinado por la PS en la gráfica (Figura 11) se encuentra influenciado por la capacidad de regeneración de las especies (ver Figura 8). Por esta razón la Caoba y Ramón, especies que alcanzan estratos superiores, se encuentran más o menos en la mitad de la gráfica (Figura 11) con una PS de 0.03 y 0.032, respectivamente.

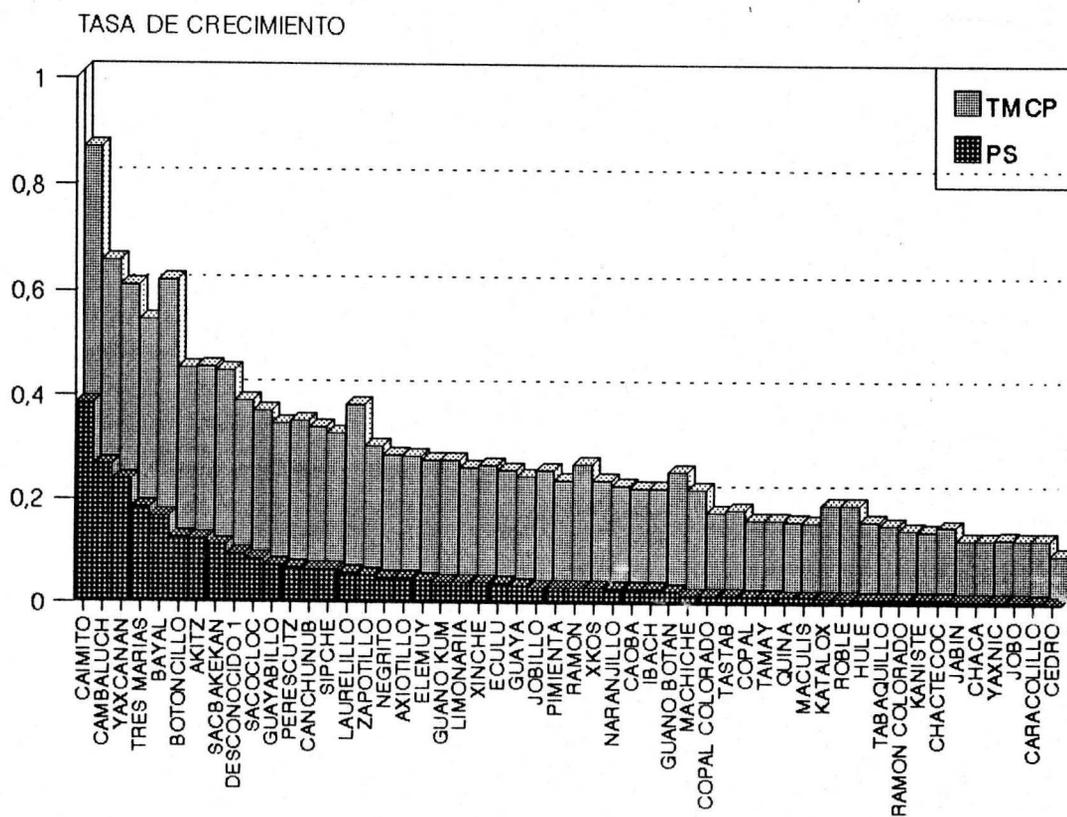


FIGURA 11. Posición sociológica (PS) y tasa máxima de crecimiento (TMCP) por especie.

Las especies hasta aquí analizadas, pueden clasificarse en 3 grupos, de acuerdo a los parámetros TMCP, PS y H95. Con ayuda de la Figura 11 y el Apéndice 6, se demuestra, que cuando TMCP es menor o igual que 0.2 y PS es menor que 0.02, todas las especies que se encuentran en este intervalo de valores son árboles cuya altura máxima (H95) es mayor que 9.5 m, siendo únicamente Copal colorado (*Cupania glabra*) y Tastab (*Guettarda combsii*) las especies que tienen alturas cercanas a este límite inferior. Cuando TMCP esta entre 0.20 y 0.40 y PS entre 0.02 y 0.10, las especies tienen una altura máxima (H95) entre 4 y 9.5 m. Por lo tanto, son especies dominantes de los estratos 1 y 2, tales como Zapotillo (*Pouteria unilocularis*), Guano Kum (*Chrysophylla argentea*), Limonaria (*Trichilia minutiflora*), Ramón (*Brosimum alicastrum*) y Guano Botán (*Sabal japa*). Finalmente, cuando TMCP es mayor que 0.40 y PS es mayor que 0.10, las especies son principalmente arbustos cuya altura máxima no excede los 4 m, encontrándose especies distintivas de la muestra de regeneración, como el Botoncillo (*Piper sp.*), Cambaluch (*Randia sp.*), Yaxcanan (*Hamelia patens*), Bayal (*Sabal mayarum*), Tres marías y Sacbakekan (*Hybanthus yucatanensis*).

#### 5.6. DISTRIBUCION VERTICAL DE LAS ESPECIES

Hasta aquí se encontró que los parámetros TMCP, PS y H95 son útiles para discriminar a las especies bajo estudio.

Al calcular el índice de dominancia vertical (IDV) y analizar la dominancia de cada especie en cada altura, se encontró que existen especies que distinguen a los estratos. En el Cuadro

10, se observa que prácticamente son 8 las especies dominantes a través de los estratos verticales de la selva.

En orden de menor a mayor altura: Guano Kum (*Chrysophylla argentea*), Botoncillo (*Piper sp.*) Limonaria (*Trichilia minutiflora*), Guano Botán (*Sabal japa*), Tabaquillo (*Alseis yucatanensis*), Jobo (*Spondias mombin*), Roble (*Bourreria oxyphyllaria*) y Cedro Rojo (*Cedrela odorata*). Las siguientes especies fueron ocasionalmente codominantes con las anteriores: Guaya (*Talisia olivaeformis*), Quina (*Exostema mexicanum*), Jobillo (*Astronium graveolens*), Xinche (*Zanthoxylon sp.*) Ramon (*Brosimum alicastrum*), Zapotillo (*Pouteria unilocularis*), Caoba (*Swietenia macrophylla*), Kanisté (*Pouteria campechiana*), Chaca (*Bursera simaruba*), Yaxnic (*Vitex gaumeri*), Jabin (*Piscidia communis*), Machiche (*Lonchocarpus castilloi*) y Caracolillo (*Mastichodendron capirii*) (Apendice 6).

Se calcularon los porcentajes por especie respecto al IDV total de cada altura (Cuadro 10), con el objeto de determinar la contribucion de la especie en la altura donde es dominante. Primeramente, destacan en las alturas más bajas (1-3 metros) el Guano kum y Botoncillo, la Limonaria domina con menos del 42 % del IDV total de las alturas 4 y 5. En la altura 6, el Guano botán domina con más del 60 % del IDV. En la altura 7 el IDV total alcanza su valor mínimo, dominándola el Guano botán. El Tabaquillo domina la altura 8, mientras que el Jobo domina desde los 9 hasta los 17 metros de altura alcanzando más del 90 % del IDV total a los 13 m de altura. El Cedro rojo domina entre los 18 y 23 m de altura interrumpiéndose dicha dominancia a los 18 m, en donde el Roble tiene el 42 % del IDV total.

En general, los porcentajes muestran que las especies dominantes de alturas bajas, aunque tienen un IDV alto, contribuyen en menos del 85 % del porcentaje respecto al total de su altura (i.e. Guano Kum, Botoncillo y Guano Botán), en relación con las especies de alturas mayores, las cuales pueden tener índices de dominancia inferiores, pero su porcentaje de dominancia es superior (Cedro rojo y Jobo).

Cuadro 10. Especies con el mayor índice de dominancia vertical en cada altura.

ALTURA (m)	ESPECIE	INDICE DE DOMINANCIA	PORCEN- TAJE*
1	GUANO KUM	825.000	58.54
2	BOTONCILLO	27 732.800	81.48
3	BOTONCILLO	11 816.930	72.58
4	LIMONARIA	4 016.600	41.64
5	LIMONARIA	19.700	36.56
6	GUANO BOTAN	11.682	62.55
7	GUANO BOTAN	4.527	25.34
8	TABAQUILLO	41.361	47.50
9	JOBO	67.242	56.41
10	JOBO	204.669	74.01
11	JOBO	61.690	79.46
12	JOBO	184.102	77.34
13	JOBO	128.317	91.46
14	JOBO	51.539	86.89
15	JOBO	26.233	80.81
16	JOBO	2.113	68.74
17	JOBO	0.319	67.30
18	CEDRO ROJO	0.198	47.89
19	ROBLE	0.006	42.00
20	CEDRO ROJO	11.341	99.89
21	CEDRO ROJO	0.077	100.00
22	CEDRO ROJO	0.022	99.94
23	CEDRO ROJO	0.248	99.99

\* Porcentaje con el que contribuye la especie en el IDV total de la altura.

Un caso especial lo constituye el Ramon, el cual, de acuerdo con el Cuadro 7, debió ser dominante o codominante con el

Jobo en las alturas intermedias. Sin embargo en este análisis su dominancia se observa fuertemente opacada por la del Jobo en los estratos medios y por Botoncillo, Guano kum, Limonaria y Guano Botán en los estratos más bajo, donde presenta su máximo IDV en toda la muestra.

El Jobo y Ramón presentan resultados sumamente contrastantes. El Ramón tiene la capacidad de regenerarse bajo sombra, el Jobo solo puede hacerlo con luz directa del sol (una de las cualidades características de las especies secundarias), lo cual puede observarse en el Apéndice 6 y Figura 12 por su casi nula presencia en las alturas más bajas (1 a 5 m). Con el Ramón ocurre lo contrario, tiene una alta presencia en la regeneración pero en los estratos medios es dominado por el Jobo (Cuadro 10).

Cabe destacar que la especie Botoncillo fue "extraordinariamente" abundante en el sotobosque, conjuntamente con el Guano Kum. Sin embargo, el Botoncillo (*Piper sp.*) en forma natural es una especie indicadora de disturbios, y su presencia depende de la frecuencia con que suceden los disturbios naturales. En este caso, lo extraordinario de su abundancia posiblemente se deba, primero, a que se denominó como Botoncillo a varias especies del género *Piper*, las cuales son similares, y segundo, si se trata en efecto de una sola especie, los claros en la selva por disturbios naturales o humanos han sido frecuentes y, por lo tanto, favorecen su abundancia. En este caso habrá que pensar que las cortas han favorecido la abundancia de esta especie.

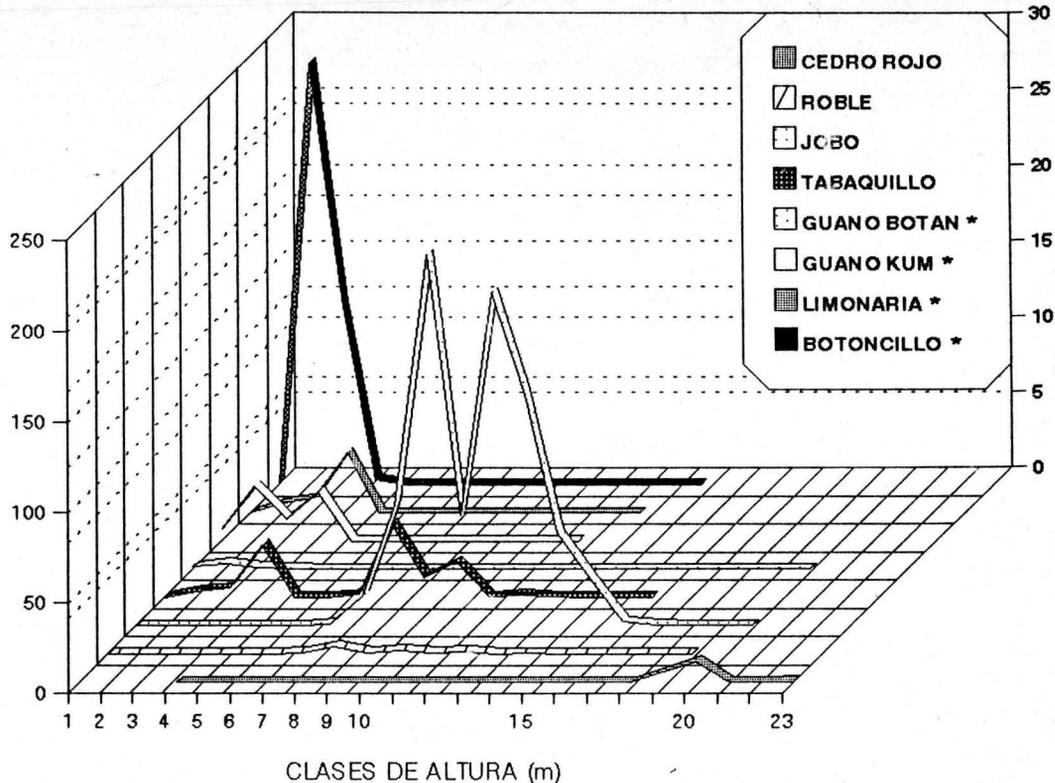
En la Figura 12, se graficaron las ocho especies dominantes, observándose en general que los mayores índices se localizan en las primeras alturas, disminuyendo rápidamente hacia

alturas mayores. Las especies dominantes de los estratos superiores dominan más por biomasa que por número.

Tanto en el Cuadro 10 como en la Figura 12, el Jobo destaca como especie dominante de los estratos altos, entre 9 y 17 m de altura, lo cual confirma que la selva ha sido sometida a frecuentes disturbios. El Jobo es una especie secundaria que aparece en estadios tempranos de la sucesión secundaria, El afirmar que los disturbios se deben a la actividad humana no parecería fuera de lugar, ya que precisamente las especies comerciales tienen fuertes discontinuidades en su distribución de alturas. Las cortas están favoreciendo el desarrollo del Jobo y, en el caso de que los disturbios hayan sido causados por catástrofes naturales, la abundancia de otras especies secundarias pioneras también sería mayor, como el Guarumo (*Cecropia peltata*), el Tzalám (*Lysiloma bahamensis*) y otras que se discutirán más adelante, sin embargo esto no sucede así.

Para hacer una presentación más general del Índice de dominancia (IDV), se sumaron todos los valores del IDV para cada altura, de todas las especies estudiadas. Al graficar el IDV, se observaron (Figura 13) 9 discontinuidades notables en su distribución. Un primer grupo, se concentró en la categoría de 1 m, el segundo, entre 2 y 4 metros de altura, el tercero en las categorías de 5 a 7 m, entre 6 y 10 m de altura se distribuye el cuarto grupo, el quinto se concentró en 11 m, el sexto entre 12 y 16, el séptimo entre 17 y 19 m, el octavo en 20 m y el noveno entre 21 y 23 metros de altura.

Claro que esta distribución corresponde únicamente a las 52 especies estudiadas. Sin embargo, éstas son las más



\*Especies cuya escala pertenece al eje y2

FIGURA 12. Las ocho especies dominantes en cada altura.

INDICE DE DOMINANCA VERTICAL (Miles)

(y2)

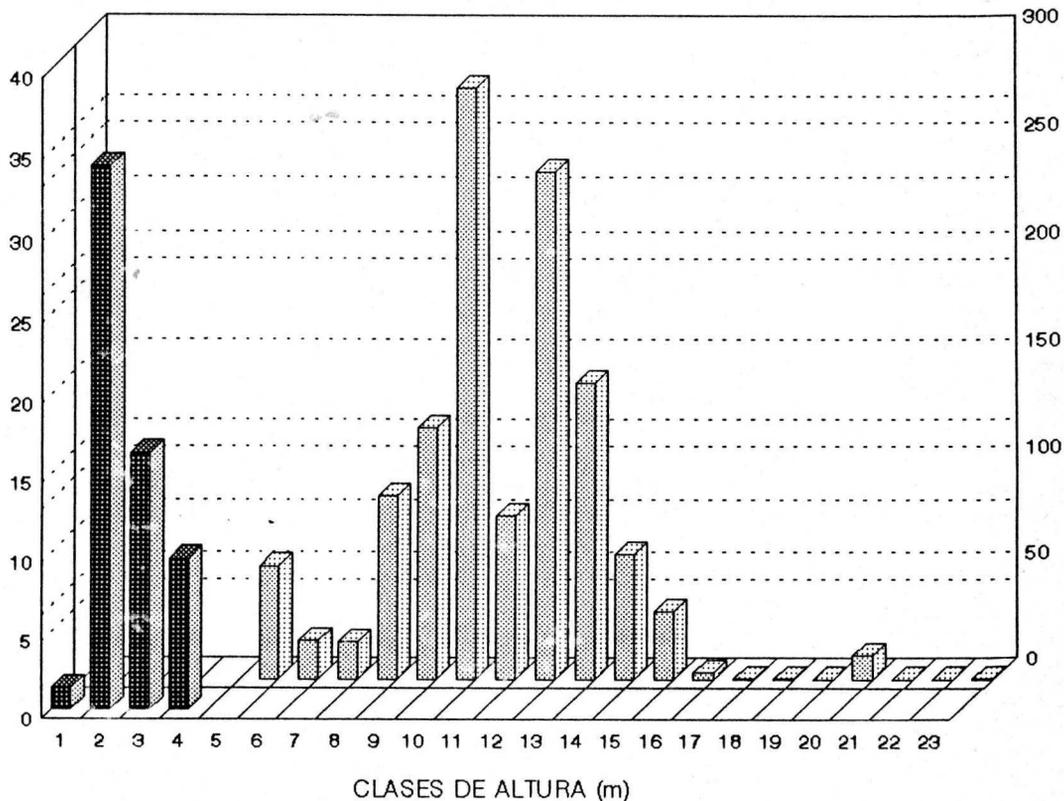


FIGURA 13. Distribución del Índice de Dominancia Total en cada altura

abundantes de toda la muestra y por esta razón las discontinuidades antes señaladas podrían considerarse como verdaderos estratos ya que están dados por las especies mejor representadas en la muestra y porque el IDV es obtenido del area basal de las especies, ponderada por cada condicion de densidad existente en los cuadros de muestreo. En comparación con los grupos obtenidos con la técnica de agrupamiento, los resultados podrían haber sido algo similares, sobre todo en la definición de los primeros grupos si se hubiera incluido la muestra de regeneración al agrupamiento, ya que, como se vió (sección 5.4), la variable AT ayuda a discriminar entre dichos grupos. En la Figura 13, el límite entre los grupos 5 y 6 (11 m) coincide con el de los grupos 1 y 2 del agrupamiento (11 m) (ver Cuadro 6). Como los grupos de árboles mayores fueron discriminados por su AD2 y DN, la AT se encuentra confundida en ellos (Cuadro 6). En cambio los estratos formados en base a IDV es posible que sean más consistentes con la respuesta esperada: a mayor cantidad de luz disponible, mayor altura y mayor biomasa.

## 6. DISCUSION

### 6.1.COMPOSICION FLORISTICA

Es importante mencionar que este trabajo se realizó sin conocer a fondo, ni la estructura florística de la selva estudiada, ni los antecedentes históricos de la misma. Hasta cierto punto, se esperaba que la vegetación tuviera un mínimo de perturbación humana, por supuesto, después del manejo practicado por los mayas (hace más de 400 años). Es por esta razón que antes de iniciar la discusión de los resultados, se revisa de manera general, la historia de los aprovechamientos en el área de estudio.

#### 6.1.1. Breve Historia del Area de Estudio

Desde su abandono por los mayas, la vegetación del estado de Quintana Roo ha sido aprovechada debido a varios intentos del gobierno mexicano por colonizar sus tierras, principalmente a partir del siglo XIX (Edwards, 1986).

A principios del siglo XX, compañías norteamericanas extrajeron madera de Caoba y la comercializaron como proveniente de Belice. Entre 1943 y 1944, se extrajeron alrededor de 1.35 millones de m<sup>3</sup> y a finales de esa década la extracción se suspendió para replantar su aprovechamiento. La baja población humana que ha existido durante más de 400 años permitió que todavía hasta 1960 se conservaran las selvas cuya estructura florística pudo ser el resultado del manejo dado por los mayas (Edwards, 1986).

A partir de 1960 los planes de desarrollo y colonización del entonces territorio de Quintana Roo disminuyeron

su superficie forestal; en 1974, por el aumento de su población, pasó a ser un estado más de la República Mexicana (Edwards, 1986).

En 1971, por la importancia de realizar investigación forestal en el estado se fundó el Campo Experimental Forestal "San Felipe Bacalar", en el cual de inmediato se iniciaron dichos trabajos (Chavelas, 1976). La superficie arbolada del Campo se ha conservado hasta la fecha como reserva forestal para propósitos de investigación. En la superficie que constituye al Campo Experimental (8 000 ha) el tipo de vegetación predominante es "selva mediana subperennifolia" (Chavelas, 1976).

#### 6.1.2. Composición Florística del Area Estudiada

En el sitio de estudio, dentro de este mismo tipo de vegetación, debió encontrarse abundancia de Ramón (*Brosimum alicastrum*), Zapote (*Manilkara zapota*) y Pucté (*Bucida buceras*) (Pennington y Sarukhan, 1968). Sin embargo, de acuerdo con los resultados, aun cuando en efecto el Ramón es abundante, la especie Jobo (*Spondias mombin*) fue codominante, e incluso, dominante de los estratos superiores. En cambio se encontraron pocos individuos de Pucté (*Bucida buceras*). La abundancia de las especies Botoncillo (*Piper sp.*) y Jobo (*Spondias mombin*) indicaron que la selva ha sufrido alteraciones en su estructura.

El género *Piper* es dominante del estrato arbustivo en selvas que han sido perturbadas por el hombre y aún cuando es de origen secundario, puede adaptarse a condiciones de luz muy contrastantes, manteniéndose en la sombra como planta estéril de lento crecimiento, creciendo y reproduciéndose cuando el dosel

arboreo es alterado permitiendo la entrada de luz. Aún pequeños claros son aprovechados por la especie para crecer hasta que el dosel se cierra nuevamente (Tinoco y Vázquez-Yanez, 1985).

El Jobo (*Spondias mombin*), es otra especie secundaria que puede aparecer desde las primeras etapas de la sucesión (Macario, 1991), principalmente porque tiene una alta capacidad de regeneración vegetativa, sin embargo, es caracterizada como una especie secundaria tardía (Vasquez-Yanez y Guevara, 1985). Aunada a su capacidad de regeneración vegetativa, su resistencia a la sequía es indicativa de una alta resistencia a la perturbación. Por lo tanto, las alteraciones repetidas convierten a dicha especie en un elemento arbóreo predominante (Ewell, 1980; Vasquez-Yanez y Guevara, 1985), como sucede en el área de estudio.

Aunque esta área actualmente se conserva como una reserva forestal, no puede afirmarse que su estructura corresponde a la de una selva climax, ya que la probabilidad de que haya sido alterada durante las explotaciones antes mencionadas es grande, sobre todo que dicha área se encuentra cercana a la ciudad de Chetumal y cercana a la frontera de Belice. Por otro lado, la creciente población, seguramente está ejerciendo alguna presión sobre el recurso, alterando la estructura de la vegetación estudiada.

Las evidencias de tales alteraciones se observan en los resultados del análisis de la estratificación vertical de la selva.

### 6.1.2. Vegetación secundaria

La vegetación secundaria aparece después de que ha ocurrido una alteración en la vegetación (caídas de árboles por fenómenos naturales, cortas de aprovechamiento forestal o desmontes). La presencia de especies secundarias en una selva es natural y su abundancia depende del grado de perturbación. En el área de estudio se encontraron 23 especies secundarias (Cuadro 11) entre las que destacan Botoncillo, Jobo, Sacchacá, Chacá, Ramón colorado, Tastab y Maculis, las cuales existen en más de 10 árboles por hectárea, lo cual indica una alta densidad. Por otro lado, especies secundarias pioneras como el Cascat, Guarumo, Pixoy, Majahua, Tzalam y Chuum, tuvieron muy pocos individuos por hectárea, lo que podría indicar, por un lado, que los disturbios extensivos, son poco frecuentes y de tamaño pequeño (de algunos metros de diámetro) o, por el otro, que tales disturbios son antiguos. Al respecto, Vasquez-Yanez y Guevara (1985) afirman que la existencia de estas especies en la selva, especialmente el género *Cecropia* (Guarumo), indica que han habido perturbaciones fuertes en la selva y tales especies se encuentran subsistiendo en pequeños grupos por largos periodos de tiempo (hasta 30 años).

Si se comparan los datos del Cuadro 11 con la información que reporta Espinoza (1988) para un sitio establecido en un relicto de selva, se tiene que existen: 48 individuos por hectárea de Sacchacá, 8 de Chacá, 56 de Ramón colorado, 140 de Tastab, 8 de Boobchich, 4 de Subín, 8 de Tamay, 4 de Boob, 4 de Tzalam y 8 de Cojón de Toro. Resalta la inexistencia de Jobo en este sitio y la abundancia de Sacchacá y Tastab, las cuales

Cuadro 11. Abundancia de especies secundarias encontradas en la muestra total (número por ha).

NOMBRE COMUN	ESPECIE	R	M	G	TOTAL
BOTONCILLO	<i>Piper sp.</i>	698.5	2.7	-	701.2
JOBO	<i>Spondias mombin</i>	10.8	29.2	15.8	55.8
SACCHACA	<i>Dendropanax arboreus</i>	17.0	2.8	1.2	21.0
RAMON COLORADO	<i>Trophis racemosa</i>	13.8	5.5	0.1	19.4
CHACA	<i>Bursera simaruba</i>	10.8	6.5	2.0	19.3
TASTAB	<i>Guettarda combsii</i>	13.1	1.2	0.2	14.5
MACULIS	<i>Tabebuia rosea</i>	10.8	1.2	0.5	12.5
BOOBCHICH	<i>Coccoloba spicata</i>	8.5	-	-	8.5
CORNEZUELO	<i>Acacia cornigera</i>	8.5	-	-	8.5
SUBIN	<i>Acacia dolichostachys</i>	8.5	-	-	8.5
TAMAY	<i>Zuelania guidonia</i>	7.0	0.6	0.1	7.7
CASCAT	<i>Luehea speciosa</i>	1.5	2.5	0.8	4.8
GUARUMO	<i>Cecropia obtusifolia</i>	-	4.0	-	4.0
PIXOY	<i>Guazuma ulmifolia</i>	3.1	0.9	-	4.0
MAJAHUA	<i>Hampea trilobata</i>	2.3	-	-	2.3
BOOB	<i>Coccoloba cozumelensis</i>	1.5	0.3	0.1	1.9
HIGO	<i>Ficus sp.</i>	0.8	0.3	0.1	1.2
TZALAM	<i>Lysiloma bahamensis</i>	-	0.3	0.5	0.8
BASTON DE VIEJA	<i>Gliricidia sepium</i>	-	0.6	-	0.6
BOJON	<i>Cordia alliodora</i>	-	0.3	-	0.3
COJON DE TORO	<i>Tabernaemontana sp.</i>	-	0.3	-	0.3
ALAMO	<i>Ficus glauscensis</i>	-	-	0.1	0.1
CHUUM	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	-	-	0.1	0.1

R= Regeneración

M= Medianos

G= Grandes

presentan su mayor proporción en el estrato inferior. Este mismo autor (Espinoza, 1988), menciona que debido a la presencia de estas especies en el sitio estudiado, es posible que su estructura todavía se encuentre en reconstrucción, como consecuencia de aprovechamientos antiguos. Por otra parte, Escoto (1987) reporta para un sitio establecido en el ejido Divorciados que existen 2 500 individuos por hectárea de Botoncillo, 104 de Jobo, 274 de Chacá, 44 de Tastab, 4 de Boobchich, 100 de Cornezuelo, 4 de Tamay, 4 de

Cascat, 12 de Guarumo, 498 de Majahua, 88 de Tzalám y 4 de Bojón. Con estos resultados es evidente que el grado de perturbación de la selva de Divorciados es aún mayor que el del presente estudio, ya que las especies que se muestran como indicadoras de disturbio son más abundantes, como es el caso del Botoncillo, Jobo, Chacá, Guarumo, Majahua y Tzalám. Cabe mencionar que los datos de abundancia para las tres áreas comparadas son mayores para el estrato inferior.

Con esta información se concluye que el área de estudio, con una composición similar a la reportada para Divorciados (Escoto, 1987), además de haber sido explotada antiguamente, aún siga siendo objeto de cortas clandestinas.

## 6.2. ESPECIES UTILES Y COMERCIALES

A continuación se hace una comparación de las especies en que se detectó que han sido sometidas a cortas, con listados de especies útiles y comerciales reportadas por otros autores, a fin de confirmar el resultado encontrado.

En el Cuadro 12 se presentan las especies "cortadas", clasificadas de acuerdo al uso comercial al que pertenecen (Apéndice 7) (Argüelles, 1991).

Nueve de las 15 especies cortadas tienen un uso comercial, mientras que las 6 restantes tienen posiblemente un uso doméstico. Al respecto, Valois et al. (1989) mencionan que las especies Yaxnic y Guano Botán se utilizan principalmente en la construcción de casas rurales. Escoto (1987), menciona que Tastab y

Quina son especies que tienen un uso en el ejido Divorciados, pero no explica cuál es este uso. Respecto a Tamay y Jobillo, Pennington y Sarukhan (1968) mencionan que dichas especies eran aprovechadas por la industria forestal establecida en la región, el Tamay se utilizaba como centro de triplay pero después fue sustituida por otras maderas de mejor calidad. El Jobillo se utiliza principalmente en construcciones rurales.

CUADRO 12. Especies en que se detectaron cortas, clasificadas por grupo comercial.

1. PRECIOSAS	
Caoba	( <i>Swietenia macrophylla</i> )
Cedro	( <i>Cedrela odorata</i> )
2. BLANDAS	
Negrito	( <i>Simaruba glauca</i> )
3. SACCHACA	( <i>Dendropanax arboreus</i> )
4. DURAS COMERCIALES	
Machiche	( <i>Lonchocarpus castilloii</i> )
5. DURAS POTENCIALES	
Kanisté	( <i>Pouteria campechiana</i> )
6. ZAPOTE	( <i>Manilkara sapota</i> )
7. RAMON	( <i>Brosimum alicastrum</i> )

Especies como Jobo, Chacá, Katalox y Chactecoc, que también son consideradas comerciales (Apéndice 7) no tuvieron el problema de depresión en sus curvas.

### 6.3. ESTRATIFICACION

Richards (1979), encontró que en las selvas existen 3 estratos arboreos y que la altura de los mismos dependía de la

altura de los árboles del dosel superior, del grado de la mezcla de especies de dicho dosel y de la continuidad de las copas en el mismo. Al comparar 3 comunidades de selva en 3 continentes encontró que la altura de los estratos no era diferente entre las 3 comunidades (Cuadro 13). El estrato A varía entre 30 y 42 m, el B entre 18 y 27 m y, el C entre 8 y 14 m.

En el caso del presente estudio, los primeros 3

CUADRO 13. Altura media de estratos de tres comunidades (Richards, 1979).

ESTRATO	GUAYANA BRITANICA	BORNEO	NIGERIA
A	30	35	42
B	20 (67) *	18 (51)	27 (64)
C	14 (47)	8 (23)	10 (24)

\* Los valores entre paréntesis son porcentajes respecto a la altura del estrato A.

estratos encontrados tuvieron las siguientes alturas medias: 9, 13 y 19 m, valores que no podrían compararse con los obtenidos por Richards (1979), puesto que los de este autor corresponden a selvas altas perennifolias (tropical rain forest, en términos del propio autor). Sin embargo, es de llamar la atención que el estrato 1 de este trabajo se encuentra en el intervalo del estrato C de Richards (1979). En términos del porcentaje de altura de los estratos respecto a la altura media del estrato más alto, se tiene que en este estudio 47 % es del estrato 1 y 68 % pertenece al estrato 2, los cuales son valores similares a los de la Guayana Británica (Cuadro 13).

En México, Pennington y Sarukhan (1968) mencionan que en la selva mediana subperennifolia pueden reconocerse 3 estratos arbóreos. El primero entre 4 o 5 m a 10 o 12 m, el segundo entre 11 o 13 m y 20 o 22 m y el tercero, entre 21 o 23 m hasta 30 o 35 m. Nuevamente, es notable que el intervalo del primer estrato descrito coincide con el obtenido en el presente estudio.

En el Cuadro 14 se comparan los límites de los 3 primeros estratos (grupos) obtenidos en este estudio con los de otros 2 trabajos realizados, uno en Escárcega, Camp. (Campo Experimental El Tormento; Espinoza, 1988) y otro en Bacalar, Q. Roo (Ejido Divorciados; Escoto, 1987). Los límites de estrato son similares entre las 3 localidades, destacando la cercanía de valores entre Divorciados y Bacalar. El Tormento tiene límites de altura mayores en los estratos 2 y 3. Sin embargo, cabe aclarar que los autores de estos estudios usaron diferentes criterios para establecer los límites de los estratos. Espinoza (1988), menciona que en base a una metodología preestablecida, determinó la altura máxima y la dividió entre 3, que es el número de estratos que generalmente se presentan en las selvas. Escoto (1987), elaboró histogramas de frecuencias de alturas para la muestra total y de alturas máximas de cada especie, sin poder evidenciarse estratificación alguna. Sólo con la ayuda de un perfil diagramático este autor determinó los límites de los estratos.

Cabe señalar que los criterios utilizados por estos autores son las formas clásicas de determinación de estratos realizadas por otros en México (Sarukhan, 1968; Carabias, 1979; Ramos et al., 1982; Meave, 1983; Sánchez, 1987). Los estratos,

Cuadro 14 Límites de altura (m) de estratos en selvas medianas subperennifolias de la Península de Yucatán, México.

ESTRATO	EL TORMENTO	DIVORCIADOS	S.F. BACALAR*
1	9 (33)**	10 (45)	11 (48)
2	18 (67)	16 (73)	16 (70)
3	27	22	23

\* Límites de los 3 primeros grupos obtenidos en el presente estudio.

\*\* Porcentajes respecto a la altura del estrato 3.

definidos arbitrariamente o no, siempre darán información sobre especies distintivas de cada uno de ellos. Aún si la selva se fraccionara en 10 estratos, cada uno de éstos tendría características distintivas en cuanto a composición florística y atributos dasométricos del arbolado. Sin embargo, la estratificación de una selva debe entenderse como la capacidad de las especies e individuos para aprovechar el espacio vertical de la misma, siendo ocupado dicho espacio si la cantidad y calidad de luz son suficientes para ocuparlo. La teoría de Smith (1973) y el modelo empírico de Terborgh (1985), intentan explicar la existencia de los estratos en la vegetación a partir del ángulo de inclinación de las manchas de luz que penetran el dosel arbóreo. De acuerdo con esto, un individuo de una especie dada tendrá dificultades para crecer más allá del segundo plano de intersección de las manchas de luz (Terborgh, 1985), el cual se halla a una cierta distancia (que puede calcularse) abajo de las copas de los árboles del estrato alto. El modelo de Terborgh puede complementar la definición de ecounidad de Oldeman (1989), la cual se dió en el Capítulo de

Antecedentes. Este autor menciona que en una ecounidad en estado estable, la estratificación en realidad esta dada por los estratos que forman los árboles maduros (Figura 14-C), los árboles jóvenes obscurecen dicha estratificación. Cuando se considera al mosaico total de la selva, los estratos son series de doseles de ecounidades en un mismo nivel de altura (Figura 14-D). Al respecto, también podría decirse que la ecounidad en estado estable, los estratos se diferencian mejor porque el espacio vertical se encuentra ocupado eficientemente, en relación a los planos de intersección de las manchas de luz formados abajo de los árboles del estrato alto. Sin embargo, tal estado estable de la selva, en realidad sólo puede mostrarse en pequeñas superficies, ya que la formación de claros en el dosel arboreo debida a caída de árboles es muy frecuente, alterándose constantemente la estructura de la vegetación (Hallé, *et al.*, 1978). Sin embargo, el estado estable, aún cuando tenga una distribución en la selva en forma de "parches", podría verse también como un momento de equilibrio del ecosistema, donde la estructura de la vegetación ha alcanzado un nivel óptimo de organización. Por lo tanto, dicho nivel de organización debe encontrarse también frecuentemente en cualquier selva.

Por lo tanto, para demostrar lo anterior, los cuadros de muestreo utilizados en el presente estudio, se clasificaron de acuerdo con el número de grupos (los obtenidos con la técnica de agrupamiento) que contienen. De tal manera que el número de grupos contenido en el mayor número de cuadros indicaría el número de estratos en que se conforma el estado estable.

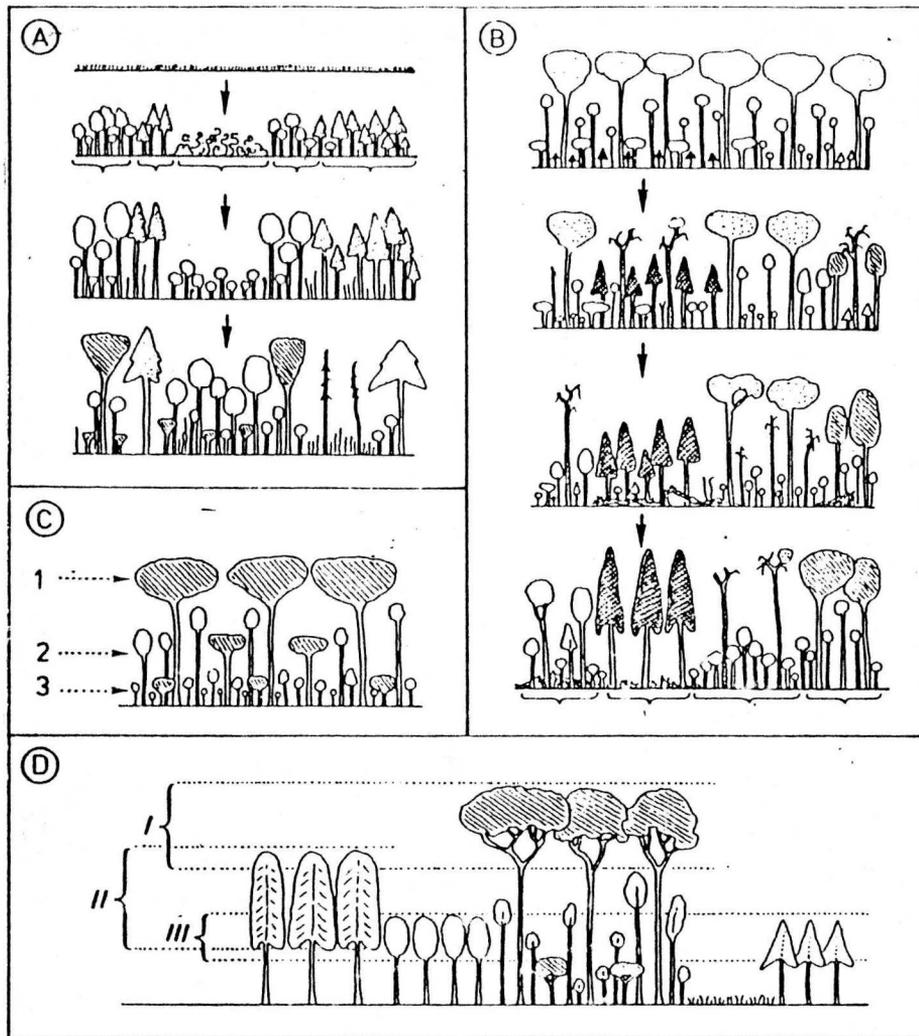


FIGURA 14. Fragmentación de la selva en mosaicos y estratos en diferentes niveles jerárquicos. A - fragmentación temprana de una ecounidad pionera, herbácea, de tamaño grande (a partir de un desmonte), nótese la pequeña ecounidad afectada por lianas en la mitad y el mosaico resultante con composición de pequeñas ecounidades. B - fragmentación tardía de un mosaico-ecounidad en que ha tomado lugar tempranamente una fusión de ecounidades (ver diferencia en profundidades de copa). Resultados comparables con A. A gran escala, los impactos extensivos pueden establecer una ecounidad de tamaño grande otra vez, la cual se fragmentará más tarde. C - los estratos en una ecounidad son capas horizontales de copas del presente (1,2,3), cierre horizontal. Las copas del presente son las correspondientes a árboles maduros (achurados en la gráfica). D - los estratos en un mosaico de selva son colecciones de doseles de ecounidades en un mismo nivel de altura (I,II,III) (Tomado de Oldeman, 1989).

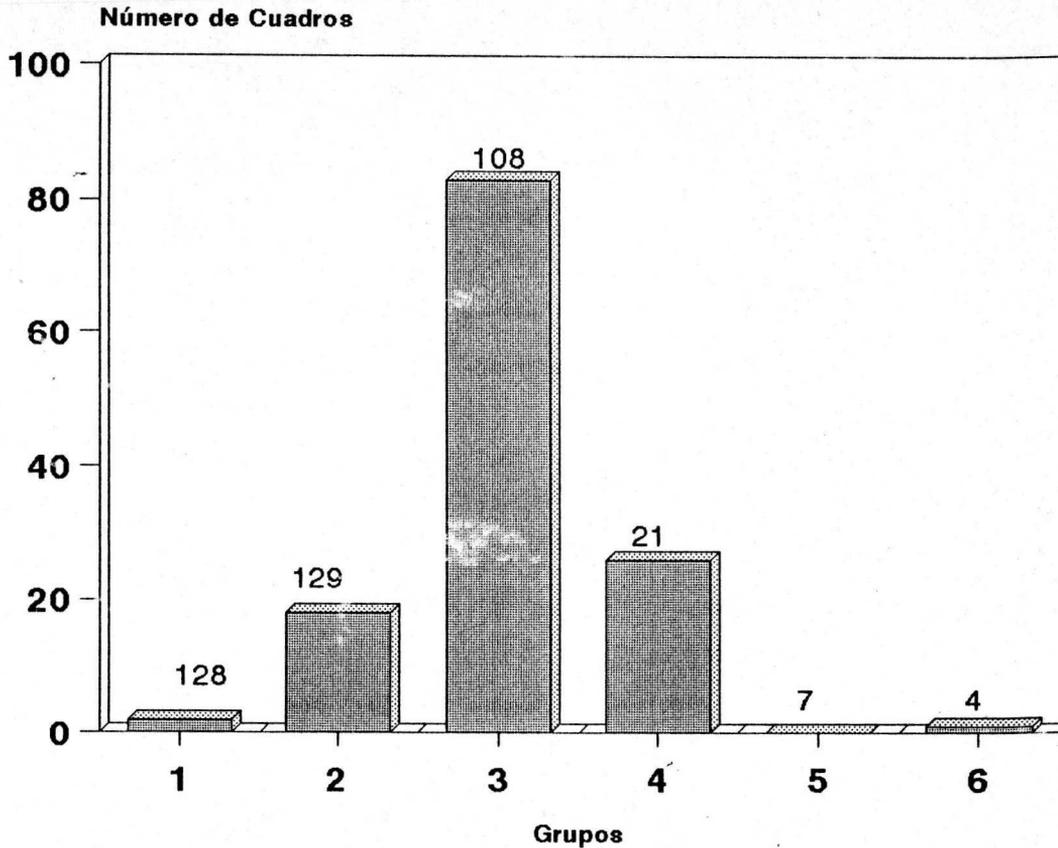


FIGURA 15. Número de cuadros con árboles representativos de los grupos obtenidos.

En la Figura 15 se presentan los resultados de esta clasificación en la forma de un histograma de frecuencias. De acuerdo con la gráfica, el 64% de los cuadros tuvo 3 grupos en su estructura arbórea, mientras que apenas el 21% presentó más de 3 grupos. Un sólo cuadro tuvo los 6 grupos obtenidos y ninguno presentó 5 grupos. Los números en la parte superior de cada barra en la Figura 15 indican la frecuencia de cuadros en cada grupo independiente, de tal manera que el valor máximo para cada uno de ellos sería 130 (número total de cuadros de muestreo). De este modo, se puede establecer que los grupos 1 y 2 fueron los más frecuentes seguidos por el grupo 3.

Estos resultados confirman la idea anteriormente expuesta y también la afirmación de que, efectivamente, son 3 los estratos arbóreos en que se organizan verticalmente los individuos (y especies) en una selva.

Si lo anterior es cierto, entonces los grupos 4, 5 y 6 podrían corresponder a grupos de árboles aislados y sobremaduros, especialmente los grupos 5 y 6, que probablemente sobrevivieron a las cortas. El grupo 4 posiblemente representa una fracción del grupo 3, el cual como se vió (ver Cuadro 6), se encuentra muy traslapado con el grupo 2, por lo que se consideraba como un estrato intermedio. Esta zona de traslape entre los grupos 2, 3 y 4 podría ser, por lo tanto, un refelejo, por un lado, de que la estructura general de la selva se encuentra aún en desarrollo y, por el otro, de las probables cortas que han confundido la estratificación.

En el Cuadro 15, se presentan los límites de los estratos, definidos hasta aquí, bajo los criterios expuestos. La columna denominada IDV se refiere a los grupos obtenidos mediante el índice de dominancia vertical total (Figura 13), ATT se refiere a los estratos obtenidos de las discontinuidades de la distribución de altura en la Figura 3-a. En la columna G se presentan los límites de grupo obtenidos del agrupamiento, PS se refiere a los grupos de especies obtenidos por la combinación de parámetros TMCP, H95 (Figura 11, Apéndice 6) y PYS son los intervalos de los estratos reportados por Pennington y Sarukhan (1968), para las selvas medianas subperennifolias de México.

Probablemente el IDV puede formar un sólo grupo en el intervalo de 1 a 4 m de altura. Los grupos siguientes

Cuadro 15. Comparación de los límites de estratos (m) obtenidos por diferentes criterios en este trabajo.

ESTRATO POSIBLE	IDV	ATT	PS	G	PYS
1	1 2-4	3.6-9.5	1-4		
2	5-7 8-10	9.6-11.5	4-9.4	4-11	4-10 o 5-12
3	11 12-16	11.6-17.5	9.5-23	11-16 12-23	11-20 o 13-22
4	17-19 20 21-23	17.6-19.5 19.6-23.0		16-27 15-22 17-23	21-30 o 23-35

tienen límites muy cercanos a los descritos por PYS, aunque no se tienen árboles mayores a 23 m de altura. En ATT el primer grupo formado probablemente se debe a que no fue incluida la muestra de regeneración en la construcción de la gráfica (Figura 3-a), por lo que su límite superior puede estar sesgado. Los grupos 2, 3 y 4 se encuentran dentro de los intervalos 1 y 2 de PYS, pero el grupo 5 es similar al último de IDV. En cuanto a PS, el primer grupo corresponde con el primero de IDV, pero el segundo se encuentra dentro de los intervalos correspondientes de G y PYS, el tercer grupo presenta un intervalo grande con un límite inferior bajo en relación a los otros criterios y el límite superior incluye a la máxima altura de toda la muestra. Finalmente, G presenta 3 grupos que tienen mucha semejanza con los descritos en PYS. El primer

grupo de G está enteramente contenido en el primero de PYS, lo mismo sucederá con el grupo 2, sin embargo, aunque el grupo 3 de G también corresponde con el grupo 2 de PYS, se encuentra traslapado con el grupo 2 de G. Los últimos 3 grupos de G están traslapados entre sí y por ese motivo podrían formar un sólo grupo (especialmente 5 y 6).

Con esta comparación, podría decirse que se han detectado 4 estratos de individuos. El primero, entre 1 y 4 m de altura, identificándose como el que contiene a las especies del sotobosque y regeneración. El segundo, entre 5 y 12 m es un estrato arbóreo intermedio, el tercero entre 11 y 16 m puede identificarse como un estrato arbóreo superior que contiene a las especies dominantes y el cuarto, entre 16 (o 17) y 23 m contiene a las especies de árboles maduros y sobremaduros. En la definición de este último estrato existe un problema respecto al límite inferior causado por los criterios ATT y G. En la gráfica de distribución de alturas totales (Figura 3-a) la discontinuidad que se observa en la altura de 19 m es más marcada que en la de 17 m. En G, aunque el grupo 3 contiene más miembros que el grupo 4, este último se diferencia del anterior principalmente por la variable AD2, mientras que entre los grupos 2 y 3 la diferenciación se realiza por la acción conjunta de las 3 variables, cuya resultante está representada por el CP1 (Cuadro 6), variable que muestra un traslape mínimo entre estos dos grupos.

Al realizar el agrupamiento tomando en cuenta únicamente las variables físicas del arbolado, los problemas de traslape entre grupos pueden darse, sobre todo cuando éstos no se

encuentran bien diferenciados. Como ya se ha mencionado, las alteraciones pasadas han afectado la estructura, confundiendo la estratificación de individuos. Por otro lado, el IDV puede hacer más evidente la estratificación ya que considera el área basal de las especies ponderada en cada cuadro de muestreo, así como su abundancia y su distribución en la altura de la vegetación.

Finalmente, con el objeto de concluir sobre la importancia de la estratificación de las selvas, se mencionan algunos resultados experimentales obtenidos por Kira y Yoda (1989), en los que se evidencia la relación que existe entre la luz y la estratificación foliar.

En la referencia anterior, los autores demuestran que existe en efecto una estratificación foliar formada por la relación existente entre plantas y luz solar, además que la capa formada por el dosel superior absorbe entre un 70 y 90% de la iluminación total que penetra hasta el piso de la selva, de un 8 a 30% es absorbido por la vegetación que conforma el estrato medio, mientras que del 0.8 al 8% es absorbido por el sotobosque. Otro aspecto importante es el hecho que en el sotobosque la densidad de área foliar (DAF), alcanza sus máximos valores, lo cual indica que en este nivel sólo pueden crecer plantas adaptadas a condiciones mínimas de luz, lo cual es resuelto por la propia naturaleza propiciando una mayor diversidad florística con estrategias adaptativas diferentes.

## 6.3 CARACTERIZACION DE ESPECIES

Al analizar, mediante la Weibull, la distribución de alturas de cada especie, se puede determinar su potencial de regeneración (Hmax), así como su posición sociológica dentro de la vegetación y como se mencionó antes, estos dos parámetros pueden ser de mucha utilidad para caracterizar grupos de especies.

Retomando los grupos señalados de la Figura 8 y nombrándolos de menor a mayor Hmax como I, II, ...,VI, se hizo el siguiente análisis comparativo. En el Cuadro 16 se presentan los parámetros de las especies del grupo I, los cuales se comparan con

Cuadro 16. Comparación de parámetros de las especies del GRUPO I (HMAX= 0.10 - 0.88 M)

ESPECIE	TMCP	H95	PS	ESTRATO	HIDV	NMAX
CAMBALUCH	0.64	2.41	0.27	R	1	4.46
BAYAL	0.61	3.62	0.17	R	1	7.92
TRES MARIAS	0.53	2.87	0.18	R	1-2	11.00
AKITZ	0.44	3.53	0.12	1	1	1.85
LAURELILLO	0.37	6.34	0.06	1	1-4	32.38
RAMON	0.26	8.06	0.03	2	1-4	61.54
JOBILLO	0.24	7.31	0.03	2-3	4	25.69
GUANO BOTAN	0.24	9.40	0.02	1-2	2	44.69
MACHICHE	0.21	11.50	0.02	2-3	8	2.46
KATALOX	0.18	14.23	0.01	2	7	2.92
ROBLE	0.18	15.36	0.01	2-3	8	3.54
CHACTECOC	0.13	15.28	0.009	2-3	4-14	5.92

R: Se encontró exclusivamente en la muestra de regeneración

el estrato donde alcanzan su ID más alto, y la altura donde su valor del IDV es máximo (HIDV). NMAX es el número de individuos por hectárea en HMAX. Estas 12 especies tienen su tasa de máxima proporción de individuos en alturas menores de 1 m. Las primeras 4

son arbustos pequeños que no llegan a crecer más allá de 4 m de altura, sin embargo, su mayor dominancia vertical se observa en 1 m. Estas especies pueden denominarse "tolerantes", de acuerdo a la clasificación de Martínez-Ramos (1985), en la cual se define a esta clase como aquellas especies de larga vida que viven en el sotobosque y nunca alcanzan el estrato superior. Dentro de las tolerantes, se encuentra bien representada la familia Palmae (ej. Bayal) y la Rubiaceae (ej. Cambaluch) entre otras (Martínez-Ramos, 1985). El Laurelillo es otra especie que puede clasificarse como tolerante, pero del estrato inferior arbóreo, ya que se trata de un árbol pequeño que puede alcanzar los 8 m de altura (Apéndice 6) o hasta 13 m (Escoto, 1987; Espinoza, 1988).

En adelante, se define un nuevo límite para PS, ya que pueden diferenciarse las especies tolerantes en 2 grupos. Cuando  $0.10 < PS > 0.05$  se trata de árboles pequeños, tolerantes del estrato inferior. Este nuevo límite coincide con TMCP en el intervalo 0.40 - 0.30. Las especies con TMCP entre 0.2 a 0.3 y PS entre .02 a .05, pueden denominarse "nómadas", es decir, aquellos árboles que parecen buscar los claros como medios de subsistencia y regeneración (Martínez-Ramos, 1985). Pueden alcanzar los estratos superiores y emergentes. En el grupo I, el Ramón es la especie más importante porque caracteriza al tipo de vegetación y, porque de acuerdo con Córdova (1985) y Martínez-Ramos (1985), las especies nómadas se distinguen por 3 aspectos: a) la estructura diamétrica de las poblaciones muestra carencia de individuos de tamaños intermedios, b) los individuos adultos tienden a encontrarse agregados espacialmente y c) los árboles progenitores tienden a

mantener a su alrededor camadas de plántulas y juveniles inhibidas, que incrementan notablemente su crecimiento cuando ocurre un claro. Aunque lo anterior sólo ha sido estudiado para otras especies, incluyendo el Ramón, podría extenderse para las especies de este trabajo con las mismas características: su potencial de regeneración se encuentra en alturas menores de 1 m y pueden llegar a alcanzar los estratos superiores.

El aspecto a) de las nómadas resulta ser interesante por el hecho de que precisamente las especies Ramón, Jobillo, Guano Botán, Machiche y Roble, entre otras, tuvieron poca representatividad de individuos en tamaños intermedios de su distribución de alturas, lo que hace dudar hasta cierto punto si esto se debe a la particularidad de las nómadas, o a las cortas que se han realizado en el área, o quizá a ambas. Por otro lado, el Ramón es una especie que puede crecer hasta 22 m de altura en estas selvas, Jobillo de 21 a 25 m, Botán 20 m, Machiche hasta 25 o 30 m, Katalox de 16 a 40 m, Roble 18 y Chactecoc 20 m (Escoto, 1987; Espinoza, 1988; Pennington y Sarukhan, 1968).

En el Cuadro 17, se puede observar que, en general, las primeras 3 especies son arbustos pequeños (tolerantes del sotobosque), las siguientes 4 corresponden a arbustos o árboles pequeños. Las siguientes 7 especies son arbustos, palmas y árboles del estrato medio (nómadas) y las últimas 3 son especies que pueden alcanzar el dosel superior. El caimito es una especie que puede alcanzar hasta 15 m (Pennington y Sarukhan, 1968), sin embargo, en estas selvas no es mayor de 9 m (Escoto, 1987; Espinoza, 1988). El Yaxcanan es un arbusto pequeño del grupo de las tolerantes, sin

Cuadro 17. Comparación de parámetros de las especies del GRUPO II (HMAX= 1.14 - 1.99 m)

ESPECIE	TMCP	H95	PS	ESTRATO	HIDV	NMAX
CAIMITO	0.86	2.22	0.39	1	2	9.08
YAXCANAN	0.60	2.52	0.24	R	2	2.77
BOTONCILLO	0.44	3.48	0.13	1	2	307.38
DESCONOCIDO 1	0.37	3.94	0.09	1	3	3.31
SACOCLOC	0.36	4.22	0.08	R	2-3	6.00
GUAYABILLO	0.33	4.54	0.07	R	2	14.85
SIPCHE	0.31	4.76	0.07	R	2	1.69
ZAPOTILLO	0.29	5.28	0.05	1	3	109.46
ELEMUY	0.26	5.99	0.04	1	3-4	12.00
GUANO KUM	0.26	6.17	0.04	R	2-4	134.78
LIMONARIA	0.25	5.99	0.04	1	4	101.92
GUAYA	0.23	6.72	0.03	1-2	2-5	16.61
PIMIENTA	0.22	6.80	0.03	1-2	4	5.77
NARANJILLO	0.21	7.22	0.03	1	3-4	6.38
TASTAB	0.17	9.97	0.02	2	4	2.46
TABAQUILLO	0.14	12.86	0.01	1	8-10	8.31
KANISTE	0.12	13.74	0.01	1-2	10	4.77

R: Se encontró exclusivamente en la muestra de regeneración

embargo el Botoncillo, como ya se vió, es una especie secundaria pionera que se adapta a condiciones de luz pobres dentro de la selva, pero nunca alcanza alturas mayores de 5 m. Sacocloc, Guayabillo y Sipche son arbolitos tolerantes, especialmente Sacocloc (Martínez-Ramos, 1985). Las siguientes especies destacan porque son las más abundantes del estrato inferior, como el Zapotillo, Guano Kum y Limonaria, las cuales también pueden clasificarse como tolerantes, ya que nunca llegan al estrato superior y su mayor dominancia la alcanzan entre 4 y 5 m de altura en estas selvas; aunque el Zapotillo, Guaya y Pimienta son especies que pueden alcanzar 20 m (Pennington y Sarukhan, 1968). El Zapotillo, Limonaria, Guano Botán y Guano Kum son especies que

caracterizan el estrato inferior de estas selvas, mientras que el Botoncillo domina el sotobosque. En nuestro caso, Tabaquillo y Kanisté son las especies nómadas de este grupo, ya que alcanzan alturas de 17-20 m y 20-30 m, respectivamente (Escoto, 1987; Espinoza, 1988; Pennington y Sarukhan, 1968). Tastab es una especie secundaria, posiblemente pionera tardía.

En el Cuadro 18 se puede ver que el Sacbakekan es una especie tolerante que se desarrolla entre 2 y 3 m de altura. El Axiotillo e Ibach son arbolitos tolerantes del estrato inferior

Cuadro 18. Comparación de parámetros de las especies del GRUPO III (HMAX= 2.16 - 2.44 m)

ESPECIE	TMCP	H95	PS	ESTRATO	HIDV	NMAX
SACBAKEKAN	0.43	3.87	0.11	R	3	11.38
AXIOTILLO	0.27	5.52	0.05	R	4	8.69
CAOBA	0.21	7.11	0.03	2-3	4-8	22.54
IBACH	0.21	7.11	0.03	R	4	8.61
COPAL COLORADO	0.16	9.56	0.02	2	4	3.15
TAMAY	0.15	10.53	0.01	2	4-12	1.15

R: Se encontró exclusivamente en la muestra de regeneración

que no alcanzan alturas superiores a 8 m (Apéndice 8). Aquí la Caoba, debido a las reforestaciones efectuadas antiguamente presenta un comportamiento similar al Ramón (Cuadro 16). El Copal colorado es una especie nómada de bajo porte y puede alcanzar hasta 14 m (Apéndice 6). El Tamay es una especie secundaria que puede alcanzar hasta 20 m (Pennington y Sarukhan, 1968).

En el Cuadro 19 las especies del grupo IV tienen su potencial de regeneración entre 2.7 y 3.3 m de altura. Perescutz y Canchunub son arbolitos tolerantes que pueden alcanzar hasta 17 y

12 m, respectivamente (Escoto, 1987). Las siguientes 4 especies son árboles del estrato medio. El negrito alcanza de 15 a 21 m de altura (Escoto, 1987; Espinoza, 1988), el Xinche, entre 6 y 9 m, Eculu de 13 a 14 m y el Copal entre 16 y 20 m (Escoto, 1987; Pennington y Sarukhan, 1968). El Maculis y Ramón Colorado son especies secundarias que pueden alcanzar 18-25 m y 12-15 m, respectivamente (Escoto, 1987; Espinoza, 1988; Pennington y Sarukhan, 1968).

Cuadro 19. Comparación de parámetros de las especies del GRUPO IV (HMAX= 2.72 - 3.32 m)

ESPECIE	TMCP	H95	PS	ESTRATO	HIDV	NMAX
PERESCUTZ	0.34	4.92	0.07	R	4	2.61
CANCHUNUB	0.33	4.92	0.07	R	4	4.31
NEGRITO	0.27	5.59	0.05	1	6	2.00
XINCHE	0.25	6.22	0.04	R	4	20.08
ECULU	0.24	6.24	0.04	1-2	4	12.61
COPAL	0.15	10.14	0.02	1-2	4-10	11.61
MACULIS	0.14	10.54	0.01	2	4	1.77
RAMON COLORADO	0.13	12.10	0.01	1-2	9	2.46

R: Se presentó exclusivamente en la muestra de regeneración

En el Cuadro 20 Xkos pertenece al estrato medio (nómada), pudiendo alcanzar una altura máxima de 10 m. Palo de Quina alcanza hasta 10 o 18 m. Jabín y Chacá son especies secundarias que pueden alcanzar alturas entre 20 y 30 m, tienen una distribución muy amplia en las zonas tropicales del país (Escoto, 1987; Espinoza, 1988; Pennington y Sarukhan, 1968).

Cuadro 20. Comparación de parámetros de las especies del GRUPO V (HMAX= 3.89 - 7.73 m)

ESPECIE	TMCP	H95	PS	ESTRATO	HIDV	NMAX
XKOS	0.22	7.10	0.03	1	7	1.38
PALO DE QUINA	0.14	10.35	0.01	2	4-8	8.15
JABIN	0.11	13.41	0.008	2-3	4-9	3.00
CHACA	0.11	14.47	0.007	2-3	12	2.08

En el Cuadro 21 se encuentran representadas las especies que tuvieron muy escasa regeneración, las especies Hule y Jobo son pioneras tardías (Vasquez-Yanez y Guevara, 1985; Martínez-Ramos, 1985; Macario, 1991), es decir, que son árboles secundarios que no aparecen en las primeras etapas de la sucesión. Hule y Jobo alcanzan alturas de 16-25 m y 14-20 m, respectivamente (Escoto, 1987; Pennington y Sarukhan, 1968). El Yaxnic es una especie del estrato superior que alcanza entre 18 y 30 m (Pennington y Sarukhan, 1968; Espinoza, 1988). El Caracolillo alcanza alturas hasta de 23 m en esta selva. El Cedro Rojo es otra especie pionera tardía (Budowski, 1965) que alcanza entre 22 y 35 m de altura (Escoto, 1987; Pennington y Sarukhan, 1968).

Cuadro 21. Comparación de parámetros de las especies del GRUPO VI (HMAX > 9.48)

ESPECIE	TMCP	H95	PS	ESTRATO	HIDV	NMAX
HULE	0.15	13.51	0.01	1-2	9	0.77
YAXNIC	0.11	15.54	0.007	2-3	12	1.00
JOBO	0.11	15.98	0.007	2-3	10	6.15
CARACOLILLO	0.11	17.86	0.006	2-3	15	0.54
CEDRO ROJO	0.08	23.64	0.003	4	20	0.15

De acuerdo con la clasificación de especies, en base a los parámetros TMCP, H95 y PS, llama la atención el hecho de que su distribución se encuentre prácticamente en un continuo. Es decir, que las estrategias adaptativas de las especies, si las ordenamos en base a una medida (en nuestro caso, la tolerancia podríamos medirla con TMCP), de mayor a menor, la posición de dichas especies en esa escala aparecería en un continuo, relativo a la comunidad que se está estudiando. Sin embargo, patrones generales del comportamiento de las especies pueden obtenerse, con los parámetros arriba mencionados. En el Cuadro 22 se resúmen dichos patrones, observados en la presente comunidad en base a los parámetros calculados de la función Weibull para cada especie. Las especies que mostraron un cierto comportamiento respecto a la estratificación fueron incluídas en un "grupo ecológico" que describe su hábito de crecimiento observado. Como pudo verse en la discusión de los grupos formados mediante su  $H_{max}$  (I, II, ..., VI), sólo los extremos se diferencian claramente, es decir, las especies del sotobosque nunca alcanzan alturas mayores de 4 m, mientras que las especies emergentes se encuentran en estratos superiores y presentan escasa o nula regeneración, por lo tanto, ésta depende casi exclusivamente de perturbaciones masivas o grandes claros que permiten la entrada de grandes cantidades de luz. Obviamente las especies nómadas también se benefician de estas aperturas, sin embargo, como se mencionó antes, éstas tienen la facultad de regenerar bajo sombra creciendo muy lentamente o manteniéndose en letargo, esperando la apertura de algun claro para poder disparar

su crecimiento en altura (Del Amo y Gómez-Pompa, 1976; Del Amo, 1985).

CUADRO 22 Resumen de parámetros por grupo ecológico.

GRUPO ECOLOGICO	TMCP	H95	PS	ESTRATO	HIDV
TOLERANTES DEL SOTOBOSQUE	>0.40	< 4	>0.1	R-1	1-3
TOLERANTES ESTRATO INFERIOR	0.3-0.4	4-6	0.05-0.1	R-1	2-6
NOMADAS	0.2-0.3	5-11	0.02-0.05	R-3	4-9
EMERGENTES	< 0.2	> 9.5	< 0.02	1-4	8-18

TMCP: Tasa máxima de crecimiento de la proporción.

H95 : Altura hasta donde se concentra él 95 % de la población.

PS : Posición sociológica.

Estrato: Definido en el agrupamiento multivariado

HIDV: Altura donde la especie alcanza su máximo índice de dominancia vertical.

Un comportamiento similar al de las nómadas lo tienen las especies tolerantes del estrato inferior (o medio). Sin embargo, sus requerimientos de luz parecen ser inferiores. Al respecto, Macario (1991), al evaluar la regeneración natural en claros de algunas especies de uso comercial en una selva mediana subperennifolia de Quintana Roo, encontró que algunas especies del estrato medio como el Negrito (*Simaruba glauca*) y el Guayacán (*Guayacum sanctum*) no fueron capaces de responder significativamente a la apertura de claros y, contrariamente a lo esperado, la luz intensa afectó su densidad y crecimiento en altura, siendo observado un mejor desarrollo bajo sombra.

Si se comparan nuestros parámetros con el incremento medio anual (IMA) en diámetro reportado para algunas especies en el

Ejido Divorciados (Escoto, 1989) (Cuadro 23), se observa una ligera relación. Sin embargo, las especies Caoba, Jobillo y Negrito, las cuales se clasificaron como nómadas, tienen valores de IMA diferentes y se esperaba, por los parámetros ecológicos que dicho IMA fuera similar. Por otro lado, las especies emergentes (Cedro Rojo, Caoba y Chacá) tienen los incrementos más altos de las especies reportadas. Jabín, Chactecoc y Kanisté aparentemente son especies emergentes de muy lento crecimiento en diámetro. Caoba y Jobillo saldrían un poco del patrón comparativo esperado, debido a su alta capacidad de regeneración (sabemos que en Caoba dicha capacidad es artificial para la selva estudiada). Estos resultados, en cierto grado son coincidentes con nuestros parámetros, para demostrarlo hace falta mayor investigación epidométrica sobre las demás especies.

Los parámetros derivados de la Weibull evidentemente pueden ayudar a ubicar la posición sociológica de una especie dentro del espacio vertical de la vegetación, pero también para evaluar el potencial de regeneración actual de una especie.

Cuadro 23 Comparación del incremento medio anual (IMA) en diámetro de algunas especies con sus parámetros derivados de la Weibull.

ESPECIE	IMA	TMCP	H95	PS
CEDRO ROJO	0.71	0.08	23.64	0.003
CAOBA	0.59	0.21	7.11	0.030
JOBO	0.54	0.11	15.98	0.007
CHACA	0.40	0.11	14.47	0.007
JOBILLO	0.26	0.24	7.31	0.030
JABIN	0.13	0.11	13.41	0.008
CHACTECOC	0.11	0.13	15.28	0.009
KANISTE	0.09	0.12	13.74	0.010
NEGRITO	0.08	0.27	5.59	0.050

#### 6.5. EL INDICE DE DOMINANCIA VERTICAL COMO HERRAMIENTA SILVICOLA

De acuerdo con las figuras del Apéndice 6, en las que se muestra la distribución del IDV para cada especie estudiada, puede verse que las especies dominantes en cada altura, no son precisamente las más comerciales y, por otro lado, las especies dominantes de estratos altos, son poco representadas en los bajos. Los estratos bajos son dominados por palmas y arbustos de escaso valor comercial, las cuales pueden estar manteniendo una competencia excesiva sobre la regeneración de las especies arbóreas de interés. Sin embargo, una limpia en este nivel para favorecer la regeneración, produciría pocos beneficios para tal objetivo, ya que la luz penetraría hacia el suelo en intensidades muy bajas debido a la sombra de los árboles más altos. Por otro lado, si no

se disminuye la cobertura de estas especies durante las cortas de aprovechamiento forestal, la población de palmas y arbustos aumentará a un nivel aún mayor.

Las selvas, generalmente se aprovechan mediante un sistema silvícola de selección, con el cual se pretende mantener una alta reserva de regeneración de especies de interés, de tal manera que las distribuciones de tamaños asemejan una curva en forma de "j" invertida, donde los árboles más grandes (o grupos de árboles) que han alcanzado un tamaño especificado, son cortados. El manejo de bosques incoetáneos se basa en dicha estructura para poder regular las cortas de aprovechamiento (Gibbs, 1976).

Sin embargo, pocas veces se ha aplicado el método silvícola correctamente, ya que desafortunadamente la mayoría de los forestales creen que al cortar sólo los árboles que llegan al tamaño comercial, se está aplicando el método de manera adecuada. Las cortas deben hacerse sobre todo el espectro de tamaños para redistribuir el crecimiento y mantener la estructura y composición de las especies deseables (Gibbs, 1976).

Al aplicar este método de manejo en selvas, los problemas son mayores debido a la alta diversidad, tan sólo de las especies arbóreas, principalmente debido a que pocas de ellas tienen mercado. Por otro lado, los costos de extracción para aprovechar las comerciales pueden ser altos si la densidad de maderas preciosas es muy baja (lo cual es frecuente). Si se agregan a estos costos los producidos por las limpiezas y cortas intermedias, el costo total se vería muy elevado si se considera además que los productos maderables obtenidos no tienen mercado. Por otro lado, si

el manejo no se conduce adecuadamente, la composición deseable se empobrecería fuertemente y se propiciaría, consecuentemente, el desarrollo de especies de escaso o nulo valor comercial.

Los ingenieros y técnicos forestales en el trópico tienen que: a) fomentar el mercado de muchas especies que actualmente no tienen valor, pero sí un uso potencial, b) diversificar los productos forestales y c) mantener una selva con valor comercial y una estructura bajo un esquema de manejo sostenido. En este sentido, el índice de dominancia vertical puede utilizarse como una herramienta para prescribir los tratamientos en cada rodal para favorecer las especies de interés, donde se modela la dominancia de todas las especies que pueden estar influenciando su establecimiento y desarrollo.

Por otro lado el IDV puede servir como un sistema de monitoreo para controlar el plan de regulación de las cortas y así, verificar que se está produciendo la estructura productiva deseada.

Al respecto, actualmente en Quintana Roo se han estado realizando aprovechamientos mediante el denominado "Plan Piloto Forestal" (Argüelles, 1991) en el que desde 1983 a la fecha se ha pretendido incluir un número mayor de especies en el esquema de manejo. Sin embargo, la estructura productiva de la selva (en cuanto a composición de especies de interés y regeneración) no ha sido bien atendida, ya que únicamente se cortan los árboles que llegan al diámetro mínimo de corta prefijado. Por lo tanto, no se consideran cortas intermedias. En consecuencia, el potencial de regeneración de las especies comerciales es menor que el observado en la selva estudiada (Cuadro 24). En el ejido Nohbec de Quintana

Roo se ha estado aplicando el Plan Piloto desde 1983 y los resultados de la muestra de regeneración para algunas especies son comparados con los obtenidos para el presente estudio. Cabe aclarar que en el Plan Piloto se considera regeneración a todos los individuos cuyo DN es menor a 15 cm.

Cuadro 24. Comparación de abundancia de regeneración de algunas especies comerciales del Ejido Nohbec y la ZONA IV (S.F.Bacalar).

ESPECIE	NUMERO DE ARBOLES POR HECTAREA	
	NOHBEC	BACALAR
ZAPOTE	18.87	22.85
RAMON	6.36	200.00
CHACTECOC	8.23	36.15
CHACA	0.05	10.77
SACCHACA	4.87	16.92
NEGRITO	4.06	3.85
AMAPOLA	3.73	0.00
CAOBA	3.16	101.54*
KANISTE	2.59	22.31
TZALAM	1.41	0.00
KATALOX	0.65	13.08
JABIN	1.08	20.00
GRANADILLO	0.21	1.54
MACHICHE	0.24	8.46
JOBO	0.23	10.77
PUCTE	0.03	0.00
CEDRO ROJO	0.02	0.77
TOTAL	60.81	470.01

\* Valor alterado por una plantación antigua.

Sin entrar en mayor análisis, se quiere evidenciar que, siendo la regeneración el aspecto más importante del esquema de manejo empleado, las especies comerciales no se están regenerando satisfactoriamente, por lo que seguramente se están beneficiando otras que no se consideraron en el inventario, como son las palmas,

botoncillos, limonarias, etc., es decir, especies no comerciales pero que deben estar afectando el establecimiento de las especies de interés.

El IDV puede ser una herramienta útil para analizar la estructura de la selva manejada ya que resalta la dominancia de las especies en cada metro de altura, evidenciando a aquellas que se están favoreciendo por las cortas. A través de un análisis del IDV por especie pueden reconsiderarse los planes de cortas, reorientándolos hacia la obtención de la estructura deseada.

## 7. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.

1. Se considera que el tamaño de muestra utilizado (13 ha) fue suficiente para la realización del presente estudio. Sin embargo, la forma en que se levantó la información de campo ocasionó la necesidad de efectuar varios ajustes de la base de datos para lograr los objetivos del trabajo.

2. Los métodos de agrupamiento utilizados pueden ser adecuados para la realización de este tipo de trabajos, especialmente, el algoritmo que combina dos métodos de agrupamiento, uno jerárquico y otro disjunto, lo cual es bastante eficiente en problemas exploratorios si se requiere agrupar un número grande de objetos.

3. El agrupamiento produjo un número de 6 grupos, los cuales fueron explicados mayormente por el primer componente principal. Las 3 variables originales: altura total, diámetro normal y la variable combinada, se correlacionaron fuertemente con el primer componente principal (CP1), el cual explica el 75 % de la variación total de la muestra.

4. Los primeros dos grupos están claramente diferenciados de acuerdo con la variable altura, a los 11 metros, mientras que los grupos restantes se diferencian por medio del diámetro y la variable combinada. El límite del primer grupo coincide con el definido mediante el análisis del histograma de frecuencias de altura (método clásico).

5. El agrupamiento de los árboles a través de sus características físicas parece estar influenciado por los disturbios que ocurren en la selva, ya sean éstos naturales o

antropogénicos. De tal manera que al tratar con esta metodología al total de la vegetación se incluyen diferentes estados desarrollo de la misma (ecounidades) que oscurecen la estratificación. No obstante se lograron reconocer 6 grupos ecológicos, que aunque no necesariamente son estratos verticales, podrían relacionarse con dicho fenómeno.

6. Las especies vegetales componen la estructura de la selva, de tal manera que al estudiar en detalle sus distribuciones a través de la altura de la vegetación, se pueden descubrir o confirmar sus patrones de comportamiento, con el objeto de proporcionar un diagnóstico sobre el estado actual en que se encuentra la selva, desde el punto de vista de su aprovechamiento.

7. Con la ayuda de la Función Acumulativa de la Distribución Weibull de dos parámetros, se modeló el paso de las especies a través de los estratos, encontrándose que la tendencia de la curva describe el comportamiento y forma biológica de las especies. De esta manera, se generaron 4 importantes variables:  $H_{m\acute{a}x}$ , que es la altura donde la especie logra la proporción máxima de su población,  $TMCP$  es la tasa donde se da  $H_{m\acute{a}x}$ ,  $H_{95}$  es la altura hasta donde una especie alcanza el 95 % de su población y  $PS$  es la razón  $TMCP/H_{95}$ , la posición sociológica de una especie respecto al total de la vegetación. Estos nuevos parámetros están altamente relacionados con el potencial de regeneración, tolerancia (o comportamiento) y forma biológica de las especies.

8. La dominancia de las especies se analizó a través de: la biomasa (estimada mediante la proporción del área basal en una muestra), la densidad relativa (mediante el número de individuos estimados por la distribución Weibul), la tasa de

crecimiento de la curva en cada altura y la frecuencia relativa (número de cuadros en que aparece una especie en una altura dada respecto al total de cuadros). Este índice de dominancia vertical (IDV), fue calculado, para cada especie, en cada metro de altura de la vegetación, de tal manera que pudieron evidenciarse las especies que se encuentran dominando los diferentes estratos. Sólo ocho especies mostraron altos índices de dominancia, de menor a mayor altura: Guano kum (*Chrysophylla argentea*), Botoncillo (*Piper sp*), Limonaria (*Trichilia minutiflora*), Guano botan (*Sabal japa*), Tabaquillo (*Alseis yucatanensis*), Jobo (*Spondias mombin*), Roble (*Bourreria oxyphyllaria*) y Cedro rojo (*Cedrela odorata*).

9. Resultó interesante descubrir, y demostrar, que la vegetación estudiada se encuentra alterada, debido a cortas y posiblemente a disturbios naturales, ya que la dominancia fue más evidente en las especies secundarias. Especialmente Botoncillo, en el estrato arbustivo bajo y Jobo en el medio, éste último desplazando al Ramón (*Brosimum alicastrum*), especie dominante de este tipo de selvas que, sin embargo, no mostró altos niveles de dominancia en los estratos medios o altos como se esperaba.

10. El IDV puede ser utilizado en el monitoreo y control de las actividades silvícolas aplicadas en selvas, evidenciando los problemas de establecimiento y desarrollo de las especies de interés.

## 8. BIBLIOGRAFIA

- AMO R., S.DEL Y GÓMEZ-POMPA A. 1976. Crecimiento de estados juveniles de plantas en selva alta perennifolia. In: Gómez-Pompa, A. et al. (eds.) Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. CECSA, CNEB, INIREB. pp 549-565.
- AMO R., S.DEL. 1985. Algunos aspectos de la influencia de la luz solar sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. In: Gómez-Pompa A. y Amo R., S. Del. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II pp 79-91. Alhambra Mexicana.
- ANDERBERG, M.R. 1973. Cluster analysis for applications. Academic Press, Inc.
- ARGUELLES S.L.A. 1991. Plan de manejo forestal para el bosque tropical de la empresa ejidal Nohbec. Tesis profesional. División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo.
- ARRIAGA F. y J.SARUKHAN. 1988. Identification of natural groups of trees in uneven-aged forests using multivariate methods. J. of Ecology. 76:1092-1100.
- BUDOWSKI, G. 1965. Distribution of tropical american rain forest species in the light of sucesional process. Turrialba. 15:40-42.
- CARABIAS L.J. 1979. Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de éstas en una zona cálido-húmeda de México, Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 68 p.
- CAUSTON, D.R. 1988. Introduction to vegetation analysis: principles, practice and interpretation. Unwin Hyman. Londres.
- CLUTTER, J.L., J.C.FORTSON, L.V.PIENAAR, G.H.BRISTER Y R.L.BAILEY. 1983. Timber management: a quantitative approach. John Wiley & Sons. 333 pp.
- CHAVELAS P.J. 1976. Campo experimental San Felipe Bacalar, Quintana Roo. Ciencia Forestal. 1(3):65-74.
- CHAVELAS P.J. y C. GONZALEZ V. 1985. Catálogo de arboles forestales del sureste de México que producen frutos comestibles. Catálogo No. 10. INIF. 22 p.
- CORDOVA C.B. 1985. Demografía de árboles tropicales. En: Gómez-Pompa y S. Del Amo R. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas en Veracruz, México. Volumen II. Ed. Alhambra. p. 103- 128.

- EDWARDS, C.R. 1986. The human impact on the forest in Quintana Roo, Mexico. *Journal of Forest History*. 84:120-128.
- ESCOTO P.J.C. 1987. Estudio florístico-sinecológico de una selva mediana subperennifolia en la parte central de Quintana Roo. Tesis Profesional. Facultad de Agricultura, Universidad de Guadalajara. México. 96 pp.
- ESCOTO P.J.C. 1989. Incremento en diámetro de especies y masas forestales tropicales en la selva mediana subperennifolia, San Felipe Bacalar, Quintana Roo. In: Segunda reunión científica, forestal y agropecuaria. CIFAP-Quintana Roo. pp 22
- ESPINOZA B.A. 1988. Dinámica sinecológica de cuatro etapas sucesionales de una selva mediana subperennifolia en Escárcega, Campeche. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. 115 p.
- EWELL, J.J. 1980. Tropical succession: minifold routes to maturity. *Biotropica Tropical Succession*: 2-7.
- GIBBS, C.B. 1976. Uneven- aged silviculture and management? even-aged silviculture and management? definitions and differences. En: Uneven- aged silviculture and management in the United States. Combined proceedings of two In- service Workshops held in Morgantown, West Virginia, jul 15- 17, 1975, and in Redding, California, oct 19- 21, 1976. Timber Management Research, Forest Service. USDA. Washington, D.C.
- GORDON, A.D. 1981. Classification. Chapman and Hall. Monographs on applied probability and statistics. Londres.
- HALLE, F.; R.A.A.OLDEMAN y P.B.TOMLINSON. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer- Verlag.
- HARTIGAN, J.A. 1975. Clustering algorithms. John Wiley & Sons, Inc.
- HARTSHORN, G.S. 1989. Gap-phase dynamics and tropical tree species richness. In: Holm-Nielsen, L.B. Nielsen and H. Balslev (eds.). Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity. Academic Press.
- HOCKER, H.W. Jr. 1984. Introducción a la biología forestal. AGT Editor. 446 p.
- JUAREZ B. C., J.C ESCOTO P., M.R. KEYES, H., J.F.C. PARRAGUIRRE L., J.L. VALOIS F. 1987. Plan de manejo y aprovechamiento integral de la Zona IV del Campo Experimental Forestal "San Felipe Bacalar". Inédito.

- KIRA, T. y YODA, K. 1989. Vertical stratification in microclimate. In: Goodall, D.W. (ed.). Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies. (Ecosystems of the world, 14b). Elsevier, Amsterdam. pp 55-71.
- MACARIO M.P.A. 1991. La repoblación natural en una selva mediana subperennifolia en Quintana Roo bajo aprovechamiento forestal. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. 131 p.
- MACQUEEN, J.B. 1967. Some methods for classification and analysis multivariate observations. In: Proceedings of the Fifth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability. 1:281-297.
- MARTINEZ-RAMOS M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In: Gómez-Pompa A. y Amo R.S. Del. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Alhambra Mexicana. pp 191-239.
- MEAVE DEL C.J.A. 1983. Estructura y composición de la selva alta perennifolia en los alrededores de Bonampak, Chiapas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- MIRANDA F. Y E.HERNANDEZ X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx. 28:29-179.
- MORRISON, D.F. 1976. Multivariate statistical methods. McGraw. 2a. Ed.
- OLDEMAN, R.A.A. 1989. Dynamics in tropical rain forests. In: Holm-Nielsen, L.B. Nielsen and H. Balslev (eds.). Tropical forests botanical dynamics, speciation and diversity. Academic Press.
- PARRAGURRE L.J.F.C. 1988. Germinación de semillas de especies de vegetación primaria y secundaria (estudio comparativo). Departamento de Fitotecnia. Universidad Autónoma Chapingo. 88 p.
- PENNINGTON, T.D. y J. SARUKHAN K. 1968. Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. FAO. 413 p.
- PLA E.L. 1986. Análisis multivariado: método de componentes principales. OEA, Washington, DC.
- RAMOS P.J.M., DELGADO R.M., DEL AMO R.S, FERNANDEZ E. 1982. Análisis estructural de un área de vegetación secundaria en Uxpanapa, Veracruz. Biotica 7(1):7- 29.

- RICHARDS, P.W. 1979. The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge University Press.
- RICHARDS, P.W. 1983. The three-dimensional structure of tropical rain forest. In: SUTTON, S.L.; T.C. WHITMORE y A.C. CHADWIC, (eds.) Tropical rain forest: ecology and management. Blackwell Oxford.
- SANCHEZ M.V. 1987. Estudio fitosociológico de una selva alta perennifolia en una zona de Uxpanapa, Oax. Tesis profesional. División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma CHapingo.
- SARUKHAN K.,J. 1968. Análisis sinecológico de las selvas de *Terminalia amazonia* en la Planicie Costera del Golfo de México. Tesis de Maestria. Colegio de Postgraduados. E.N.A. Chapingo, méx.
- SAS INSTITUTE INC. SAS/STAT. 1987. Guide for personal computers, Version 6 Edition. Cary, NC: SAS Institute Inc. 1028 pp.
- SMITH, A.P. 1973. Stratification of temperate and tropical forests. The Am. Naturalist. 107(957):671-683.
- STITELER, W.M. 1979. Multivariate statistics with applications in statistical ecology. In: Orloci, L.; C. Radhakrishna Rao y W.M. Stiteler. Multivariate methods in ecological work. Statistical Ecology Series Vol. 7. International Co-operative House. E.U. pp.279-300.
- TERBORGH, J. 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. The Am. Naturalist. 126(6):769-776.
- TINOCO O.C. Y C. VASQUEZ-YANES. 1985. Diferencia de poblaciones de *Piper hispidum* bajo condiciones de luz contrastante en una selva alta perennifolia. In: Gomez-Pompa A. y S. Del Amo R.(eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Volúmen II. Alhambra Mexicana. pp. 67-78.
- VALOIS F.J.L., CHAVELAS P.J. Y SABIDO O.J.F. 1989. Estudio etnobotánico y desarrollo de la población de Bacalar, Quintana Roo. In: Segunda reunión científica forestal y agropecuaria. CIFAP-Quintana Roo. INIFAP pp 185-201.
- VASQUEZ-YANES C. Y S. GUEVARA S. 1985. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. In: Gomez-Pompa A. y S. Del Amo R.(eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Volúmen II. Alhambra Mexicana. pp. 67-78.
- WONG, M.A. y LANE T. 1983. A k-th nearest neighbor clustering procedure. J. R. Statist. Soc. B 45(3):362- 368.

APENDICE 1. LISTADO FLORISTICO

NOMBRE COMUN	ESPECIE	FAMILIA
ALAMO	<i>Ficus glauscensis</i>	MORACEAE
AMAPOLA	<i>Pseudobombax ellipticum</i>	BOMBACACEAE
ANONA SIMARRONA	<i>Rollinia rensaniana</i>	ANNONACEAE
ANONILLA	<i>Annona primigenia</i>	ANNONACEAE
AKITZ	<i>Thevetia gaumeri</i>	APOCYNACEAE
AXIOTILLO		
BALCHE	<i>Lonchocarpus longistylus</i>	LEGUMINOSAE
BAYAL	<i>Sabal mayarum</i>	PALMAE
BASTON DE VIEJA	<i>Gliricidia sepium</i>	LEGUMINOSAE
BELSINIC	<i>Alvaradoa amorphoides</i>	SIMAROUBACEAE
BOJON	<i>Cordia alliodora</i>	BORAGINACEAE
BOOB	<i>Coccoloba cozumelensis</i>	POLYGONACEAE
BOOBCHICH	<i>Coccoloba spicata</i>	POLYGONACEAE
BOTONCILLO	<i>Piper sp.</i>	PIPERACEAE
CAIMITILLO	<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	SAPOTACEAE
CAIMITO	<i>Chrysophyllum caimito</i>	SAPOTACEAE
CAMBALUCH	<i>Randia sp.</i>	RUBIACEAE
CANASIN	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	LEGUMINOSAE
CANCHUNUB	<i>Thouinia paucidentata</i>	SAPINDACEAE
CAOBA	<i>Swietenia macrophylla</i>	MELIACEAE
CARACOLILLO	<i>Mastichodendron capirii</i>	SAPOTACEAE
CARRICILLO		GRAMINAE
CASCAT	<i>Luehea speciosa</i>	TILIACEAE
CEDRO	<i>Cedrela odorata</i>	MELIACEAE
CEIBA	<i>Ceiba pentandra</i>	BOMBACACEAE
CHACA	<i>Bursera simarouba</i>	BURSERACEAE
CHACBUCLUNCHE	<i>Ardisia revoluta</i>	MYRSINACEAE
CHACTECOC	<i>Sickingia salvadorensis</i>	RUBIACEAE
CHILICHOJON	<i>Pricamia antidesma</i>	SIMAROUBACEAE
CHINTOC	<i>Krugiodendron ferreum</i>	RHAMNACEAE
CHIT	<i>Trhinax radiata</i>	PALMAE
CHUUM	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	COCHLOSPERMACEAE

## Continúa APENDICE 1...

NOMBRE COMÚN	ESPECIE	FAMILIA
COJON DE PERRO	<i>Stemmadenia sp.</i>	APOCYNACEAE
COJON DE TORO	<i>Tabernaemontana sp.</i>	APOCYNACEAE
COPAL	<i>Protium copal</i>	BURSERACEAE
COPAL COLORADO	<i>Cupania glabra</i>	SAPINDACEAE
CORNEZUELO	<i>Acacia cornigera</i>	LEGUMINOSAE
DESCONOCIDO		
DESCONOCIDO 1		
ECULU	<i>Talisia floresii</i>	SAPINDACEAE
ELEMUY	<i>Malmea depressa</i>	ANNONACEAE
GRANADILLO	<i>Platymiscium yucatanum</i>	LEGUMINOSAE
GUANO BOTAN	<i>Sabal japa</i>	PALMAE
GUANO KUM	<i>Chrysophylla argentea</i>	PALMAE
GUARUMO	<i>Cecropia peltata</i>	MORACEAE
GUAYA	<i>Talisia olivaeformis</i>	SAPINDACEAE
GUAYABILLO	<i>Psidium sartorianum</i>	MYRTACEAE
GUAYANCOX	<i>Exothea diphylla</i>	SAPINDACEAE
HIGO	<i>Ficus sp</i>	MORACEAE
HULE	<i>Castilla elastica</i>	MORACEAE
HUPICH	<i>Acacia glomerosa</i>	LEGUMINOSAE
ICBACH		ANNONACEAE
JABIN	<i>Piscidia communis</i>	LEGUMINOSAE
JABONCILLO	<i>Sapindus saponaria</i>	SAPINDACEAE
JOBILLO	<i>Astronium graveolens</i>	ANACARDIACEAE
JOBO	<i>Spondias mombin</i>	ANACARDIACEAE
KALIOX		
KANDOL	<i>Tacoma stans</i>	
KANISTE	<i>Pouteria campechiana</i>	SAPOTACEAE
KATALOX	<i>Swartzia cubensis</i>	LEGUMINOSAE
KIBIX	<i>Bauhinia herrerae</i>	LEGUMINOSAE
LAURELILLO	<i>Nectandra coriacea</i>	LAURACEAE
LIMONARIA	<i>Trichilia minutiflora</i>	MELIACEAE
LUMCHE		
MACHICHE	<i>Lonchocarpus castilloi</i>	LEGUMINOSAE

## Continúa APENDICE 1...

NOMBRE COMUN	ESPECIE	FAMILIA
MACULIS	<i>Tabebuia rosea</i>	BIGNONIACEAE
MAJAHUA	<i>Hampea trilobata</i>	MALVACEAE
MAJAS		BOMBACACEAE
MANZANITA		
MORA	<i>Maclura tinctoria</i>	MORACEAE
NARANJILLO	<i>Forchammeria trilobata</i>	
NEGRITO	<i>Simarouba glauca</i>	SIMAROUBACEAE
PALO DE QUINA	<i>Exostema mexicanum</i>	RUBIACEA
PATA DE VACA	<i>Bahuinia sp.</i>	LEGUMINOSAE
PERESCUTZ	<i>Croton reflexifolius</i>	EUPHORBIACEAE
PICH	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	LEGUMINOSAE
PIMIENTA	<i>Pimenta dioica</i>	MYRTACEAE
PIMIEN TILLA	<i>Misanteca peckii</i>	LAURACEAE
PIXO Y	<i>Guazuma ulmifolia</i>	STERCULIACEAE
PUCTE	<i>Bucida buceras</i>	COMBRETACEAE
RAMON	<i>Brosimum alicastrum</i>	MORACEAE
RAMON COLORADO	<i>Trophis racemosa</i>	MORACEAE
ROBLE NEGRO	<i>Hippocratea excelsa</i>	HIPPOCRATAACEAE
ROBLE	<i>Bouyeria oxyphyllaria</i>	BORAGINACEAE
SABASCHE		
SACAHUA		
SAC-CANAN		
SACBABELCAN		
SACBAKEKAN	<i>Hybanthus yucatanensis</i>	VIOLACEAE
SACCHACA	<i>Dendropanax arboreus</i>	ARALIACEAE
SACOCLOC	<i>Eugenia mayana</i>	MYRTACEAE
ACTA	<i>Zexmenia sp.</i>	COMPOSITAE
SIPCHE	<i>Bunchosia glandulosa</i>	MALPIGHIACEAE
SUBIN	<i>Acacia delichostachys</i>	LEGUMINOSAE
TABAQUILLO	<i>Alseis yucatanensis</i>	RUBIACEAE
TADZI	<i>Hippocratea celestroides</i>	HIPPOCRATAACEAE

## Continúa APENDICE 1...

NOMBRE COMUN	ESPECIE	FAMILIA
TAMAY	<i>Zuelania guidonia</i>	FLACOURTACEAE
TASTAB	<i>Guettarda combsii</i>	RUBIACEAE
TRES MARIAS		
TOYUB	<i>Coccoloba acapulcensis</i>	POLYGONACEAE
TSIUCHE		
TZALAM	<i>Lysiloma bahamensis</i>	LEGUMINOSAE
UCUCH	<i>Sapium tuercharmianum</i>	EUPHORBIACEAE
VERDE LUCERO	<i>Pithecelobium leucospermum</i>	LEGUMINOSAE
XIAT	<i>Chamaedorea seifrizii</i>	PALMAE
XINCHE	<i>Zanthoxylum sp.</i>	RUTACEAE
XKOS		
XOLTEXNUC	<i>Hyptia pectinata</i>	LABIATAE
XUL	<i>Diospyrus spectabilis</i>	EBENACEAE
YAXCANAN	<i>Hamelia patens</i>	RUBIACEAE
YAXNIC	<i>Vitex gaumeri</i>	VERBENACEAE
YUY	<i>Casimiroa tetrameria</i>	RUTACEAE
ZAPOTE	<i>Manilkara zapota</i>	SAPOTACEAE
ZAPOTE FAISAN	<i>Dipholis salicifolia</i>	SAPOTACEAE
ZAPOTILLO	<i>Pouteria unilocularis</i>	SAPOTACEAE
ZIKINCHE	<i>Caesalpinia gaumeri</i>	LEGUMINOSAE

APENDICE 2. RESULTADOS DEL ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES  
CON LAS 5 VARIABLES INICIALES

---

4752 Observaciones  
5 Variables

Statistics simples

	LC	AT	AD2	DN	IE
Mean	5.698758418	11.52110690	0.927426726	0.2293284933	0.5633806846
Std	3.048506426	2.99061793	2.279870962	0.1218814119	0.1845127874

Matríz de Correlacion

	LC	AT	AD2	DN	IE
LC	1.0000	0.5905	0.3332	0.4448	-.0698
AT	0.5905	1.0000	0.4489	0.5307	0.1842
AD2	0.3332	0.4489	1.0000	0.8488	-.3464
DN	0.4448	0.5307	0.8488	1.0000	-.6221
IE	-.0698	0.1842	-.3464	-.6221	1.0000

Eigenvalores de la Matríz de Correlación

	Eigenvalor	Diferencia	Proporción	Acumulativa
PRIN1	2.74759	1.39365	0.549518	0.54952
PRIN2	1.35394	0.75984	0.270787	0.82031
PRIN3	0.59410	0.31492	0.118820	0.93912
PRIN4	0.27918	0.25398	0.055836	0.99496
PRIN5	0.02520	.	0.005039	1.00000

Eigenvectores

	PRIN1	PRIN2	PRIN3	PRIN4	PRIN5
LC	0.394852	0.393185	-.734373	0.387481	0.007258
AT	0.411120	0.546601	0.180919	-.624503	-.330865
AD2	0.515717	-.123968	0.508910	0.571607	-.364615
DN	0.575319	-.210287	0.110842	-.177088	0.762326
IE	-.279492	0.697886	0.395840	0.318998	0.419989

ANEXO 3. RESULTADOS DEL ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES  
PARA 3 VARIABLES DE INTERES.

---

4752 Observaciones  
3 Variables

Estadísticas simples

	AT	AD2	DN
Mean	11.52110690	0.927426726	0.2293284933
Std	2.99061793	2.279870962	0.1218814119

Matríz de Correlación

	AT	AD2	DN
AT	1.0000	0.4489	0.5307
AD2	0.4489	1.0000	0.8488
DN	0.5307	0.8488	1.0000

Eigenvalores de la Matríz de Correlación

	Eigenvalor	Diferencia	Proporción	Acumulativa
PRIN1	2.23709	1.61958	0.745696	0.74570
PRIN2	0.61751	0.47211	0.205837	0.95153
PRIN3	0.14540	.	0.048467	1.00000

Eigenvectores

	PRIN1	PRIN2	PRIN3
AT	0.488981	0.866502	0.100359
AD2	0.607143	-.420694	0.674088
DN	0.626319	-.268684	-.731802

APENDICE 4. RESULTADOS DEL AGRUPAMIENTO DISJUNTO CON EL  
PROCEDIMIENTO FASTCLUS DE SAS.

Procedimiento FASTCLUS

Opciones: Replace=FULL Radius=0 Maxclusters=6 Maxiter=0

Semillas Iniciales

Cluster	AT	DN	AD2
1	9.2000	0.2120	0.4900
2	13.3000	0.2850	1.2300
3	17.1000	0.4400	3.5100
4	19.6000	0.8250	13.4800
5	19.0000	1.2200	28.5100
6	20.7000	1.5420	48.9500

Cluster, Resumen

Cluster	Frequency	RMS Std Deviation	Maximum Distance from Seed to Observation	Nearest Centroid Cluster	Distance
1	713	0.8788	5.2126	2	4.1443
2	849	0.8273	4.0714	1	4.1443
3	328	1.3452	6.8775	2	4.4168
4	28	2.3294	8.3187	3	10.3006
5	7	3.9310	10.2712	4	15.0433
6	4	2.4396	5.2921	5	20.5198

Estadísticas para las Variables

Variable	Total STD	Within STD	R-Squared	RSQ/(1-RSQ)
AT	3.271706	1.364507	0.826510	4.764015
DN	0.161670	0.097785	0.635114	1.740580
AD2	3.416640	1.102696	0.896107	8.625311
OVER-ALL	2.732741	1.014458	0.862550	6.275390

Pseudo F Statistic = 2413.52

Approximate Expected Over-All R-Squared = 0.83342

Cubic Clustering Criterion = 10.490

WARNING: The two above values are invalid for correlated variables.

Cluster, Medias

Cluster	AT	DN	AD2
1	9.2140	0.2124	0.4894
2	13.2905	0.2856	1.2325
3	17.0655	0.4412	3.5201
4	19.6429	0.8252	13.4857
5	19.0000	1.2200	28.5101
6	20.7500	1.5425	48.9525

Cluster, Desviaciones estandard

Cluster	AT	DN	AD2
1	1.44998	0.08238	0.45557
2	1.12980	0.10326	0.87528
3	1.57953	0.11224	1.70910
4	2.19788	0.10671	3.38171
5	2.23607	0.10194	6.43019
6	2.87228	0.08808	3.09795

APENDICE 5. PARAMETROS POR ESPECIE DERIVADOS DE LA DISTRIBUCION WEIBULL.

OBS	ESPECIE	HMAX	TMCP	H95	PS
1	CAIMITO	1.5155	0.85799	2.2208	0.38635
2	CAMBALUC	0.5457	0.64385	2.4148	0.26663
3	YAXCANAN	1.1433	0.59682	2.5200	0.23684
4	TMARIAS	0.7218	0.53163	2.8758	0.18486
5	BAYAL	0.1490	0.60644	3.6190	0.16757
6	BOTON	1.6821	0.43833	3.4786	0.12601
7	AKITZ	0.7863	0.44108	3.5344	0.12479
8	SACBAKEK	2.3171	0.43373	3.8715	0.11203
9	DESC1	1.3792	0.37534	3.9436	0.09518
10	SACOCLOC	1.2028	0.35597	4.2234	0.08429
11	GUAYABIL	1.2364	0.33321	4.5360	0.07346
12	PEREZ	2.8971	0.33794	4.9164	0.06874
13	CANCHUNU	2.7271	0.32641	4.9154	0.06641
14	SIPCHE	1.4541	0.31367	4.7583	0.06592
15	LARILLO	0.1795	0.36832	6.3382	0.05811
16	ZATILLO	1.3553	0.28852	5.2818	0.05463
17	NEGRITO	2.7251	0.27311	5.5940	0.04882
18	AXIOTILL	2.1579	0.26850	5.5156	0.04868
19	ELEMUY	1.2503	0.26312	5.9929	0.04391
20	GKUM	1.1438	0.26149	6.1663	0.04241
21	LIMRIA	1.9901	0.24768	5.9893	0.04135
22	XINCHE	3.3173	0.25328	6.2204	0.04072
23	ECULU	2.8905	0.24187	6.2421	0.03875
24	GUAYA	1.5738	0.22991	6.7228	0.03420
25	JOBILLO	0.8622	0.24264	7.3091	0.03320
26	PIMIENTA	1.8061	0.22297	6.8020	0.03278
27	RAMON	0.4682	0.25539	8.0583	0.03169
28	XKOS	3.8922	0.22442	7.1050	0.03159
29	NARANJIL	1.6993	0.21377	7.2248	0.02959
30	CAOBA	2.3774	0.20862	7.1081	0.02935
31	IBACH	2.4373	0.20823	7.1136	0.02927
32	GBOTAN	0.3334	0.23955	9.4004	0.02548
33	MACHICHE	0.2901	0.20656	11.4975	0.01797
34	COPALC	2.1824	0.16242	9.5554	0.01700
35	TASTAB	1.5805	0.16702	9.9665	0.01676
36	COPAL	3.0885	0.14728	10.1368	0.01453
37	TAMAY	2.2476	0.14915	10.5286	0.01417
38	QUINA	4.6472	0.14503	10.3513	0.01401
39	MACULIS	3.0435	0.14244	10.5380	0.01352
40	KATALOX	0.2165	0.17816	14.2283	0.01252
41	ROBLE	0.1019	0.17778	15.3644	0.01157
42	HULE	9.4893	0.14670	13.5113	0.01086
43	TABAQ	1.4371	0.13955	12.8581	0.01085
44	RAMONC	2.7632	0.12830	12.0962	0.01061
45	KANISTE	1.8636	0.12526	13.7362	0.00912
46	CHACTECO	0.8812	0.13486	15.2828	0.00882

## CONTINUA APENDICE 5.

---

OBS	ESPECIE	HMAX	TMCP	H95	PS
47	JABIN	5.1419	0.11037	13.4090	0.00823
48	CHACA	7.7321	0.10901	14.4667	0.00753
49	YAXNIC	9.7665	0.11228	15.5422	0.00722
50	JOBO	10.1009	0.10984	15.9756	0.00688
51	CARACOLI	12.4697	0.11009	17.8561	0.00617
52	CEDRO	16.0953	0.08033	23.6449	0.00340
53	SACCHACA	.	.	16.4538	.
54	ZAPOTE	.	.	13.6806	.

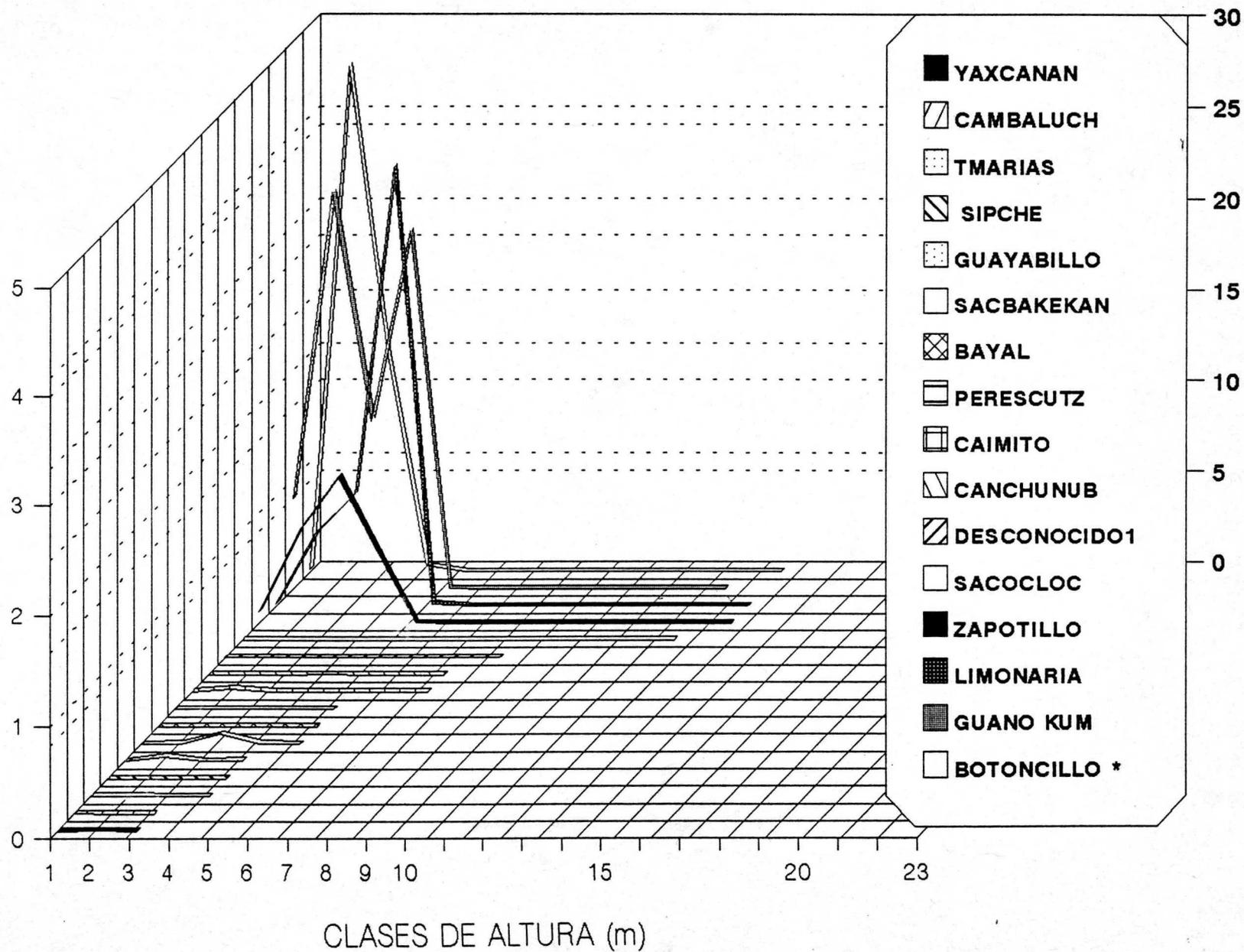
---

ANEXO 6

INDICES DE DOMINANCIA POR ESPECIE

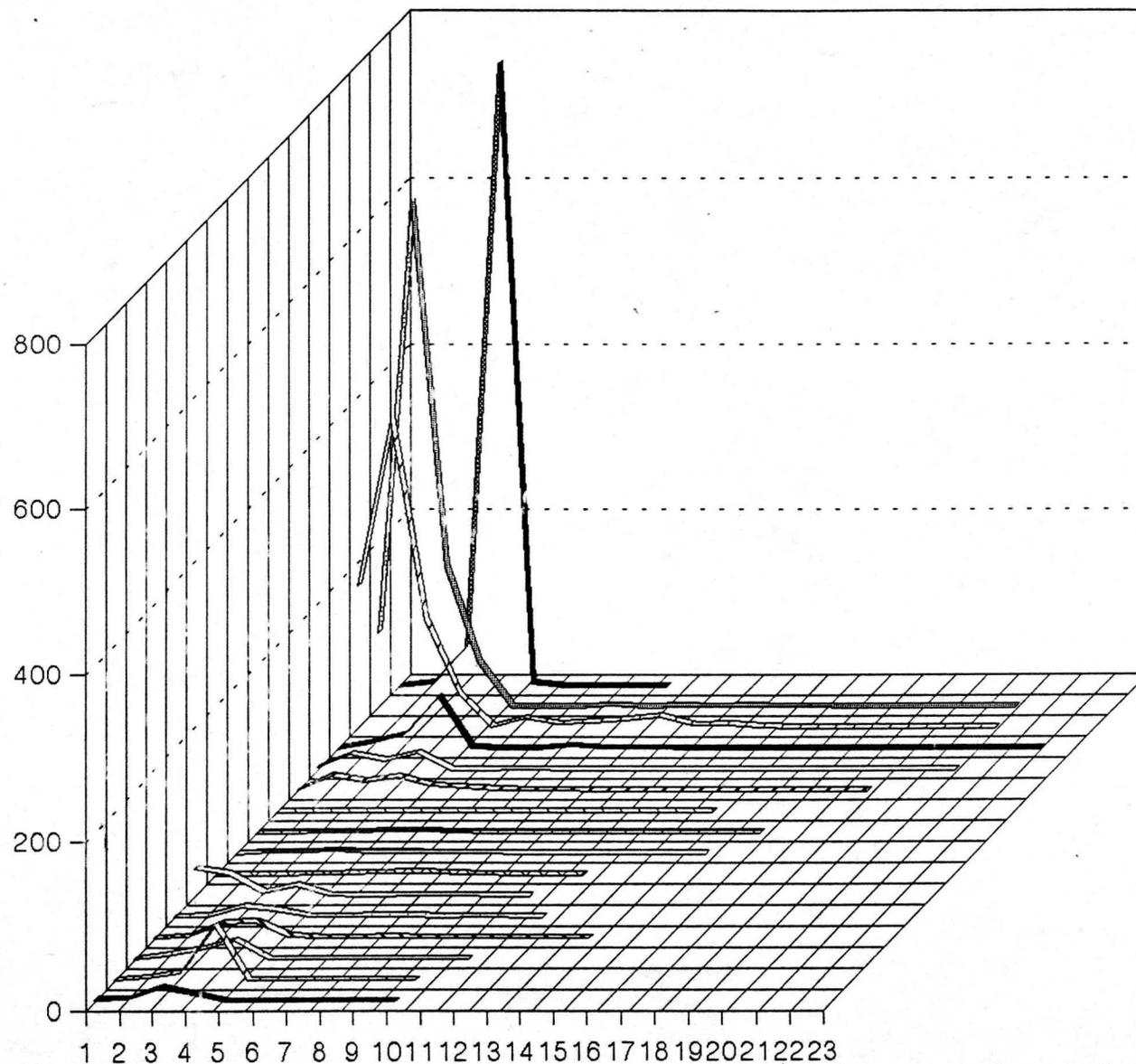
INDICE DE DOMINANCIA VERTICAL (y1) (Miles)

Miles (y2)



\* Especie cuya escala pertenece al eje y2

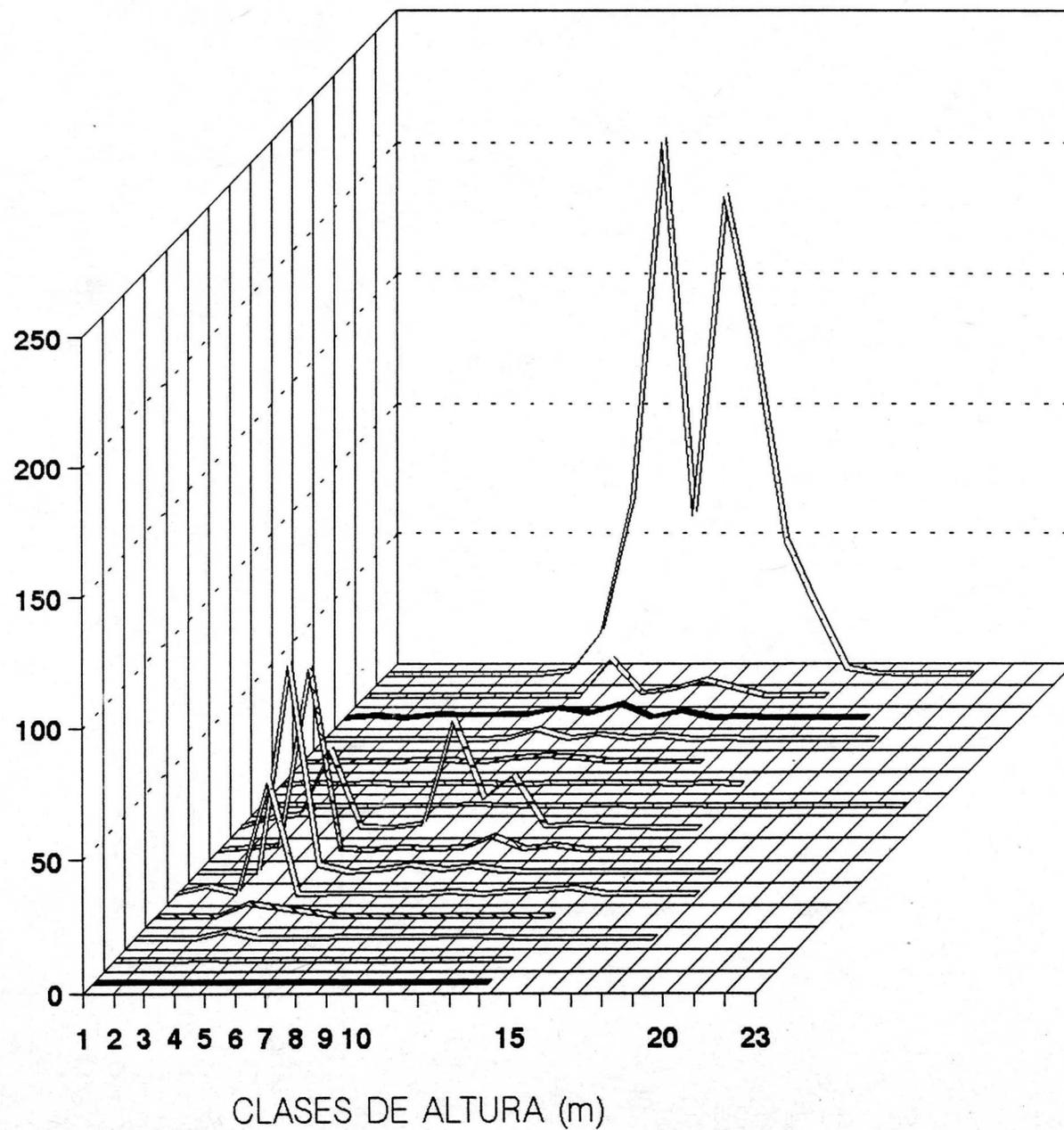
# INDICE DE DOMINANCIA VERTICAL



CLASES DE ALTURA (m)

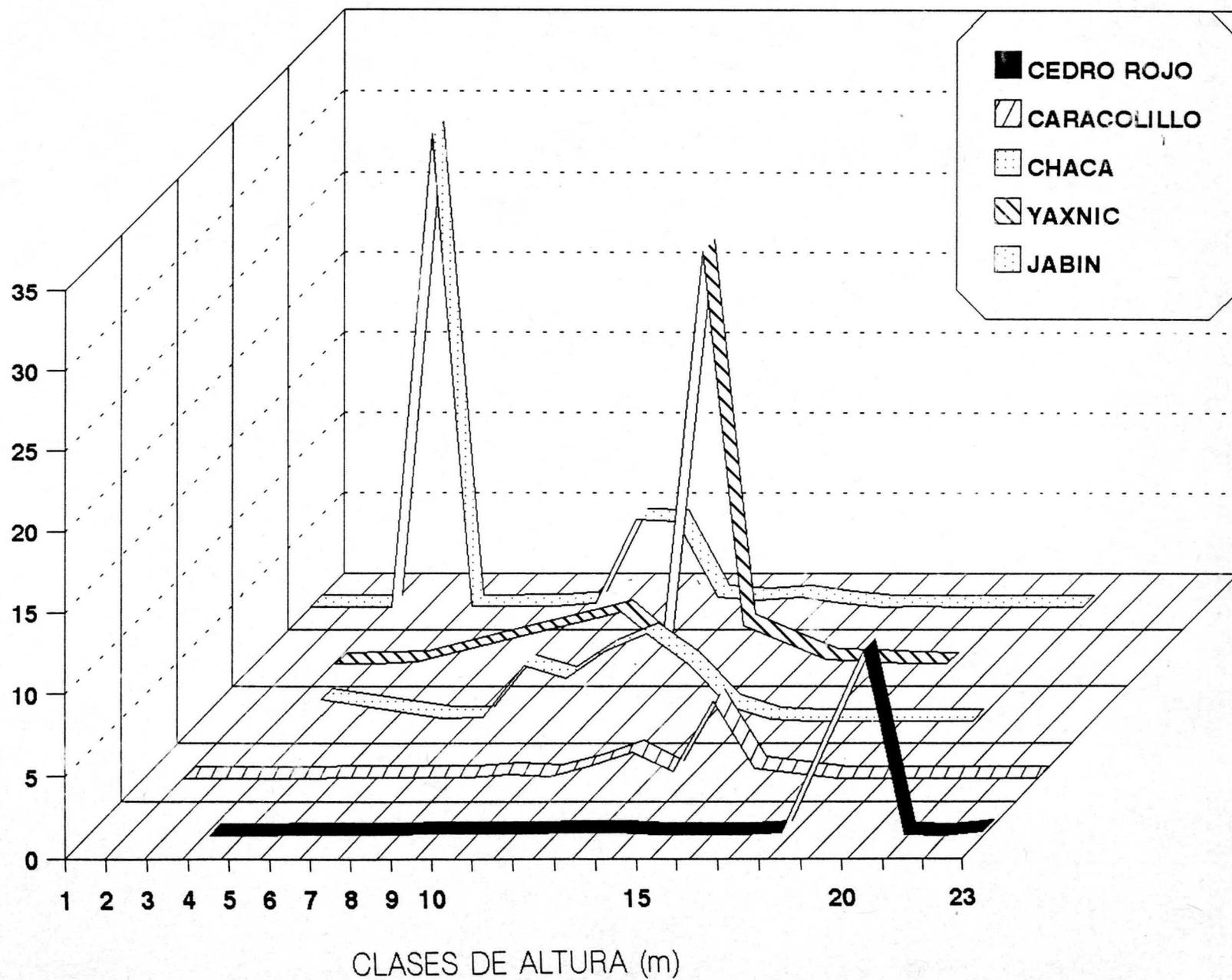
- ELEMUY
- ▨ IBACH
- ▤ AXIOTILLO
- ▧ EULU
- ▩ NARANJILLO
- LAURELILLO
- ▣ XKOS
- ▥ PIMIENTA
- ▦ NEGRITO
- ▧ AKITZ
- ▨ GUAYA
- JOBILLO
- CAOBA
- ▨ GUANO BOTAN
- ▤ RAMON
- XINCHE

# INDICE DE DOMINANCIA VERTICAL



- TASTAB
- ▨ TAMAY
- ▤ MACULIS
- ▧ COPAL COLORADO
- ▥ CHACTECOC
- QUINA
- ▩ COPAL
- ▨ TABAQUILLO
- ▧ MACHICHE
- ▥ KATALOX
- ▩ RAMON COLORADO
- ROBLE
- KANISTE
- ▨ HULE
- ▤ JOBO

# INDICE DE DOMINANCIA VERTICAL



APENDICE 7. GRUPOS DE ESPECIES COMERCIALES DEL PLAN  
PILOTO FORESTAL DE QUINTANA ROO.

---

1. PRECIOSAS

Caoba (*Swietenia macrophylla*)  
Cedro (*Cedrela odorata*)

2. BLANDAS

Pa'asak (*Simaruba glauca*)  
Jobo (*Spondias mombin*)  
Chacá (*Bursera simaruba*)

3. AMAPOLA (*Pseudobombax ellipticum*)

4. SAC'CHACA (*Dendropanax arboreus*)

5. DURAS COMERCIALES

Tzalám (*Lysiloma bahamensis*)  
Chechém (*Metopium brownei*)  
Siricote (*Cordia dodecandra*)  
Machiche (*Lonchocarpus castilloi*)  
Granadillo (*Platymiscium yucatanum*)

6. DURAS POTENCIALES

Katalox (*Swartzia cubensis*)  
Chactecoc (*Sickingia salvadorensis*)  
Pucté (*Bucida buseras*)  
Chacte viga (*Caesalpinia platyloba*)  
Jabín (*Piscidia communis*)  
Kanisté (*Pouteria campechiana*)  
Barí (*Calophyllum brasiliense*)

7. CHICOZAPOTE (*Manilkara sapota*)

8. RAMON (*Brosimum alicastrum*)

---

