



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ANALISIS ESTRUCTURAL DE UN BOSQUE MESOFILO DE MONTAÑA DE *Ticodendron incognitum* EN LA SIERRA NORTE DE OAXACA, MEXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

YAAYE ARELLANES CANCINO



DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

2000

277848

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES



FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional  
Autónoma de México

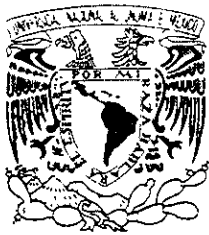


**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO**  
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

“Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña de *Ticodendron incognitum*  
en la Sierra Norte de Oaxaca, México”

realizado por Yaayé Arellanes Cancino

con número de cuenta 9354901-9 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis	
/ Propietario	Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo
- Propietario	M. en C. Silvia Castillo Argüero
· Propietario	M. en C. Francisco González Medrano
· Suplente	M. en C. Abisai Josué García Mendoza
· Suplente	Biól. Eduardo Alberto Pérez García

FACULTAD DE CIENCIAS  
U. N. A. M.

Dra. Edna María Suárez Díaz  
*Edna M. Suárez*  
Consejo Departamental de Biología



DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGÍA

Con amor y respeto para mis padres,  
María Luisa Cancino Viveros  
y Anselmo Arellanes Meixueiro

Para Nimcy y Eliet

Para la Universidad Nacional  
Autónoma de México

Para mis profesores

Para mis amigos

*“The earthly manifestations of “God’s world” began with the realm of plants, as kind of direct communication from it. It was as though one were peering over the shoulder of the Creator, who, thinking Himself unobserved, was making toys and decorations. Man and the proper animals, on the other hand, were bits of God that had become independent. That was why they could move about on their own and choose their abodes. Plants were bound for good or ill to their places. They expressed not only the beauty but also the thoughts of God’s world with no intent of their own and without deviation. Trees in particular were mysterious and seemed to mean direct embodiments of the incomprehensible meaning of life. For that reason the woods were the place where I felt closest to its deepest meaning and to its awe-inspiring workings”.*

C. Jung.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Jorge Meave del Castillo que me dio la oportunidad de trabajar con él y compartir su conocimiento y entusiasmo por la ecología vegetal. Su minuciosa revisión del manuscrito y sus críticos y reflexivos comentarios han sido básicos para mi formación académica. Jorge, no hay palabras para agradecer tu apoyo.

Un agradecimiento especial a los sinodales que revisaron esta tesis: Biól. Eduardo Pérez, M. en C. Silvia Castillo, M. en C. Francisco González Medrano y M. en C. Abisaí García.

La realización de este trabajo no se hubiera llevado a cabo sin el apoyo de Sociedad para el Estudio de los Recursos Bióticos de Oaxaca, A.C. Agradezco a la Biól. Silvia H. Salas y al Biól. Rafael García el haberme permitido colaborar con ellos en sus proyectos de investigación. También agradezco infinitamente a todos los miembros y excolaboradores de dicha sociedad su paciencia, entusiasmo y colaboración en el trabajo de campo. Sin ustedes este trabajo no hubiera sido posible, ¡mil gracias!

Para la determinación de plantas se contó con la amable ayuda del Dr. Francisco Lorea, la M. en C. Rosa María Fonseca J., el M. en C. Gerardo Salazar, la Biól. Claudia Gallardo, el Biól. Ernesto Velázquez, el Biól. Lucio Lozada y el Biol. Ricardo de Santiago. También se contó con el apoyo de la Biól. Remedios Aguilar del Herbario OAX y del Dr. Mario Sousa del herbario MEXU.

Al Biól. Marco Antonio Romero, quien me apoyó en la elaboración de las figuras y en varios aspectos de la edición de esta tesis. A la Arq. Cecilia Alejandre que realizó los diagramas de perfil. Gracias Tía. A mis compañeros de Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias que me apoyaron con material bibliográfico y con sus críticos comentarios Al Dr. Zenón Cano Santana, gracias por compartir conmigo el mundo de la Ecología, por creer en mí y por mandarme al matadero.

Al pueblo de San Miguel Tiltepec por permitirme desarrollar el trabajo de campo de esta tesis en su comunidad.

A Amanda y a Doña Zoila Cobián por su gran apoyo y amor.

Para todos aquellos que no pudieron llegar a este momento, mientras el interés por el conocimiento siga, siempre estarán con nosotros.

La realización de esta tesis contó con el apoyo económico de una beca otorgada por la Fundación UNAM.

## RESUMEN

Se describió la estructura de la vegetación en una parcela de una hectárea de bosque mesófilo de montaña en San Miguel Tiltepec (Oaxaca), donde es abundante *Ticodendron incognitum*, especie rara de distribución mesoamericana que fue descrita recientemente. Para todos los individuos vivos enraizados dentro de la parcela con un diámetro a la altura del pecho (DAP)  $\geq 3.3$  cm se midieron las siguientes variables: altura total, altura real (para árboles inclinados), altura de la primera ramificación importante, altura de la base de la copa, orientación de los árboles inclinados, DAP, posición en el suelo y determinación taxonómica. Además se contaron todos los árboles muertos en pie. Aunque la riqueza específica de este bosque es intermedia (52 especies arbóreas con DAP  $\geq 3.3$  cm ha<sup>-1</sup>) y algunas variables estructurales caen dentro de los intervalos conocidos para otros bosques semejantes (densidad: 1,738 ind ha<sup>-1</sup>; área basal: 42.72 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>), la comunidad estudiada difiere notablemente de otras semejantes por la gran cobertura del follaje (468%), las altas frecuencias de árboles inclinados (37.5%) y de árboles con múltiples tallos (12.3%), así como por la abundancia (383 ind) de árboles muertos enraizados. También destaca la alta homogeneidad de la densidad entre los subcuadros en que se dividió la parcela. En los diagramas de perfil no se observa una estratificación clara, pero una discontinuidad en la distribución de frecuencias de alturas permitió distinguir entre un estrato superior (12 – 30 m) y uno inferior (< 12 m). *Ticodendron incognitum* resultó ser la especie dominante del bosque, ya que presentó los valores más altos de todas las variables medidas. Esta especie se encuentra principalmente en la parte media alta del dosel arbóreo, pero no alcanza la parte superior del dosel. Las altas densidades de *T. incognitum* en los bosques mesófilos de montaña en Oaxaca, las cuales son mayores que las reportadas para otras localidades en Centroamérica, sugieren que las condiciones ecológicas en esta región son particularmente adecuadas para su desarrollo. La estructura general del bosque estudiado indica que posiblemente un componente importante de estas condiciones sea un régimen de disturbio particular e intenso, en el que la acción combinada del impacto del viento y la inestabilidad del sustrato juegue un papel importante.

# ÍNDICE

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	vii
<b>RESUMEN</b> .....	viii
<b>CAPÍTULO I. Introducción</b> .....	1
1.1. Introducción al estudio .....	1
1.2. Caracterización de los bosques tropicales montanos nubosos .....	2
1.2.1. Distribución .....	2
1.2.2. Nomenclatura y clasificaciones .....	3
1.2.3. Ambiente físico .....	6
1.2.4. Flora .....	7
1.3. Justificación y objetivos .....	10
<b>CAPÍTULO II. Descripción de la zona de estudio</b> .....	11
2.1. Localización de la zona de estudio .....	11
2.2. Clima .....	11
2.3. Fisiografía, geología y edafología .....	13
2.4. Hidrología .....	14
2.5. Vegetación .....	15
2.6. Actividades productivas y alteración de la vegetación .....	15
<b>CAPÍTULO III. Métodos</b> .....	17
3.1. Localización y descripción del sitio de estudio .....	17
3.2. Obtención de datos en campo .....	17
3.2.1. Obtención de datos florísticos .....	17
3.2.2. Obtención de datos estructurales .....	18
3.3. Análisis de los datos de la estructura de la comunidad .....	20
3.3.1. Estructura cuantitativa .....	20
3.3.2. Estructura vertical .....	22
3.3.3. Estructura horizontal .....	23
3.3.4. Diversidad .....	25



3.3.5. Árboles muertos .....	26
3.4. Evaluación de la contribución de <i>Ticodendron incognitum</i> a la estructura de la comunidad .....	27
<b>CAPÍTULO IV. Resultados</b> .....	28
4.1. Descripción general del bosque.....	28
4.1.1. Florística .....	28
4.1.2. Estructura cuantitativa .....	29
4.1.3. Estructura diamétrica .....	31
4.1.4. Valores de importancia relativa y diversidad .....	35
4.1.5. Estructura vertical .....	39
4.1.6. Estructura horizontal.....	47
4.2. Contribución de <i>Ticodendron incognitum</i> a la estructura de la comunidad	50
<b>CAPÍTULO V. Discusión</b> .....	57
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	67
<b>APÉNDICE</b> .....	79

# CAPÍTULO I

## INTRODUCCIÓN

### 1.1. Introducción al estudio

En cualquier sitio en donde exista vegetación es posible observar el aspecto característico y único que confieren las plantas al paisaje (Crawley, 1997). Por ejemplo, en regiones montañosas es evidente la continua variación de la vegetación dentro de un mismo piso altitudinal, o entre diferentes altitudes, donde se observan cambios paulatinos de la composición florística determinados por el gradiente ambiental (Cleef, 1984; Stadtmüller, 1987; Lieberman *et al.*, 1996; Williams-Linera *et al.*, 1996; Vázquez G. y Givnish, 1998).

Dentro de la ecología, corresponde a la vegetación un nivel de organización biológica llamado comunidad vegetal. La comunidad incluye a varias especies de plantas que ocupan una determinada área de acuerdo al interés del estudio (Crawley, 1997). Aunque la superficie que representa exactamente a una comunidad es un tema de controversia, es evidente que en un área geográfica específica es posible distinguir un conjunto de entidades con características fisonómicas, estructurales, fenológicas y en ocasiones florísticas, semejantes. A un conjunto de este tipo se le conoce como tipo de vegetación.

Durante mucho tiempo, el conocimiento científico de los diferentes tipos de vegetación estuvo centrado en la elaboración de listados florísticos. Éstos, sin embargo, no aportan información de características estructurales y cuantitativas de la comunidad (Whittaker, 1975). Es aquí en donde entra el concepto de estructura de la comunidad, el cual es una herramienta de gran utilidad para la descripción y la clasificación de la vegetación (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). La estructura vegetal es la organización en el espacio de las plantas en una determinada área (Dansereau, 1957). Los atributos primarios del esquema de clasificación estructural son las formas de crecimiento y las formas de vida de las plantas, los patrones de distribución vertical y horizontal, la cobertura y los aspectos fenológicos

(Dansereau, 1957; Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

A pesar de la gran importancia de los estudios estructurales, en los bosques montanos, que se desarrollan generalmente en sitios de difícil acceso, son muy pocas las investigaciones detalladas sobre este tema. En este contexto, el presente estudio consiste en un análisis de la estructura de un bosque montano peculiarmente diferente a otros bosques estudiados en este tipo de ambiente por presentar numerosos árboles de *Ticodendron incognitum* Gómez-Laurito y Gómez P. (Ticodendraceae), especie rara de distribución mesoamericana (Hammel y Burger, 1991) descrita hace un poco más de una década (Gómez-Laurito y Gómez P., 1989).

En las siguientes secciones se exponen los conceptos y fundamentos de la presente investigación, los cuales están centrados en el estudio y conocimiento actual de la distribución, el ambiente y la flora de los bosques montanos.

## **1.2. Caracterización de los bosques tropicales montanos nubosos**

### **1.2.1. Distribución**

En las regiones montañosas de la zona tropical, entre el trópico de cáncer y el trópico de capricornio, se desarrollan varias comunidades vegetales con características florísticas y estructurales peculiares (Rzedowski, 1978, 1996; Stadtmüller, 1987; Hamilton *et al.*, 1995) a las que podemos llamar, de manera genérica, bosques tropicales montanos nubosos (Kappelle, 1996). La presencia de este tipo de vegetación depende de factores climáticos y geográficos característicos de cada sitio, de modo que la distribución geográfica natural de los bosques montanos es fragmentada y se limita a zonas montañosas húmedas (Rzedowski, 1978, 1996; Stadtmüller, 1987; Hamilton *et al.*, 1995). En general, los bosques montanos se localizan más frecuentemente entre los 1,500 y 2,500 m snm (Stadtmüller, 1987), aunque no es posible precisar un intervalo altitudinal exacto y homogéneo, ya que se han descrito comunidades de este tipo por debajo de los 1,000 m (Rzedowski, 1978; Stadtmüller, 1987; Bruijnzeel *et al.*, 1993; Luna-Vega *et al.*, 1994; Watling y Gillison, 1995; Richards, 1996, entre otros) y en altitudes mayores a 3,000 m snm (Leo, 1995; Lush, 1995).

La distribución de los bosques tropicales nubosos montanos ocupa superficies extremadamente pequeñas en América, África y Asia, de modo que su extensión mundial total aproximada apenas alcanza los 50 millones de hectáreas (Doumenge *et al.*, 1995). En México, este tipo de vegetación ocupa una extensión menor al 0.9% del territorio nacional (Rzedowski, 1996). Según Challenger (1998), una estimación objetiva de la actual cobertura del bosque montano es del 0.4% (800,000 ha) del territorio nacional. La distribución natural discontinua de los bosques montanos se ve cada vez más fragmentada debido a los frecuentes cambios del uso de suelo, asociados principalmente al desarrollo de la agricultura y en menor grado a la ganadería (Vogelmann, 1973; Rzedowski, 1978, 1996; Breceda Solis Cámara y Reyes Gallardo, 1990; Santiago P. y Jardel P., 1993; Gentry, 1995; Hamilton *et al.*, 1995; Vázquez-García, 1995; Kappelle, 1996; SERBO, 1998).

### **1.2.2. Nomenclatura y clasificaciones**

Las diferentes clasificaciones que se han utilizado para agrupar los bosques montanos se han basado tanto en criterios fisonómicos como en características del medio en donde se desarrollan, como el clima, la temperatura y la precipitación.

Tomando en cuenta la cobertura nubosa y con base en la fisonomía de los bosques y en características climáticas, entre otros factores, Grubb (1977), Whitmore (1984) y Stadtmüller (1987) distinguieron en general dos tipos de bosque dentro de los bosques nubosos tropicales: los "lower mountain rain forests" o "lower mountain cloud forests" (LMRF o LMCF, o bosques lluviosos montanos bajos o bosques nublados montanos bajos) y, los "upper mountain rain forests" o "upper mountain cloud forests" (UMRF o UMCF, o bosques lluviosos montanos altos o bosques nublados montanos altos).

Los bosques montanos bajos (LMRF o LMCF) se presentan en áreas que tienden a ser más secas y a tener un régimen de lluvia más estacional; la precipitación horizontal puede representar un alto componente del total de la precipitación. Sin embargo, tanto Grubb (1977) como Bruijnzeel y Veneklaas (1998) reconocen que es

difícil hacer una división a partir de la precipitación horizontal, ya que no hay criterios cuantitativos para definir si la neblina es “frecuente” o “persistente”.

En los sitios donde se desarrollan los UMRF o UMGF, la incidencia de la neblina que cubre hasta el suelo se combina con lluvias fuertes y persistentes. Los árboles son de baja estatura y se desarrollan en un ambiente muy húmedo, donde es notoria la riqueza de epífitas. Sin embargo, la flora de los bosques montanos altos es en general más pobre que la de los bosques montanos bajos (Gentry, 1995).

Asociado a esta heterogeneidad, han surgido muchos términos para clasificar a este tipo de vegetación. Entre las denominaciones en español más utilizadas para hacer referencia a los bosques montanos y sus variantes se encuentran: selva baja perennifolia (Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963; Álvarez del Castillo, 1977; Ishiki Ishihara, 1988), bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1978), bosque nublado o bosque de niebla (Gómez-Pompa, 1982), selva andina, selva subandina y bosque andino alto (Cleef *et al.*, 1984) y bosques tropicales montanos nubosos (Kappelle, 1996). En inglés, entre los términos más comunes se encuentran: “cloud forest” (Leopold, 1950; Beard, 1955; Lipp, 1969; Sugden, 1982; Martín y Madrid, 1992; Hamilton *et al.*, 1995; Webster, 1995; Vázquez G. y Givnish, 1998), “mountain rain forest” (Beard, 1955; Whitmore, 1984), “elfin forest” (Howard, 1969), “elfin woodland” (Beard, 1955), “tropical mountain rain forest” (Zuill y Lathrop, 1975) y “tropical mountain cloud forest” (Hamilton *et al.*, 1995). Puig (1976) denominó en francés a este tipo de vegetación como “forêt caducifoliée humide de montagne”, y el término más utilizado en alemán es “Nebelwald” (Stadt Müller, 1987).

En México la publicación de Miranda y Sharp (1950) promovió el interés y el estudio de la vegetación de las regiones templadas y húmedas. En esta publicación se describen varias comunidades vegetales distribuidas en sitios húmedos o nublados de acuerdo a la composición florística, al entorno físico y a las características fisonómicas de algunas especies. A partir de entonces, en México se han utilizado varios términos para nombrar a los bosques montanos. Por ejemplo, Miranda y Hernández-Xolocotzi (1963) incluyeron bajo las categorías de bosque

caducifolio y selva baja o mediana perennifolia a varias comunidades que se desarrollan en climas húmedos y templados.

Más adelante, Rzedowski (1978) agrupó a varias comunidades vegetales de zonas húmedas montanas bajo el término “bosque mesófilo de montaña”. Dentro de los sistemas de clasificación conocidos en México, actualmente el de Rzedowski es quizá el más empleado para definir y denominar a este tipo de vegetación (*e.g.* Puig *et al.*, 1983, 1987; Luna-Vega *et al.*, 1988, 1989, 1994; Breceda Solis Cámara y Reyes Gallardo, 1990; González-Medrano, 1990; Ramírez-Ramírez y Williams-Linera, 1990; Saldaña Acosta y Jardel P., 1991; Solís-Magallanes, 1990; Tejero Diez *et al.*, 1990; Zamudio y Fernández, 1990; Long y Heath, 1991; Williams-Linera, 1991; Williams-Linera *et al.*, 1996; Meave *et al.*, 1992, 1994, 1996; Santiago P. y Jardel P., 1993; Rzedowski, 1996; Ruiz-Jiménez *et al.*, 1999; Acosta Castellanos *et al.*, 1998; Gallardo *et al.*, 1998; Mayorga-Saucedo *et al.*, 1998; Riba, 1998). En realidad, Miranda (1947) ya había utilizado esta denominación para comunidades vegetales que se desarrollan en sitios húmedos en la cuenca del Balsas, aunque unos años después prefirió utilizar el término “selva baja siempre verde” (Miranda, 1952). Según Pennington y Sarukhán (1998), existe un gran parecido fisonómico entre la selva mediana o baja perennifolia y el bosque mesófilo de montaña, aunque ellos señalan que el bosque mesófilo presenta un mayor desarrollo y una composición florística notablemente más compleja. Challenger (1998) sugirió que los bosques mesófilos de montaña son equivalentes a las selvas altas o medianas perennifolias submontanas (con una mayor frecuencia o estacionalidad de nubes) o a las selvas de altura (con menor frecuencia de nubes), dependiendo de la latitud en la que se encuentren.

A pesar de la amplia aceptación al sistema de Rzedowski en México, debe reconocerse que a nivel internacional este sistema no ha sido adoptado, y de hecho es poco conocido. El mayor problema de la clasificación de Rzedowski reside en que incluye a varias comunidades vegetales de las zonas montañosas húmedas del trópico mexicano cuyas características fisonómicas y estructurales difieren

grandemente (Meave *et al.*, 1992; Ruiz-Jiménez *et al.*, 1999). Sin embargo, ante la necesidad de incluir a la toda vegetación tropical montana en un término que resulte más general y menos complejo, otros autores como Hamilton *et al.*, (1995) y Kappelle (1996) han utilizado un término único que es “tropical mountain cloud forests” (TMCF) o bosques tropicales montanos nubosos, ya que dentro de este término queda implícito la importante influencia de la neblina en la estructura y funcionamiento del bosque, así como su ubicación geográfica y orográfica. Debido a que el término bosque mesófilo de montaña incluye a la mayoría de las comunidades vegetales que pueden reconocerse como bosque tropical montano nuboso, en el presente trabajo se utilizarán ambos términos de manera indistinta.

### **1.2.3. Ambiente físico**

Además de las temperaturas templadas, el factor ambiental más importante y común a todos los bosques tropicales montanos nubosos es precisamente la neblina, la cual constituye una ganancia extra hidrológica a la precipitación, ya que puede aportar varios cientos de milímetros de agua por año, dependiendo de las características de las nubes, la velocidad del viento, la estructura de la vegetación y diversos factores locales (Vogelmann, 1973; Stadtmüller, 1987; Bruijnzeel y Proctor, 1995; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998). La presencia de la neblina tiene múltiples efectos en el ecosistema, ya que además de aumentar el suministro de agua, influye en la acidez del suelo y reduce la radiación solar, lo cual afecta la fisiología de las hojas y las relaciones de los nutrientes (Howard, 1969; Stadtmüller, 1987; Pendry y Proctor, 1996; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998).

Otros factores que definen de manera general el ambiente de los bosques montanos son: los bajos niveles de productividad (estimada a través de la hojarasca o los incrementos diamétricos de los árboles) debidos a la lenta descomposición de la materia orgánica, relacionado al descenso de la temperatura (Edwards y Grubb, 1977; Weaver y Murphy, 1990; Pendry y Proctor, 1996; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998; Challenger, 1998; Vázquez G. y Givnish 1998), las bajas concentraciones de nitrógeno, de fósforo o de ambos nutrientes en las hojas, y la disminución de las

concentraciones de nutrientes en el suelo en comparación con los bosques tropicales de tierras bajas (Bruijnzeel y Veneklaas, 1998), la gran profundidad de la capa de humus que repercute en el limitado soporte de los árboles (Howard, 1969; Bruijnzeel *et al.*, 1993; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998), la escasa aireación de suelos saturados que impiden la respiración y el crecimiento de las raíces (Howard, 1969; Sugden, 1982; Bruijnzeel *et al.* 1993; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998), y la baja radiación recibida, relacionada con la disminución de la temperatura de las hojas y la fotosíntesis (Howard, 1969; Grubb, 1977; Bruijnzeel *et al.*, 1993, Bruijnzeel y Veneklaas, 1998).

Algunos factores físicos que causan variación de la vegetación y que están relacionados con el gradiente altitudinal en el que se desarrollan los bosques montanos son el decremento de la temperatura con la altitud (Grubb, 1977; Pendry y Proctor, 1996; Bruijnzeel *et al.* 1993; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998) y la exposición a fuertes vientos (Howard, 1969; Grubb y Tanner, 1977; Sugden 1982; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998). Entre los cambios más notables al aumentar la altitud en la que se encuentran los bosques tropicales montanos se tiene al decremento de la estatura de los árboles (Howard, 1969; Leigh, 1975; Grubb y Tanner, 1976; Grubb, 1977; Tanner, 1977; Cleef *et al.*, 1984; Hamilton *et al.*, 1995; Waide *et al.*, 1998), el empobrecimiento de las formas de crecimiento de la vegetación (Leigh, 1975; Grubb y Tanner, 1976; Cleef *et al.*, 1984; Hamilton *et al.*, 1995) y la variación de características foliares, tales como el espesor de la lámina foliar, el área foliar y la densidad estomática, entre otros (Howard, 1969; Leigh, 1975; Grubb, 1977; Tanner, 1977; Leal y Kappelle, 1994; Bruijnzeel *et al.*, 1993; Kappelle, 1996; Velázquez Rosas, 1997).

#### **1.2.4. Flora**

Una de las características más importantes de la flora tropical montana es la gran abundancia de plantas epífitas, helechos arborescentes y numerosas especies de árboles, que en conjunto contribuyen sustancialmente a la diversidad total del



bosque (Leopold, 1950; Leigh, 1975; Zuill y Lathrop, 1975; Grubb y Tanner, 1977; Rzedowski, 1978, 1996; Cleef *et al.*, 1984; Long y Heath, 1991; Gentry y Dodson, 1987; Meave *et al.*, 1992; Salazar Chávez, 1993; Kelly *et al.*, 1994; Kappelle, 1996).

Se ha sugerido que una parte importante de la biomasa de la comunidad corresponde a las plantas epífitas (Rzedowski, 1996). En cuanto a la forma de crecimiento, las epífitas varían de delgados helechos a arbustos leñosos, en ocasiones de dimensiones arbóreas (Zuill y Lathrop, 1975; Rzedowski, 1978, 1996; Kappelle, 1996). Entre los grupos de epífitas más característicos se encuentran muchas briofitas, pteridofitas, orquídeas, aráceas, bromelias, peperomias, ericáceas, araliáceas y asteráceas (Zuill y Lathrop, 1975; Rzedowski, 1978, 1996; Meave *et al.*, 1992; Salazar Chavéz, 1993; Kappelle y Zamora, 1995; Kappelle, 1996; Acosta Castellanos *et al.*, 1998; Mayorga-Saucedo *et al.*, 1998). En la mayoría de los bosques nublados es característica la presencia de ciateáceas, las cuales además de ser muy abundantes, confieren al sotobosque un aspecto muy llamativo (Rzedowski, 1978; Stadtmüller, 1987). A nivel del componente arbóreo, Lauraceae, Melastomataceae y Rubiaceae son reconocidas como algunas de las familias más ricas en especies aparentemente en todos los bosques montanos de América, entre los 1500 y 2900 m, aunque la composición florística se modifica a mayores altitudes (Rzedowski, 1978, 1996; Gentry, 1995; Boyle, 1996; Rincón y Meave, 1998).

Los bosques montanos se desarrollan bajo condiciones climáticas muy selectivas, las cuales se encuentran en zonas muy restringidas, con una distribución fragmentada (Rzedowski, 1978, 1996; Vázquez G., 1995; Stadtmüller, 1987; Hamilton *et al.*, 1995; Young, 1995; Challenger, 1998). Esta restricción ambiental ha influido en los procesos evolutivos de las plantas de estos ambientes, desembocado en el desarrollo de un alto nivel de endemismo, sobre todo en sitios donde la cubierta vegetal es discontinua, como es el caso de áreas rodeadas por zonas más secas (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Rzedowski, 1978, 1996; Cleef *et al.*, 1984; Stadtmüller, 1987; Gentry, 1995; Vázquez-García, 1995; Webster, 1995; Young, 1995; Challenger, 1998).

El escaso conocimiento de la flora montana en México se debe principalmente al difícil acceso en algunas zonas montañosas, aunque en las últimas décadas se han realizado numerosos estudios florísticos (Zuill y Lathrop, 1975; Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Rzedowski, 1978, 1996; Calzada, 1993; Puig *et al.*, 1983; Cleef *et al.*, 1984; Luna-Vega *et al.*, 1988, 1989, 1994; Long y Heath, 1991; Kappelle, 1996, entre muchos estudios más), algunos de los cuales incluyen la descripción de nuevas especies para la ciencia (por ejemplo, Van der Werff, 1988; Ishiki Ishihara, 1988, 1995; Turner, 1989).

En 1989, Gómez-Laurito y Gómez P. describieron la especie *Ticodendron incognitum*, único representante de la familia Ticodendraceae, una de las más recientes familias descritas por los botánicos, cuya distribución prácticamente se restringe a este tipo de bosque. El descubrimiento de esta nueva especie sorprendió a científicos y fue causa de diversas discusiones e intercambios entre especialistas (Gómez-Laurito y Gómez P., 1989; Hammel y Burger, 1991; Meave *et al.*, 1996). Cuando se publicó la descripción de la especie se utilizó el epíteto específico *incognitum* porque su ubicación taxonómica era incierta y se consideraba una especie "incógnita" (Hammel y Burger, 1991). El parecido morfológico de las hojas de esta especie con el de varias especies de *Alnus* ocasionó una gran confusión en las determinaciones taxonómicas, hasta que *T. incognitum* se colectó con flores y frutos. Años después de la descripción comenzaron a aparecer estudios sobre la distribución, utilización y, en algunos casos, cuantificación de la abundancia de esta especie (Hammel y Burger, 1991; Martín y Madrid, 1992; Martín, 1993; Gentry, 1995; Boyle, 1996; Meave *et al.*, 1996). Actualmente se sabe que la distribución de *T. incognitum* es netamente mesoamericana, ya que se encuentra desde la Sierra Norte de Oaxaca en México (Martín y Madrid, 1992; Boyle, 1996; Meave *et al.*, 1996) hasta Panamá (Hammel y Burger, 1991; Meave *et al.*, 1996).

Meave *et al.* (1996) mencionan que esta especie puede ser importante para comprender la biogeografía de los bosques montanos, pues al parecer *Ticodendron incognitum* posiblemente perteneció a la Flora Laurásica que estuvo ampliamente

distribuida en Norteamérica durante el Terciario. Sin embargo, la distribución actual de esta especie en México se restringe a las montañas húmedas de Oaxaca, en la Sierra Norte (Martin y Madrid, 1992; Boyle, 1996; Meave *et al.*, 1996) y a la región de los Chimalapas (Meave *et al.*, 1996).

### **1.3. Justificación y objetivos**

La mayor parte de los estudios que se han realizado en nuestro país sobre los bosques tropicales montanos nubosos enfatizan el aspecto florístico, y por ello actualmente están disponibles muy pocos análisis sinecológicos detallados que aporten información sobre la estructura y den indicios sobre el funcionamiento de este tipo de comunidad. Ante la necesidad de contribuir a la comprensión de la heterogeneidad de los bosques húmedos montanos en distintas regiones y bajo distintas condiciones ambientales, se planteó como objetivo general de este trabajo describir la estructura de la comunidad arbórea del bosque mesófilo de montaña ubicado en San Miguel Tiltepec, Sierra Norte de Oaxaca, México.

Entre los primeros rasgos característicos de este bosque está la presencia de *Ticodendron incognitum*. A primera vista, la comunidad vegetal estudiada parecía estar dominada por esta especie, característica muy singular ya que la presencia de *T. incognitum* parece restringirse a los bosques montanos extremadamente húmedos de mesoamérica (Hammel y Burger, 1991; Boyle, 1996; Meave *et al.*, 1996). Puesto que no se habían localizado, por lo menos en México, bosques dominados por esta especie, el estudio de esta comunidad resulta importante debido a la rareza taxonómica y ecológica de esta especie. En ese sentido, se decidió como un primer paso realizar un estudio descriptivo de una de las comunidades en donde vive. Como objetivo particular, en el presente análisis se decidió cuantificar la contribución de *T. incognitum* a la estructura general de la comunidad.

## **CAPÍTULO II**

### **DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO**

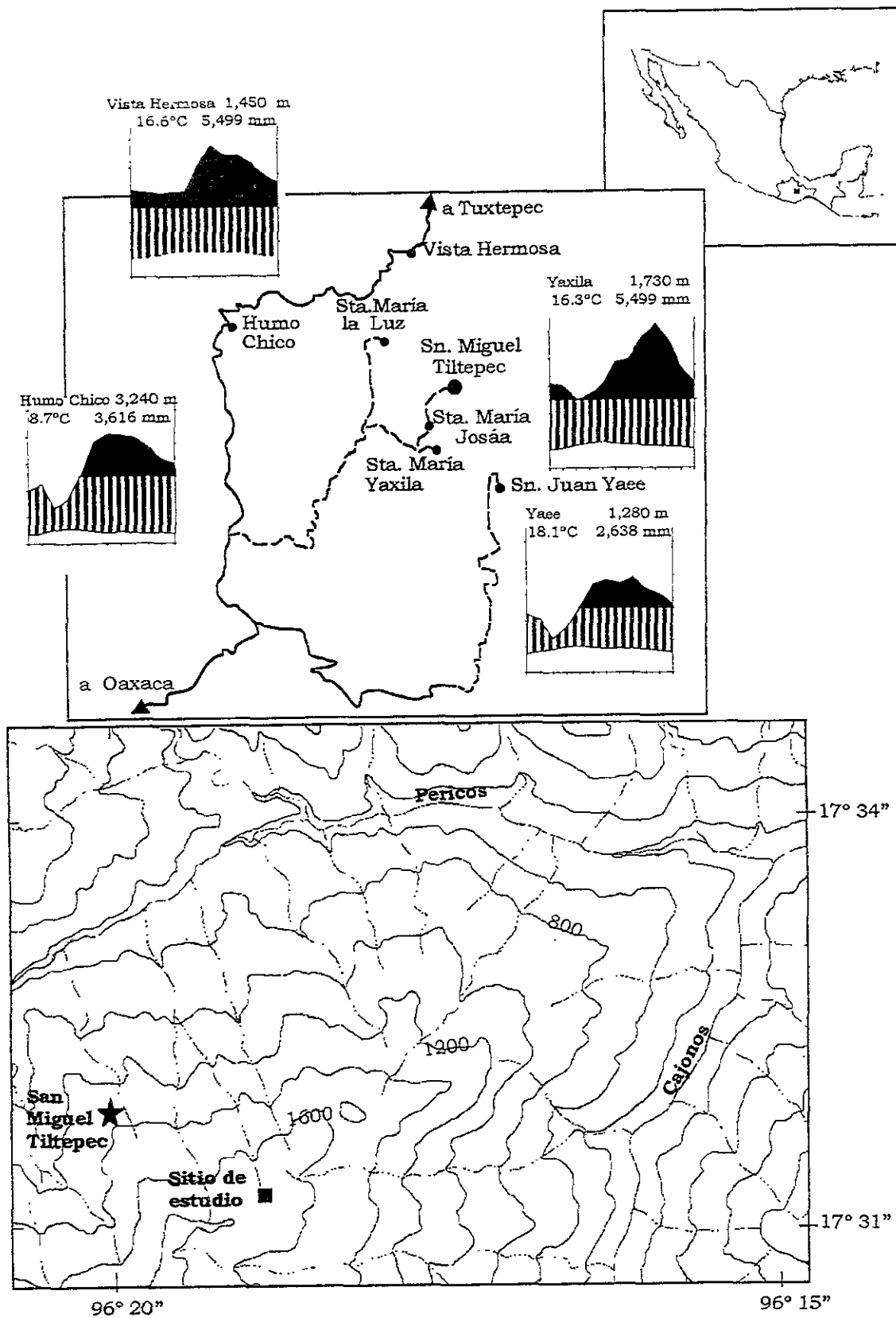
#### **2.1. Localización de la zona de estudio**

La zona de estudio se localiza en el territorio que corresponde a la Agencia de Policía de San Miguel Tiltepec, perteneciente al municipio y distrito de Ixtlán, dentro de la región de la Sierra Norte, Oaxaca (Fig. 1). La vía de acceso a la comunidad es la carretera federal No. 175, Oaxaca-Tuxtepec. Aproximadamente a 20 km al norte de Ixtlán de Juárez se toma una brecha de 62 km de terracería que conduce al poblado de Santa María Josáa, de donde se avanza a pie por un camino de herradura de 12 km que comunica con San Miguel Tiltepec. Los terrenos de San Miguel Tiltepec comprenden casi 13,000 ha de tierras comunales que pertenecen a habitantes zapotecas que viven allí desde épocas precolombinas (Martínez Gracida, 1898; Pérez García, 1997), aunque desde hace 50 años se asentó un grupo de campesinos indígenas quienes con el tiempo formaron el pueblo mancomunado Santa María La Luz.

La Agencia de Policía se ubica geográficamente entre las coordenadas 17°29' y 17°35' latitud norte y 96°14' y 96°24' longitud oeste. La comunidad de San Miguel Tiltepec se encuentra en una ladera expuesta hacia el norte, a los 17°31' 30" N y los 96°19' 45" O, y a una altitud de entre 1300 y 1400 m sobre el nivel del mar (Fig. 1).

#### **2.2. Clima**

Por la ubicación de la zona de estudio en la Sierra Norte de Oaxaca, ésta se encuentra sometida a la influencia de los vientos alisios que recogen humedad del Golfo de México y que influyen en la existencia de una estación lluviosa en el verano (Rzedowski, 1978). Otros sistemas eólicos, como los ciclones tropicales, los vientos del oeste y las incursiones de masas de aire polar o "nortes" también se manifiestan en la región, provocando precipitación durante diferentes épocas del año (Miranda y Sharp, 1950; Rzedowski, 1978). La condensación orográfica de



**Figura 1.** Localización de la parcela de estudio y de San Miguel Tiltepec en la Sierra Norte de Oaxaca. Los climogramas muestran la temperatura y la precipitación media anual.

masas de aire saturadas de humedad se manifiesta en forma de niebla, la cual puede aparecer con mucha frecuencia o incluso llega a ser persistente (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Rzedowski, 1978).

Desafortunadamente se carece de datos climáticos específicos del clima en San Miguel Tiltepec, a causa de la ausencia de una estación meteorológica. La información disponible procede de estaciones pluviométricas y meteorológicas aledañas al sitio de estudio (Fig. 1). En los climogramas ombrotérmicos de las estaciones Yaxila, San Juan Yaée, Humo Chico y Vista Hermosa se observa que las precipitaciones pluviales oscilan entre 2,600 y ca. 6,000 mm anuales. Yaxila, la estación pluviométrica más cercana al sitio de estudio, presenta una precipitación superior a los 5,000 mm, por lo que es posible que en Tiltepec la precipitación pluvial ascienda por lo menos a 4,000 mm anuales. Otra razón que hace suponer que el ingreso de agua a este sitio es mayor a los 4,000 mm es la presencia de *Ticodendron incognitum* y *Cyrilla racemiflora*, especies que únicamente se han encontrado en sitios en donde la humedad ambiental y la precipitación pluvial son muy altas (Meave *et al.*, 1996; Gallardo *et al.*, 1998).

Para determinar valores de temperatura con datos posiblemente más cercanos a los reales se utilizó la fórmula propuesta por García de Miranda (1989), la cual está basada en un gradiente térmico. Los valores obtenidos indican que la temperatura media anual de la comunidad se encuentra entre 17.8°C y 20.4°C, mientras que la temperatura media del sitio donde se ubica el bosque mesófilo estudiado debe estar entre 15.9°C y 18°C.

### **2.3. Fisiografía, geología y edafología**

En el marco geológico y fisiográfico, Ferrusquía-Villafranca (1998) ubica gran parte del estado de Oaxaca dentro de la provincia morfotectónica de la Sierra Madre del Sur. Desde su punto de vista, la Sierra Norte parte de la zona de las cordilleras nororientales, e incluye varias sierras que forman una angosta faja de montañas estructuralmente complejas. De hecho, según Ferrusquía-Villafranca esta provincia

presenta la mayor complejidad geológica de México y desafortunadamente gran parte del conocimiento geológico sobre la Sierra Madre del Sur aún es especulativo. Tanto en la Sierra Juárez como en la Sierra de Ixtlán y en la Sierra de Villa Alta se han encontrado algunos cuerpos posdevónicos metamórficos y plutónicos de edad desconocida pero que parecen remontarse al Paleozoico o al Mesozoico (Ferrusquía-Villafranca, 1998). La carta geológica del INEGI (1994), escala 1:250,000, indica que en la localidad se presentan dos tipos de roca: esquistos en la parte norte del territorio y andesitas en el sur; ambas de edad cretácica.

Según Rodrigo Álvarez (1997), los tipos de suelo que se encuentran en la Sierra Norte de Oaxaca son: Acrisol, Cambisol, Latosol y Luvisol. Específicamente para el territorio de Tiltepec la carta edafológica preliminar del INEGI (1988) muestra la presencia de tres tipos de suelo: Acrisol húmico, Cambisol húmico y Acrisol órtico, con una clase textural de tipo media en los 30 cm más superficiales del suelo (Ah+Bh+Ao/2).

## **2.4 Hidrología**

En las partes con mayor altitud dentro del territorio se presentan escurrimientos, arroyos y riachuelos que desaguan hacia el río Pericos, cuya parte más alta se ubica a 400 m snm. La mayor parte de los terrenos de la comunidad se encuentran dentro de la microcuenca de este río el cual, por cierto, aparece con el nombre de río Vera en INEGI (1991). Este río se dirige hacia el este para desembocar en el Cajonos, y por lo tanto forma parte de la cuenca del río Papaloapan, el cual derrama sus aguas en el Golfo de México. La subcuenca del río Cajonos separa la Sierra Juárez de la Sierra de Villa Alta (Ferrusquía-Villafranca, 1998).

Además del agua obtenida por las frecuentes lluvias, los bosques mesófilos, al estar cubiertos de nubes, reciben una cantidad de humedad por medio de la captación o condensación de pequeñas gotas de agua, fenómeno que se denomina precipitación horizontal (Stadtmüller, 1987). El agua adicional que aporta este fenómeno a la zona de barlovento de la Sierra Madre Oriental, entre 1300 y 2400 m snm, alcanza valores de hasta un 19% en la época de lluvia y más del 100%

adicional en la época seca (Vogelmann, 1973).

## **2.5. Vegetación**

Las condiciones orográficas y climáticas en la Sierra Norte de Oaxaca propician el desarrollo de diferentes tipos de vegetación, que dependiendo de las diferentes fuentes (INEGI, 1985; SERBO, 1998), incluyen: selva alta perennifolia, bosque mesófilo de montaña, selva baja perennifolia con vegetación secundaria arbustiva, bosque de encino, bosque de pino-encino y bosque de pino. De todas estas comunidades, las que cubren mayor extensión son el bosque mesófilo de montaña y la selva alta perennifolia.

El bosque mesófilo de montaña se distribuye aproximadamente desde los 700 m snm hasta los 2,000 m snm a lo largo de toda la microcuenca del río Pericos. Sobre la cota de los 500 m snm, en la porción este de la microcuenca, se presenta la selva alta perennifolia, pasando por la parte central hasta la porción noroeste sobre los 700 m snm. Entre 700 y 1,100 m se encuentra una zona donde se alternan elementos de estos dos tipos de vegetación, aunque en la porción este de la ladera orientada hacia el sur existe una franja de bosque de encino, ubicada entre 850 y 890 m. Desde la porción central hacia el extremo oeste, entre 650 y 1,800 m, se encuentran bosques dominados por *Pinus chiapensis*; en una extensión menor, esta especie domina un bosque localizado hacia la parte suroeste, entre los 2,000 y los 2,500 m snm. En la zona este, entre 850 y 950 m, existe un pequeño bosque dominado por *Oreomunea mexicana* (SERBO, 1998).

## **2.6. Actividades productivas y alteración de la vegetación**

En el área de estudio, la vegetación original está siendo alterada a causa de las actividades productivas. Dentro de éstas se encuentra la producción agrícola, la cual es principalmente para el autoconsumo, predominando la siembra de granos básicos en tierras de temporal y en laderas de pendiente pronunciada. La economía de esta comunidad se basa en las actividades del sector primario; se comercializan



varios productos como café y maíz, aunque también se extraen algunos productos del bosque y de la selva como hongos y palmas del género *Chamaedorea* (SERBO, 1998).

La alteración de la vegetación se debe principalmente a los “rozos” para la agricultura y la extracción de madera. En las imágenes de satélite de 1990 y 1996 se observan notorios cambios en el uso de suelo en la porción noroeste, oeste y suroeste de la comunidad que afectan principalmente a la selva alta perennifolia y al bosque mesófilo de montaña (SERBO, 1998). Sin embargo, a pesar del continuo cambio de uso de suelo, actualmente el 62% del territorio de San Miguel Tiltepec todavía presenta una masa forestal muy homogénea con bosques en buen estado de conservación (SERBO, 1998).

## **CAPÍTULO III**

### **MÉTODOS**

#### **3.1. Localización y descripción del sitio de estudio**

El sitio preciso de estudio se delimitó después de realizar una salida de prospección en el bosque mesófilo de montaña del sureste de San Miguel Tiltepec. La parcela de estudio seleccionada se ubica a 2.3 km en línea recta al sureste de la localidad, en la ladera con orientación sureste del cerro Chapulín, aproximadamente a los 17°31' 30" N y 96°18'14" O, a una altitud de 1,640 m snm en su parte baja (Fig. 1). La pendiente presenta una inclinación de entre 10° y 45°.

#### **3.2. Obtención de datos en campo**

El trabajo en campo se inició en junio de 1997 y se concluyó en agosto de 1998. Durante el primer mes se delimitó la parcela de 100 x 100 m. Durante todo el tiempo en el que se realizó el muestreo se recolectó plantas vasculares del estrato arbóreo, así como hierbas y epífitas.

##### **3.2.1. Obtención de datos florísticos**

Se recolectaron muestras de plantas leñosas y herbáceas en estado de floración o fructificación en el sitio de estudio. Con los ejemplares recolectados se elaboró un listado florístico, anotando la forma biológica según la clasificación de las formas de crecimiento de Whittaker (1975). Se asignó la categoría de hemiepífita a las plantas que pasan sólo parte de su ciclo de vida como epífitas y que posteriormente hacen contacto con el suelo a través de la producción de raíces secundarias.

Dentro de la parcela de estudio se obtuvieron con la ayuda de una garrocha de colecta ejemplares de las plantas medidas, aunque algunas de éstas carecieran de estructuras reproductivas. En los árboles con copas por arriba de 10 m se utilizó una sierra atada a una cuerda, aunque en algunos casos fue necesario subir al árbol utilizando equipo especial de trepado (arnés, cuerdas, ascensor y descensor).

Los individuos no identificados en estado vegetativo fueron marcados para colectarlos nuevamente cuando presentaran flores o frutos. Los ejemplares fueron fijados en una solución de alcohol-agua 1:2 (Calzada y Perales Rivera, 1990) y posteriormente herborizados siguiendo los métodos usuales (Lot y Chiang, 1986).

Una buena parte de la identificación de las plantas en campo a nivel de género se apoyó en la guía de las plantas leñosas del noroeste de Sudamérica de Gentry (1996). La mayoría de los ejemplares recolectados se determinaron a nivel específico utilizando diferentes claves taxonómicas como las de *Árboles y Arbustos de México* (Standley, 1920), *Flora de Guatemala* (Standley et al., 1946-1976), *Flora de Veracruz* (Sosa y Gómez-Pompa, 1977-1998), *Flora Novogaliciana* (McVaugh y Anderson, 1989), *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* (Dávila y Villaseñor, 1993-1998) y *Flora Mesoamericana* (Davidse et al., 1994). Una herramienta muy útil para la determinación taxonómica de varias especies en el herbario fue el listado florístico de Boyle (1996), así como sus ejemplares depositados en el herbario de la organización SERBO, A.C. También se consultó el listado florístico de Rzedowski (1996) de la flora genérica característica de los bosques mesófilos de montaña, aunque como mencionan Meave et al. (1996), esta lista no incluye el taxón que desde un inicio parecía ser dominante del bosque estudiado. Para la determinación de algunas especies se requirió del apoyo de especialistas cuyos nombres se mencionan en los agradecimientos. Durante la determinación se dio preferencia a los ejemplares de los árboles censados dentro de la parcela de estudio. Los ejemplares determinados fueron cotejados con ejemplares depositados en el herbario regional del CIIDIR-Oaxaca (OAX) y en el del Herbario Nacional de México (MEXU). Con el listado florístico obtenido se realizó un esquema de formas de crecimiento de las plantas encontradas en el bosque mesófilo estudiado.

### **3.2.2. Obtención de datos estructurales**

La descripción de la estructura del bosque se hizo en la parcela de 1 ha dividida en 100 cuadros de 10 m × 10 m. La cuadrícula se trazó con la ayuda de una brújula y cintas marcadas cada metro, delimitando los cuadros a medida que se avanzaba en

el muestreo. Se midieron todos los individuos vivos, enraizados dentro de la parcela con un diámetro a la altura del pecho (en adelante DAP) de  $\geq 3.3$  cm, para los cuales se registraron los siguientes datos:

a) Altura total. Esta variable correspondió a la longitud total combinada del tronco y la copa.

b) Altura real. En caso de que el árbol se encontrara inclinado, además de anotar la longitud total del tronco, se midió la distancia entre el suelo y la punta de la copa, a la cual se le altura real. En los árboles no inclinados, la altura real es igual a la altura total. Estas alturas se midieron con la ayuda de un poste de 2.5 m. Para los árboles mayores se utilizó un clisímetro con el cual se midieron indirectamente las alturas por medio de trigonometría.

c) Altura a la primera ramificación importante. Se midió tomando en cuenta la longitud total del tronco, considerando la distancia del suelo a la primera ramificación. En las plantas con múltiples tallos desde la base, se asignó un valor de 0 m a esta variable.

d) Altura de la base de la copa. Se definió como la distancia vertical desde el suelo hasta el límite inferior de la copa. Algunas veces este valor coincidió con la altura de la primera ramificación. Esta medida se realizó de la misma forma que las dos anteriores.

e) Orientación. La dirección de la orientación de los árboles inclinados se determinó con la ayuda de una brújula, anotando el punto cardinal al que se dirigía el árbol.

f) Diámetros de la copa. Se midieron las longitudes de dos diámetros de la copa (el mayor del árbol y el perpendicular a éste). Si la copa no se encontraba centrada en el tronco, se midieron los dos diámetros de follaje, aun en los casos de que el tronco estuviera muy cerca de un extremo.

g) Diámetro a la altura del pecho (DAP). Se midió con una cinta diamétrica a una altura de 1.3 m desde la base del árbol. En los pocos casos en que los árboles tenían contrafuertes, el DAP se midió arriba de éstos. También se midieron los

diferentes tallos originados de un solo sistema de raíces y los tallos de los árboles ramificados por debajo de 1.3 m, aunque el DAP de éstos últimos presentaran un valor menor al límite inferior (3.3 cm).

h) Posición en el suelo. Cada individuo se ubicó usando un sistema de coordenadas  $X, Y$  a partir de la esquina suroeste de la parcela, asignando valores entre 0 y 100. La coordenada  $X$  se encontraba en el borde sur, mientras que la coordenada  $Y$  correspondió al borde este de la hectárea.

i) Determinación taxonómica. Se intentó identificar en campo cada uno de los individuos censados. A medida que se realizaba el muestreo, se colectaron ejemplares de las nuevas especies que iban apareciendo, aunque los especímenes se encontraran estériles. Con el fin de tener un listado lo más completo posible de las plantas presentes en la parcela, se colectaron individuos con flores o frutos de las mismas especies muestreadas, en los alrededores de la hectárea.

En 6,000 m<sup>2</sup> (60%) de la parcela de trabajo se anotó la ubicación espacial, la altura y el DAP de todos los árboles muertos en pie. El tiempo y el esfuerzo que implicó el registro de estos datos produjo un retraso considerable en el muestreo de los árboles vivos, al grado que se tomó la decisión de únicamente contar a los árboles muertos en pie y caídos en los 4,000 m<sup>2</sup> restantes. Los datos obtenidos de los árboles muertos se utilizaron en la elaboración de los diagramas de perfil.

### **3.3. Análisis de los datos de la estructura de la comunidad**

#### **3.3.1. Estructura cuantitativa**

Con los datos de campo fueron calculadas las variables estructurales sintéticas para la parcela, como área basal total, cobertura total y densidad total.

##### **a) Densidad**

La densidad se define como el número de individuos presentes en una determinada área (Matteucci y Colma, 1982; Brower *et al.*, 1990; Krebs, 1995). La densidad total se expresó como el número total de individuos dentro de la parcela. Esta variable también se obtuvo de forma desglosada para cada una de las especies.

### **b) Área basal**

Mateucci y Colma (1982) definen al área basal como el espacio en un solo plano que ocupa una sección transversal del tallo o tronco de un árbol a 1.3 m de distancia del suelo. Con los valores de DAP se calculó el área basal (AB) de cada individuo utilizando la fórmula para obtener el área de un círculo ( $AB = \pi r^2$ , donde  $r = DAP/2$ ). En el caso de árboles con más de un tallo, el área basal se calculó sumando los valores de área basal de cada uno de sus tallos.

Con estos datos se obtuvo el área basal poblacional y el área basal total de la comunidad arbórea de la parcela de estudio, así como la media y la desviación estándar del área basal para cada cuadro de 0.01 ha.

### **c) Cobertura de la copa**

La cobertura de la copa es la superficie de terreno que ocupa la proyección vertical de las partes aéreas de un árbol (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Matteucci y Colma, 1982; Brower *et al.* 1990). En general, esta proyección no forma un círculo perfecto y por ello se miden dos diámetros perpendiculares, tratando de abarcar la mayor área ocupada por la proyección del follaje sobre el suelo (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). A partir de estas mediciones se calculó la cobertura por individuo, utilizando la fórmula para obtener el área de una elipse.

Al igual que para el área basal, para la cobertura también se calculó la cobertura poblacional y la cobertura total de la hectárea, así como la media y la desviación estándar para los 100 cuadros de 0.01 ha.

### **d) Frecuencia**

Generalmente se define a la frecuencia como la probabilidad de encontrar a una determinada especie dentro de una unidad muestral. Puesto que no se contó con unidades de este tipo estrictamente hablando, para el cálculo de la frecuencia se tomaron como base los cuadros de 0.01 ha en los que se dividió la hectárea.

### **e) Valor de importancia relativa (VIR)**

El valor de importancia relativa es el resultado de la combinación de tres variables estructurales que permite clasificar de manera jerárquica la influencia o la

importancia de una determinada especie en la estructura de la comunidad (Brower *et al.* 1990; Curtis y McIntosh, 1951). Este índice se calculó mediante la suma de la cobertura relativa, la frecuencia relativa y la densidad relativa de cada especie arbórea encontrada en la parcela de estudio.

#### **f) Estructura diamétrica**

Con los datos de DAP de los principales troncos de todos los árboles medidos se obtuvo un histograma de distribución de frecuencias diamétricas. Los intervalos de clases para todos los árboles medidos (n) se obtuvieron según el criterio estadístico de Struges (Daniel, 1983), en donde el número de clases (k) es igual a:

$$k = 1 + 3.322 (\log_{10} n)$$

#### **3.3.2. Estructura vertical**

La estructura vertical es la distribución de los árboles y de sus partes en sentido vertical (Whittaker, 1975; Matteucci y Colma, 1982; Krebs, 1995). La organización de las plantas en este plano determina las condiciones de temperatura, humedad del aire, velocidad del viento y luz a distintas alturas sobre el suelo del bosque (Whittaker, 1975; Krebs, 1995; Richards, 1996). El análisis y la descripción de la estructura vertical se ha basado en gran medida en las partes aéreas de las plantas, por lo que se ha propuesto la división del dosel arbóreo (todo el follaje de una comunidad) en estratos, aunque el concepto mismo de estrato sigue siendo muy polémico (Hallé *et al.* 1978; Popma *et al.*, 1988; Richards, 1996).

Para analizar la estructura vertical se realizaron diagramas de perfil e histogramas de frecuencias de clases de altura. Los primeros son una representación gráfica a escala a partir de los datos obtenidos en campo que permiten conocer la distribución de las copas de los árboles en sentido vertical (Matteucci y Colma, 1982; Richards, 1996). Aunque esta técnica semeja una fotografía, resulta más esquemática y posibilita observar los límites entre las copas y los tallos de cada uno de los individuos del bosque. Los diagramas de perfil se dibujaron a escala 1:200 utilizando los datos obtenidos en campo, respetando la ubicación precisa de cada uno de los individuos vivos y muertos en dos transectos

de 50 x 10 m. Las pendientes principales de los transectos fueron medidas con un clisímetro y un estadal que se colocó a intervalos de 10 m a lo largo del eje principal.

Si bien los histogramas permiten apreciar visualmente la distribución de árboles en clases de altura, algunos autores consideran que esta información es incompleta porque no toma en cuenta el tamaño de la copa del árbol (Hallé *et al.*, 1978; Richards, 1996). Para el presente estudio, la representación gráfica de los histogramas tomó en cuenta la altura real de todos los individuos, ya que la inclinación de los árboles modifica la estructura del bosque; de hecho, los individuos inclinados podrían pertenecer a un estrato diferente que si se encontraran erectos (Richards, 1996). Por lo anterior, la inclinación de los troncos de los árboles influye directamente en la manera en que se define la estratificación de una comunidad. Para el cálculo de los intervalos de los histogramas de frecuencia de altura también se utilizó el criterio de Struges (Daniel, 1983).

Con el fin de conocer si existía alguna dirección preferencial en los árboles inclinados hacia alguna determinada orientación, se realizó una prueba de  $\chi^2$  y la prueba de Rayleigh ( $R$ ) para distribuciones circulares (Zar, 1984). Las categorías de orientación utilizadas para este análisis fueron: norte, sur, este, oeste, noreste, sureste, suroeste y noroeste.

### **3.3.3. Estructura horizontal**

La estructura horizontal permite conocer la distribución de las plantas sobre el plano del sustrato, como si pudiéramos ver la vegetación desde arriba. En la carpeta vegetal varía la organización espacial de los individuos y por lo tanto las relaciones que se presentan entre éstos (Whittaker, 1975; Mateucci y Colma, 1982). En este estudio, la estructura horizontal fue descrita por medio de dos análisis que se describen a continuación.

#### **a) Patrones de distribución**

La organización horizontal de las poblaciones de plantas presenta una variación



determinada a la que se le conoce como patrones de distribución o de dispersión intrapoblacional. Si la distribución no es aleatoria, se reconocen patrones sistemáticos y uniformes, dependiendo de las relaciones de distancia que se presentan entre los individuos (Whittaker, 1975; Mateucci y Colma, 1982).

Para conocer la dispersión intrapoblacional de las principales especies de la comunidad se utilizó el índice sin área propuesto por Holgate en 1965 (Cox, 1993) denominado "cociente de distancias punto-planta" (point-to-plant distance ratio). Para determinar este índice se obtuvieron 25 puntos al azar dentro de cada población; de los puntos seleccionados se midieron las distancias más cercanas a la primera ( $P_1$ ) y a la segunda planta ( $P_2$ ). Con estos datos se obtuvo el coeficiente de agregación (A):

$$A = \frac{\sum[P_1^2/P_2^2]}{n} \quad \text{donde } n = \text{número de puntos aleatorios}$$

Para determinar si el valor del coeficiente de agregación (A) difiere significativamente del valor esperado de 0.5, se utilizó como criterio estadístico al valor de  $z$ . Se estableció como valor crítico a  $z = \pm 1.96$  para una  $p=0.05$ . Si el valor de  $z$  no rebasa el valor crítico se acepta la hipótesis nula y se concluye que la distribución es aleatoria (Cox, 1993).

#### **b) Asociaciones entre pares de especies**

La distribución de las especies en sentido horizontal se encuentra influida por diversos factores bióticos y abióticos entre los que se encuentran las diferencias del medio ambiente y las interacciones entre las especies (Whittaker 1975; Richards, 1996). Debido a estas interacciones, el establecimiento y la presencia de una especie puede afectar o favorecer la presencia de otra.

Para determinar la existencia de asociaciones significativas entre pares de especies dentro de la parcela de estudio, se utilizaron tablas de contingencia de 2 x 2, en las que se relacionó la presencia y la ausencia de dos especies en cada subcuadro de 0.01 ha, como la siguiente:

		Especie X		
		Presente	Ausente	Total
Especie Y	Presente	A	b	a+b
	Ausente	C	d	c+d
	Total	a+c	b+d	a+b+c+d

Los datos obtenidos se compararon con la hipótesis de que las especies se encuentran distribuidas de manera independiente una de la otra mediante la prueba de  $\chi^2$ :

$$\chi^2 = \frac{n (a d - b c)^2}{(a + b) (c + d) (a + c) (b + d)}$$

El tipo y grado de asociación entre las especies de cada pareja se obtuvo con la siguiente prueba:

$$V = \frac{(a d) - (b c)}{(a + b) (c + d) (a + c) (b + d)}$$

El resultado de este coeficiente varía entre +1 y -1. El signo indica el tipo de asociación, mientras que los valores más cercanos a la unidad indican una mayor intensidad.

### 3.3.4. Diversidad

Los análisis de la diversidad de la comunidad incluyeron la determinación de la riqueza absoluta, el cálculo del índice de diversidad de Shannon y el cálculo de la equitabilidad.

La riqueza absoluta corresponde al total de individuos de una comunidad. Los índices de diversidad son medidas de heterogeneidad taxonómica, que combinan la riqueza absoluta y la proporción de individuos entre las especies (Krebs, 1995). Para conocer la diversidad ( $H'$ ) de la comunidad representada en la parcela de estudio se utilizó la fórmula de Shannon:

$$H' = - \sum_{i=1}^s (p_i) (\log_2 p_i)$$

donde: S = número de especies

$p_i$  = proporción de la muestra total perteneciente a la  $i^{\text{ava}}$  especie

Al valor teórico de una distribución perfectamente equitativa de todas las especies se le denomina diversidad máxima. Este valor se obtuvo mediante la siguiente fórmula:

$$H'_{\text{máx}} = \log_2 S$$

donde: S = número total de especies de la comunidad

Para determinar la equitabilidad ( E ) se comparó el valor de H' observado al máximo posible que puede tener esta comunidad:

$$E = H' / H'_{\text{máx}}$$

La equitabilidad tiene un intervalo entre 0 y 1. Entre más homogénea sea la distribución de las especies dentro de la comunidad, el valor de la equitabilidad será más cercano a 1.

### **3.3.5. Árboles muertos**

Un componente importante de la dinámica de las comunidades vegetales es la continua renovación de sus individuos (*e.g.* Hallé *et al.*, 1978; Arriaga, 1987). El proceso de regeneración depende del régimen de perturbación natural como el viento, el fuego, los ciclones, las sequías y los ataques de insectos que traen como consecuencia una alta mortalidad de árboles. La caída de un árbol, de parte de un árbol o de un conjunto de árboles abre claros en el dosel del bosque, lo cual representa una fuente importante de la heterogeneidad ambiental para la comunidad, tanto espacial como temporalmente (Arriaga, 1987).

Con los datos de los árboles muertos enraizados en pie obtenidos en campo, se elaboró un histograma de la distribución de frecuencias diamétricas. Con este análisis se pretendía hacer algunas inferencias sobre la dinámica del bosque.

### **3.3.6. Evaluación de la contribución de *Ticodendron incognitum* a la estructura de la comunidad**

A pesar del gran interés que despierta *Ticodendron incognitum*, hasta el momento los datos cuantitativos acerca de su contribución estructural a las comunidades donde crecen son muy escasos (*e.g.* Martín y Madrid, 1992; Boyle, 1996; Meave *et al.*, 1996; Rincón y Meave, 1998). Al parecer, por lo menos en México no se han reportado comunidades dominadas por este taxón. Por esta razón, en la presente sección se realizaron algunos análisis estructurales con el fin de caracterizar de manera descriptiva esta contribución.

Con los datos obtenidos para *T. incognitum* se realizaron histogramas de frecuencia de altura para comparar la contribución de la cobertura, densidad y el área basal de los individuos de esta especie y de todos los demás individuos encontrados en la parcela de estudio con un DAP  $\geq 3.3$  cm. Asimismo, se realizaron correlaciones paramétricas entre los valores de cobertura, densidad y área basal para conocer la relación entre *T. incognitum* y las otras especies.

Gran parte de los individuos inclinados pertenecieron a *T. incognitum*. Para conocer si existía alguna inclinación preferencial de los árboles de esta población también se aplicaron las pruebas de  $\chi^2$  y de Rayleigh para distribuciones circulares (Zar, 1984).

## **CAPÍTULO IV**

### **RESULTADOS**

#### **4.1. Descripción general del bosque**

##### **4.1.1. Florística**

En la parcela de estudio se registraron 52 especies de plantas con DAP  $\geq$  3.3 cm, pertenecientes a 29 diferentes familias. Debido a que el periodo de colecta solamente abarcó un poco más de un año, no todas las plantas medidas dentro de la parcela de trabajo fueron encontradas en estado fértil. Algunos de los especímenes colectados pertenecen a árboles no reproductivos, cuya determinación taxonómica se obtuvo sólo a nivel de familia. En otros casos, la semejanza morfológica entre las hojas de especies de las familias Theaceae y Celastraceae dificultó la determinación de algunas plantas incluso a nivel de género.

En la hectárea, las familias representadas por más especies de plantas leñosas con DAP  $\geq$  3.3 cm fueron Ericaceae, Lauraceae, Melastomataceae y Theaceae. Entre los árboles predomina la familia Lauraceae, ya que presenta el mayor número especies (10). Una de estas especies es nueva para la ciencia y se encuentra en proceso de descripción por el Dr. Francisco Lorea del Instituto de Ecología A.C. en Xalapa, Veracruz. Entre los arbustos destaca Melastomataceae como la familia representada por el mayor número de especies (4) de un sólo género, *Miconia*. Entre las especies censadas dentro de la parcela de trabajo, *Cyathea* sp. es la única que pertenece a las pteridofitas; aunque para esta especie se obtuvo una baja densidad, en los alrededores de la parcela, en particular donde existen claros del dosel, este taxón es abundante.

Además de los individuos arbóreos censados en la parcela, también se colectaron otras plantas vasculares de diferentes formas de vida en los alrededores del sitio de estudio (la lista completa se presenta en el Apéndice I). En conjunto, las formas de vida mejor representadas fueron los árboles y las epífitas seguidas por los arbustos, mientras que las formas de vida más pobremente representadas

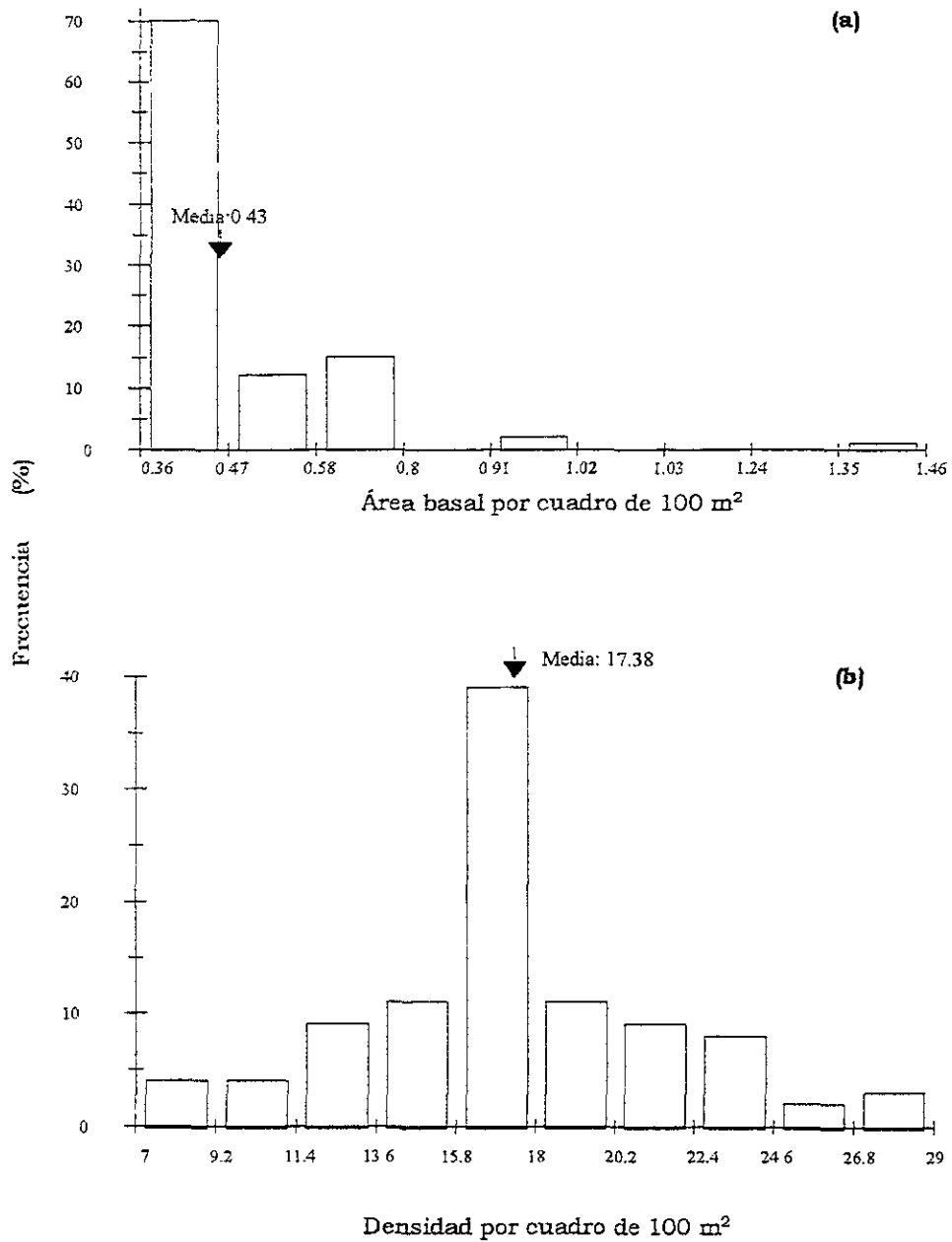
media. El área basal mostró una gran variabilidad entre cuadros (Fig. 3a), lo cual se refleja en un coeficiente de variación mayor al 100% ( $\bar{x} = 0.42 \pm 0.45 \text{ m}^2$ ; Tabla 1). En contraste, tanto la densidad promedio por cuadro ( $17.38 \pm 2.07$ ), como la cobertura promedio ( $468.47 \pm 13.57 \text{ m}^2$ ) presentaron variaciones considerablemente menores. En la Figura 3 es evidente la diferencia entre las distribuciones de estas dos variables. La distribución del área basal se encuentra sesgada hacia la derecha (Fig. 3a), mientras que la de la densidad es marcadamente leptokúrtica ( $Ku = 7.5$ ) con una curva nutrida de casos medios (casi el 40% de los cuadros presentan entre 15.8 y 18 individuos; Fig. 3b).

Además de los árboles vivos, en los 100 cuadros de  $100 \text{ m}^2$  de la parcela se contaron 383 individuos muertos en pie. Este número representa un poco menos de la cuarta parte (22%) del número total de árboles con  $\text{DAP} \geq 3.3 \text{ cm}$

#### **4.1.3. Estructura diamétrica**

El 12.3% de los 1,738 árboles con  $\text{DAP} \geq 3.3 \text{ cm}$  presentaron más de un tallo por individuo. La mayoría de los árboles con múltiples tallos pertenecen a especies del sotobosque como *Styrax warscewiczii*, *Calyptranthes schiedeana*, *Eugenia* aff. *xalapensis* y *Miconia lonchophylla*, aunque también se encontraron en esta situación algunos individuos de especies que alcanzan tallas mayores como *Ticodendron incognitum* y *Ternstroemia* aff. *sylvatica* (Tabla 2). A diferencia de las especies del sotobosque, las del dosel únicamente presentaron cuando mucho dos tallos. En algunos casos se observó que la presencia de un tercer tallo parece estar asociada a la caída de árboles o ramas sobre el tallo principal del individuo. La mayoría de los troncos principales de los árboles con tallos ramificados tienen valores de  $\text{DAP} < 10 \text{ cm}$  (Fig. 4a).

Incluyendo todos los tallos medidos en el muestreo ( $n = 2,056$ ), en la Figura 4 se observa una notoria diferencia en la distribución de la densidad y del área basal en clases diamétricas. A las clases diamétricas más pequeñas corresponden muchos individuos (más del 60%; Fig. 4a). En contraste, el área basal está más

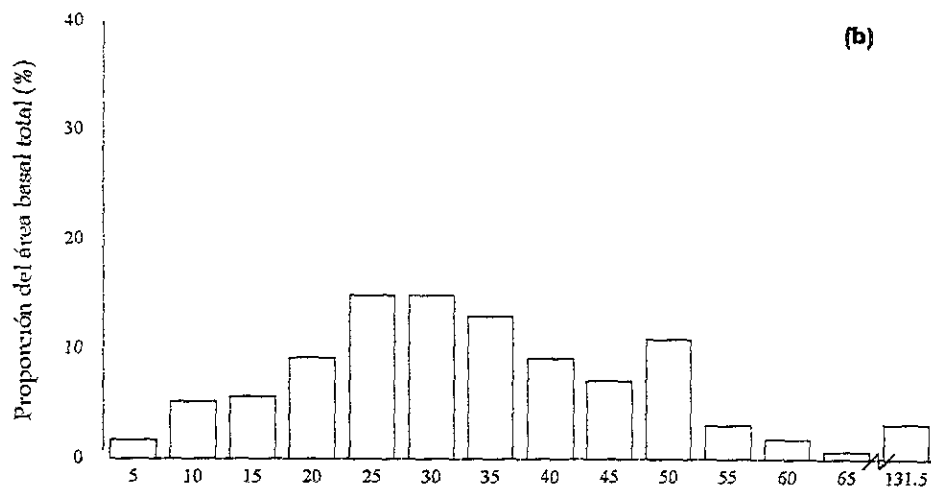
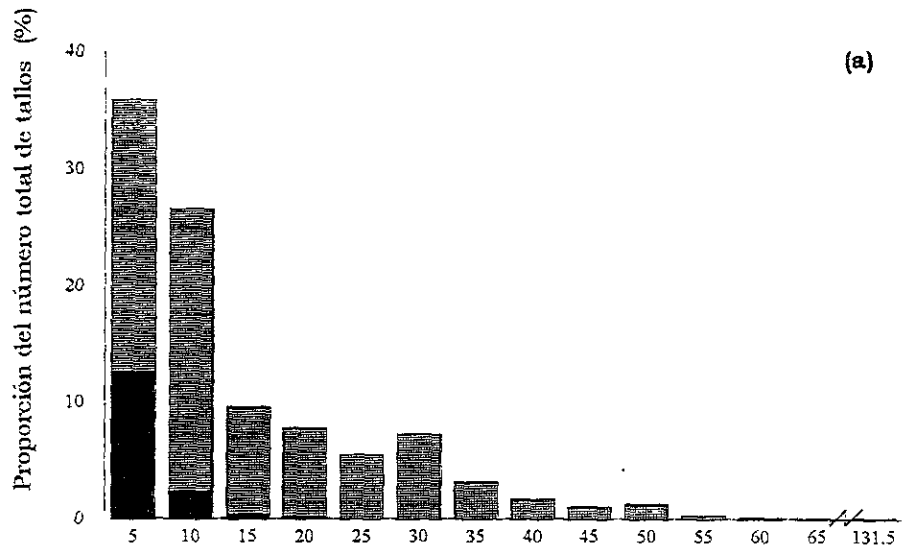


**Figura 3.** Distribución de frecuencias de (a) área basal y (b) densidad por cuadro de 100 m<sup>2</sup>. Los valores de las medias se encuentran indicados por flechas.

**Tabla 2.** Especies principales de la parcela de trabajo que presentan árboles con tallos múltiples, y distribución de estas poblaciones en categorías de números de tallos.

Especie	Árboles no ramificados ( %)	Árboles ramificados (%)			
		Dos tallos	Tres tallos	Cuatro tallos	Cinco tallos
<i>Calyptranthes schiedeana</i>	84 (65.62)	24 (18.75)	5 (3.9)	6 (4.68)	9 (7.03)
<i>Eugenia aff. xalapensis</i>	196 (87.50)	20 (8.92)	6 (2.67)	2 (0.89)	0
<i>Miconia lonchophylla</i>	46 (73.01)	8 (12.69)	7 (11.11)	2 (3.17)	0
<i>Styrax warscewiczii</i>	113 (67.66)	38 (22.75)	10 (5.98)	3 (1.79)	3 (1.79)
<i>Symplocos vernicosa</i>	65 (85.52)	7 (9.20)	4 (5.26)	0	0
<i>Temstroemia aff. sylvatica</i>	55 (90.16)	6 (9.83)	0	0	0
<i>Ticodendron incognitum</i>	407 (97.36)	11 (2.63)	0	0	0
Otras 19 especies	559 (93.01)	33 (5.49)	8 (1.33)	0	1 (0.16)





Clases diamétricas (cm, límite superior)

**Figura 4.** Distribución de la abundancia (a) y del área basal (b) de todos los tallos registrados en la parcela de trabajo ( $n=2,056$ ). En (a) el color negro de las barras indica los árboles con múltiples tallos y el gris los árboles con un solo tallo principal. Los individuos con tallos ramificados son parte de los 1,738 individuos registrados en el bosque mesófilo de San Miguel Tiltepec.

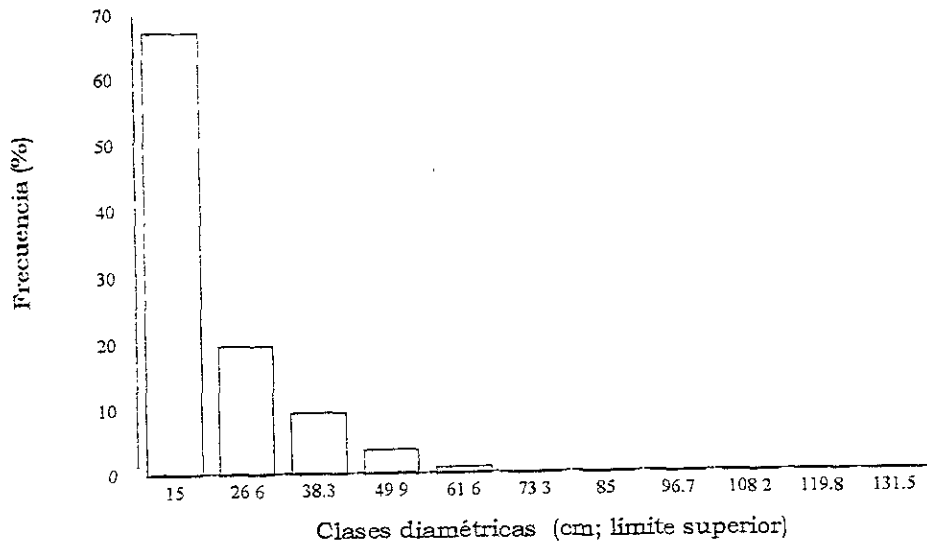
bien concentrada en las clases diamétricas intermedias (Fig. 4b), mientras que los tallos delgados sólo contribuyen con una pequeña proporción del área basal total obtenida en la parcela. Por el contrario, a los tallos medianos (entre 20 y 50 cm) corresponde la mayor proporción de área basal total (casi el 60%; Fig. 4b).

Aunque el árbol más grande encontrado en la parcela tuvo un DAP de 131.5 cm, la mayoría de los individuos presentó tallas pequeñas. En la Figura 5 se observa claramente que la distribución de las frecuencias diamétricas de los troncos principales (n=1,738) está sesgada a la derecha, con forma de J invertida. Esta distribución se debe a que el 70% de los árboles censados en la parcela son muy delgados, con DAP entre 3.3 cm y 15 cm; casi el 29% de los árboles restantes tienen diámetros entre 15 y 50 cm. El porcentaje restante pertenece a un individuo no determinado de la familia Celastraceae y a uno de *Pinus chiapensis*, los cuales son apenas notorios ya que se encuentran entre el gran intervalo comprendido entre 61.6 cm y 131.5 cm.

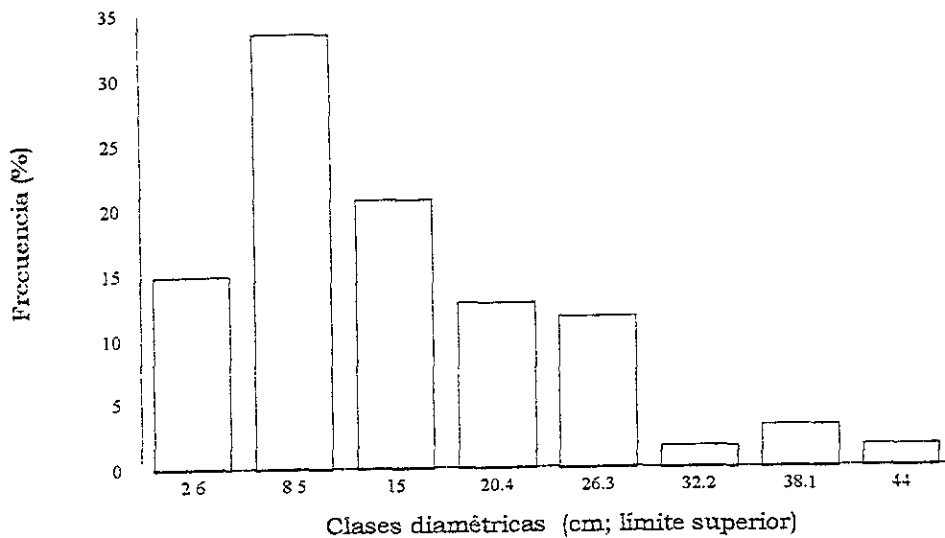
El histograma de distribución de frecuencias diamétricas que se presenta en la Figura 6 comprende los 188 árboles muertos registrados en 60 cuadros (0.6 ha). La mayor parte de ellos tuvieron valores de DAP < 26.3 cm, y sólo un poco más del 6% de los individuos tuvieron valores de DAP entre 32.2 cm y 50 cm.

#### **4.1.4. Valores de Importancia Relativa y Diversidad**

En la Tabla 3 se muestran los valores de importancia relativa de todas las especies encontradas en la parcela. Las especies fueron divididas en tres grupos: I = muy importante (VIR > 10); II = importancia media (VIR > 1, pero < 10); III = poco importantes (VIR < 1). De acuerdo con este criterio, son ocho las especies más importantes: *Ticodendron incognitum*, *Weinmannia pinnata*, *Eugenia* aff. *xalapensis*, *Styrax warscewiczii*, *Ternstroemia* aff. *sylvatica*, *Calyptrothrix schiedeana*, *Bejaria aestuans* y *Symplocos vernicosa*. Es evidente que la relación número de especies / número de árboles disminuye a medida que las especies son menos importantes. Así, el grupo I incluye 1,225 árboles de 8 especies, el grupo II comprende 467



**Figura 5.** Distribución de frecuencias diamétricas de los troncos principales de los árboles con un DAP  $\geq 3.3$  cm, medidos en la parcela de trabajo ( $n=1,738$ ).



**Figura 6.** Distribución de frecuencias de clases diamétricas de 188 árboles muertos medidos en 6,000 m<sup>2</sup> de bosque mesófilo de San Miguel Tiltepec.

**Tabla 3.** Valores estructurales y valores de importancia relativa de las especies arbóreas registradas en una hectárea de bosque mesófilo de montaña en San Miguel Tiltepec, Oaxaca. (N= densidad absoluta; ABA= área basal absoluta en m<sup>2</sup>; FRA= frecuencia absoluta; DR= densidad relativa; ABR= área basal relativa; FRR= frecuencia relativa; VIR= valor de importancia relativa).

ESPECIES	N	ABA	FRA	DR	ABR	FRR	VIR
1 <i>Ticodendron incognitum</i>	418	13.045	95	24.05	30.531	10.46	65.04
2 <i>Weinmannia pinnata</i>	104	10.170	58	5.98	23.802	6.39	36.17
3 <i>Eugenia aff. xalapensis</i>	224	0.755	77	12.89	1.767	8.48	23.14
4 <i>Styrax warscewiczii</i>	167	1.790	78	9.61	4.190	8.59	22.39
5 <i>Ternstroemia aff. sylvatica</i>	61	3.550	46	3.51	8.309	5.07	16.88
6 <i>Calyptranthes schiedeana</i>	128	0.590	56	7.36	1.382	6.17	14.91
7 <i>Bejaria aestuans</i>	47	2.241	37	2.70	5.244	4.07	12.02
8 <i>Symplocos vernicosa</i>	76	0.425	49	4.37	0.994	5.40	10.76
9 <i>Dendropanax populifolius</i>	50	1.014	38	2.88	2.374	4.19	9.44
10 <i>Miconia lonchophylla</i>	63	0.149	42	3.62	0.350	4.63	8.60
11 <i>Osmanthus mexicana</i>	40	0.550	28	2.30	1.287	3.08	6.67
12 <i>Myrsine juergensenii</i>	37	0.637	26	2.13	1.490	2.86	6.48
13 <i>Dendropanax arboreus</i>	35	0.383	31	2.01	0.897	3.41	6.32
14 <i>Liquidambar sp.</i>	13	1.591	11	0.75	3.722	1.21	5.68
15 <i>Symplococarpon purpusii</i>	32	0.316	25	1.84	0.740	2.75	5.33
16 <i>Persea americana</i>	33	0.072	28	1.90	0.169	3.08	5.15
17 <i>Drimys granadensis</i>	31	0.156	26	1.78	0.364	2.86	5.01
18 <i>Celastraceae non det.</i>	17	0.942	16	0.98	2.205	1.76	4.94
19 <i>Pinus chiapensis</i>	2	1.415	2	0.12	3.312	0.22	3.65
20 <i>Ocotea effusa</i>	21	0.167	15	1.21	0.390	1.65	3.25
21 <i>Miconia glaberrima</i>	20	0.066	15	1.15	0.154	1.65	2.96
22 <i>Clethra sp.</i>	7	0.720	6	0.40	1.684	0.66	2.75
23 <i>Theaceae non. det.</i>	5	0.635	3	0.29	1.485	0.33	2.10
24 <i>Ilex sp. 2</i>	10	0.215	9	0.58	0.504	0.99	2.07
25 <i>Miconia pinetorum</i>	12	0.034	11	0.69	0.079	1.21	1.98
26 <i>Zinowiewia aff. integerrima</i>	6	0.368	6	0.35	0.861	0.66	1.87
27 <i>Ocotea psychotrioides</i>	9	0.018	7	0.52	0.041	0.77	1.33
28 <i>Cleyera sp.</i>	4	0.271	4	0.23	0.634	0.44	1.31
29 <i>Persea aff. longipes</i>	7	0.018	7	0.40	0.041	0.77	1.21
30 <i>Mollinedia oaxacana</i>	7	0.011	6	0.40	0.025	0.66	1.09
31 <i>Ocotea sp. 2</i>	6	0.035	6	0.35	0.082	0.66	1.09
32 <i>Clusia sp.</i>	5	0.018	5	0.29	0.043	0.55	0.88
33 <i>Ilex sp. 1</i>	5	0.010	5	0.29	0.024	0.55	0.86
34 <i>Ocotea sp. 1</i>	4	0.034	4	0.23	0.079	0.44	0.75
35 <i>Persea aff. cinerascens</i>	5	0.006	4	0.29	0.013	0.44	0.74
36 <i>Prunus sp.</i>	3	0.051	3	0.17	0.120	0.33	0.62
37 <i>Ocotea sp. nov.</i>	2	0.088	2	0.12	0.206	0.22	0.54

Tabla 3. Continuación.

ESPECIES	N	ABA	FRA	DR	ABR	FRR	VIR
38 <i>Cyathea</i> sp.	3	0.017	2	0.17	0.040	0.22	0.43
39 <i>Zanthoxylum</i> sp.	2	0.033	2	0.12	0.076	0.22	0.41
40 <i>Lyonia</i> sp.	1	0.078	1	0.06	0.182	0.11	0.35
41 <i>Ocotea rubriflora</i>	2	0.003	2	0.12	0.006	0.22	0.34
42 Myrsinaceae non. det	2	0.002	2	0.12	0.006	0.22	0.34
43 <i>Matayba</i> sp.	2	0.002	2	0.12	0.006	0.22	0.34
44 <i>Beilschmiedia</i> sp.	2	0.002	2	0.12	0.004	0.22	0.34
45 Meliaceae non. det.	1	0.011	1	0.06	0.026	0.11	0.19
46 <i>Alchornea</i> sp.	1	0.007	1	0.06	0.017	0.11	0.18
47 <i>Clusia guatemalensis</i>	1	0.005	1	0.06	0.011	0.11	0.18
48 <i>Phyllonoma laticuspis</i>	1	0.005	1	0.06	0.011	0.11	0.18
49 Ericaceae non. det.	1	0.003	1	0.06	0.008	0.11	0.18
50 <i>Viburnum hartwegii</i>	1	0.002	1	0.06	0.005	0.11	0.17
51 Rubiaceae non det.	1	0.002	1	0.06	0.004	0.11	0.17
52 <i>Miconia</i> sp.	1	0.001	1	0.06	0.003	0.11	0.17
Totales	1,738	42.72		100.0	100.0	100.0	300.0

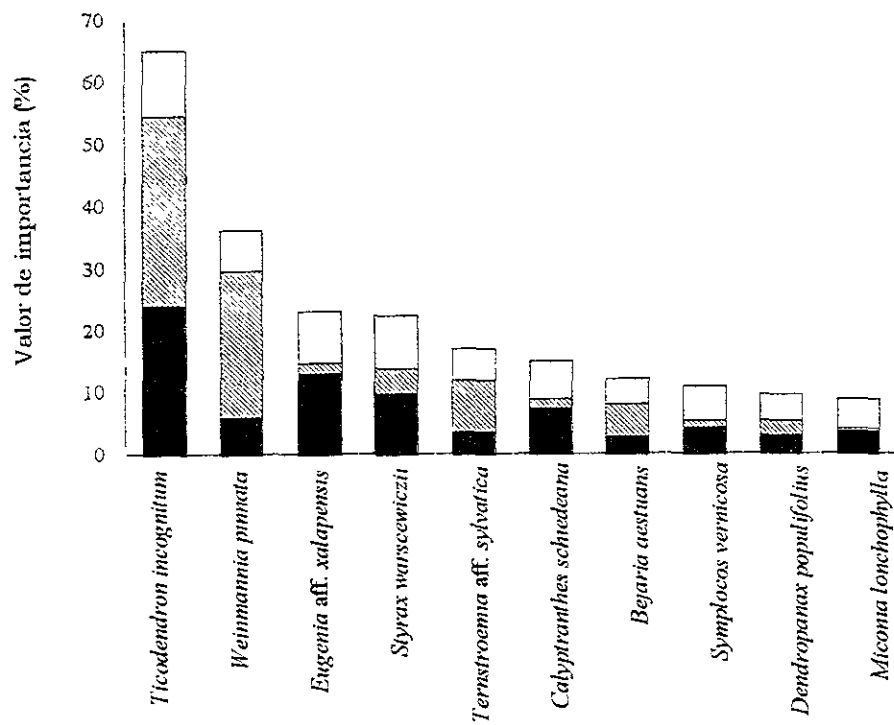
árboles de 23 especies, mientras que en el grupo III sólo hay 46 árboles que representan 21 especies (Tabla 3). De hecho, en este último grupo se encuentran nueve especies representadas por un solo individuo. En cuanto a la representación relativa de árboles altos ( $\geq 11$  m) y pequeños ( $< 11$  m), entre más importante es un grupo, el porcentaje de árboles altos es mayor; el grupo I tiene un 44.9% de árboles altos, al grupo II corresponde el 25.7 %, mientras que al grupo III un 17.4 %.

Cada una de las especies encontradas en la parcela presentan una distribución desigual en las distintas variables utilizadas (Fig. 7). En general, para las cinco especies de talla mayor (*Ticodendron incognitum*, *Weinmannia pinnata*, *Ternstroemia* aff. *sylvatica*, *Bejaria aestuans* y *Dendropanax populifolius*), el área basal es la variable que más influye en la evaluación de la importancia de las especies arbóreas, mientras que para especies de tallas menores como *Eugenia* aff. *xalapensis*, *Styrax warscewiczii*, *Calyptranthes schiedeana*, *Symplocos vernicosa* y *Miconia lonchophylla*, los valores de la densidad y la frecuencia son los más relevantes.

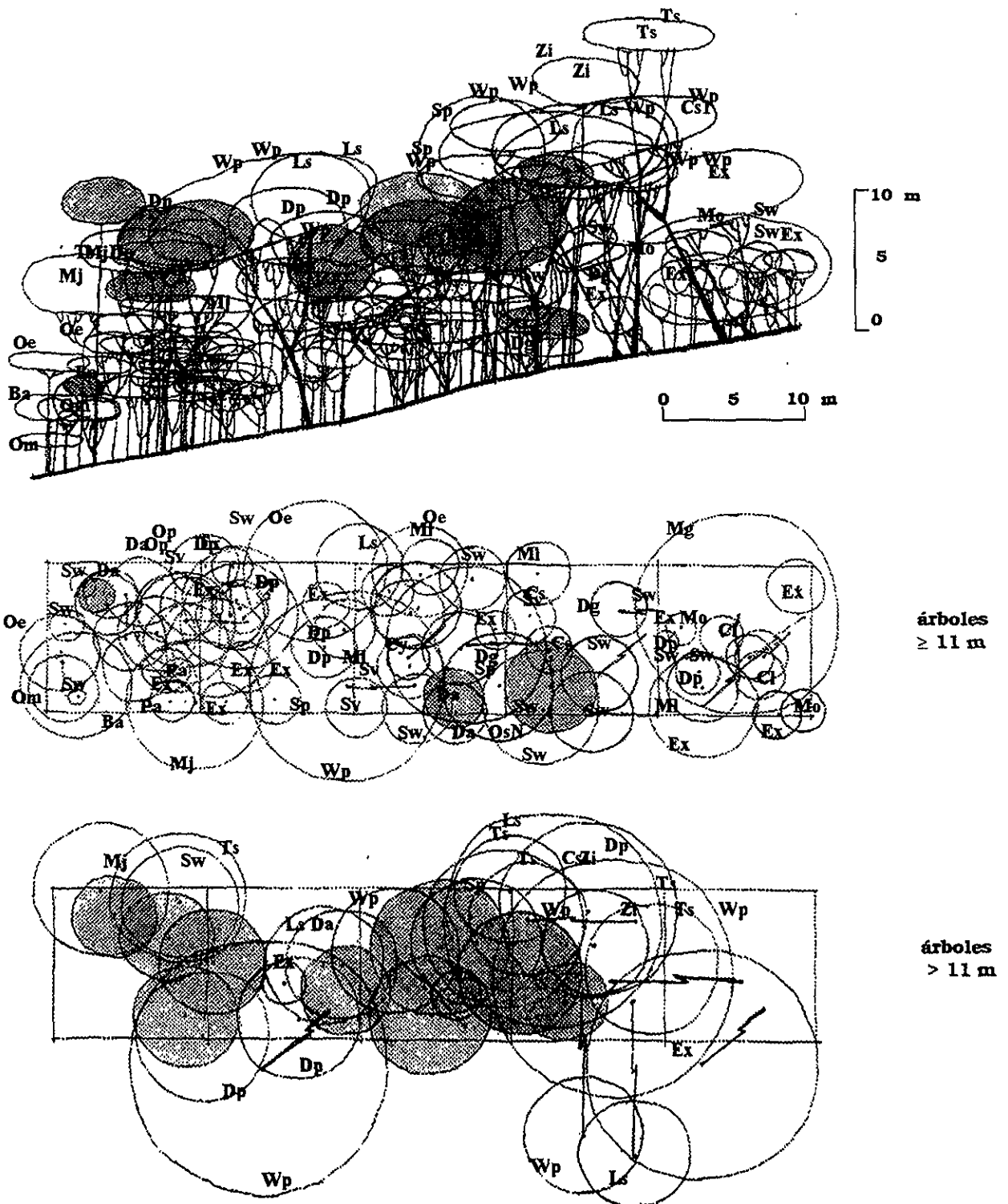
El índice de diversidad de Shannon para el conjunto de árboles con DAP  $\geq 3.3$  cm de la parcela tuvo un valor de 4.08, mientras que la equitabilidad fue de 0.71. Los índices de diversidad para los árboles con DAP  $\geq 5$ , 10 y 15 cm de DAP fueron 3.84, 3.30 y 2.96, respectivamente.

#### **4.1.5. Estructura vertical**

En general, los dos diagramas de perfil muestran que no hay discontinuidades muy obvias entre las copas de los árboles (Figs. 8 y 9). Sin embargo, se observan en algunas secciones de los perfiles varios árboles de tallas grandes que sobresalen del dosel (Fig. 8) y algunos espacios entre las copas de los árboles (Fig. 9), lo cual da indicios de una cierta estratificación. En el perfil de la Figura 8 se observa un dosel denso y continuo con una gran densidad de árboles  $< 11$  m. En el cuadro ubicado en el extremo derecho de este perfil se observa una densidad baja de individuos  $> 10$  m, lo cual quizá se deba a la caída de grandes ramas secas del árbol más

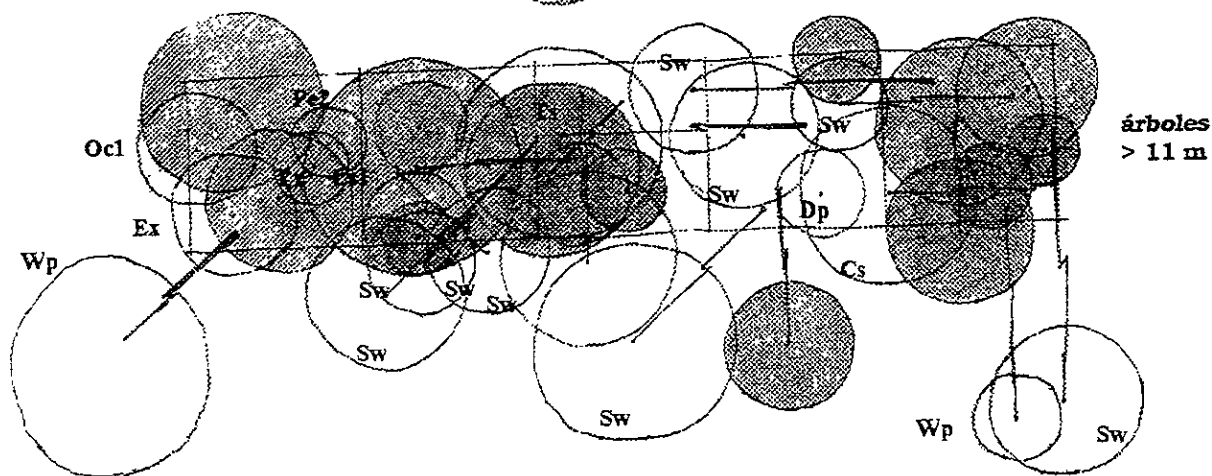
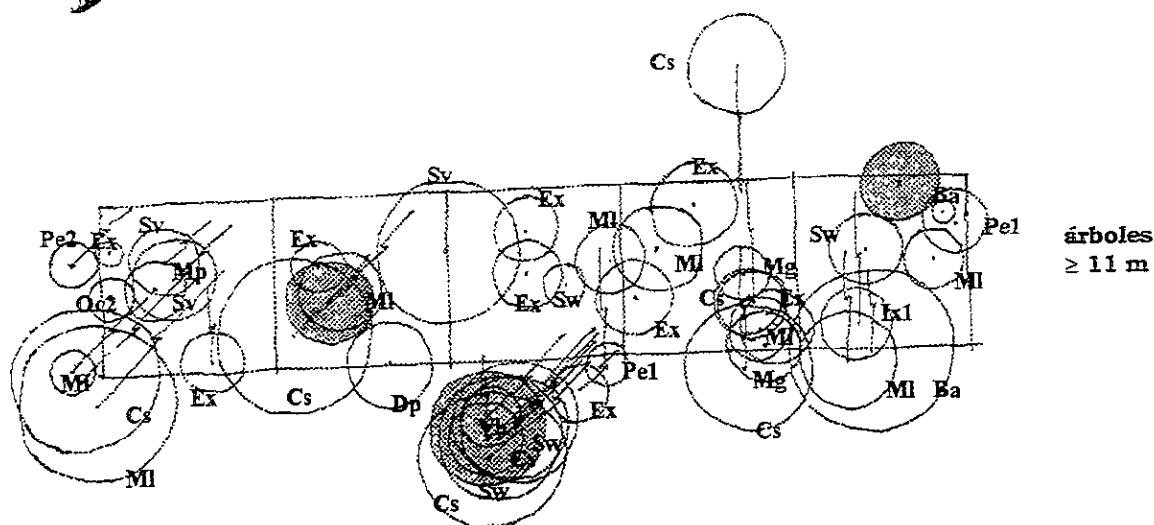
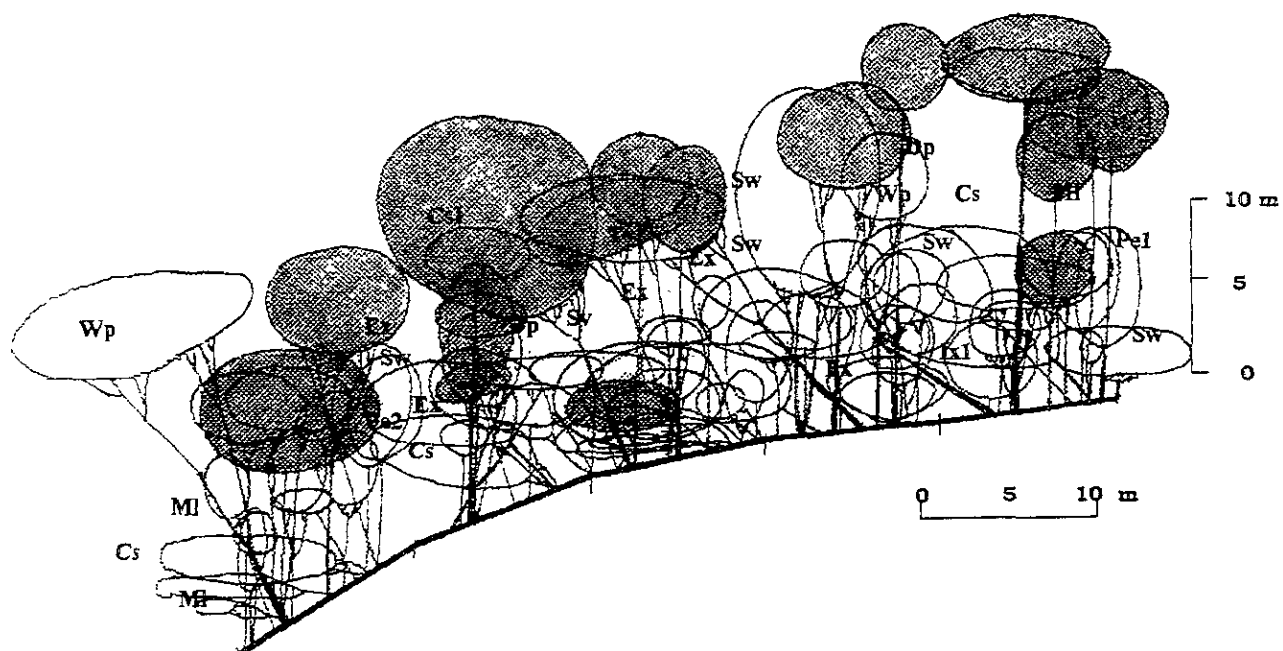


**Figura 7.** Contribución de la densidad (barras negras), área basal (barras rayadas) y frecuencia relativa (barras grises) al valor de importancia relativa de las especies arbóreas más importantes censadas en la parcela de 1 ha en San Miguel Tiltepec.



**Figura 8.** Perfil diagramático de la vegetación en un área de 10 x 50 m, ubicada en la parcela de 1 ha de bosque mesófilo de montaña. Las copas sombreadas pertenecen a individuos de *Ticodendron incognitum*. En los cuadros de la parte inferior se muestran las coberturas proyectadas de las copas en dos intervalos de altura. (Ba: *Bejaria aestuans*, Cs: *Calypttranthes schiedeana*, CsI: *Celastraceae* sp. indet., Cl: *Clusia* sp., Cy: *Cyathea* sp., Da: *Dendropanax arboreus*, Dp: *Dendropanax populifolius*, Dg: *Drimys granadensis*, Ex: *Eugenia* aff. *xalapensis*, Ls: *Liquidambar styraciflua*, Mg: *Miconia glaberrima*, MI: *Miconia lonchophylla*, Mo: *Mollinedia oaxacana*, Mj: *Myrsine juergensenii*, Oe: *Ocotea effusa*, Op: *Ocotea psychotrioides*, OsN: *Ocotea* sp. nov., Om: *Osmarthus mexicana*, Pm: *Persea americana*, Sw: *Styrax warscewiczii*, Sp: *Symplocarpon purpusii*, Sv: *Symplocos verrucosa*, Ts: *Ternstroemia* aff. *sylvatica*, Wp: *Weinmannia pinnata*, Zi: *Zinowiewia* aff. *integerrima*).



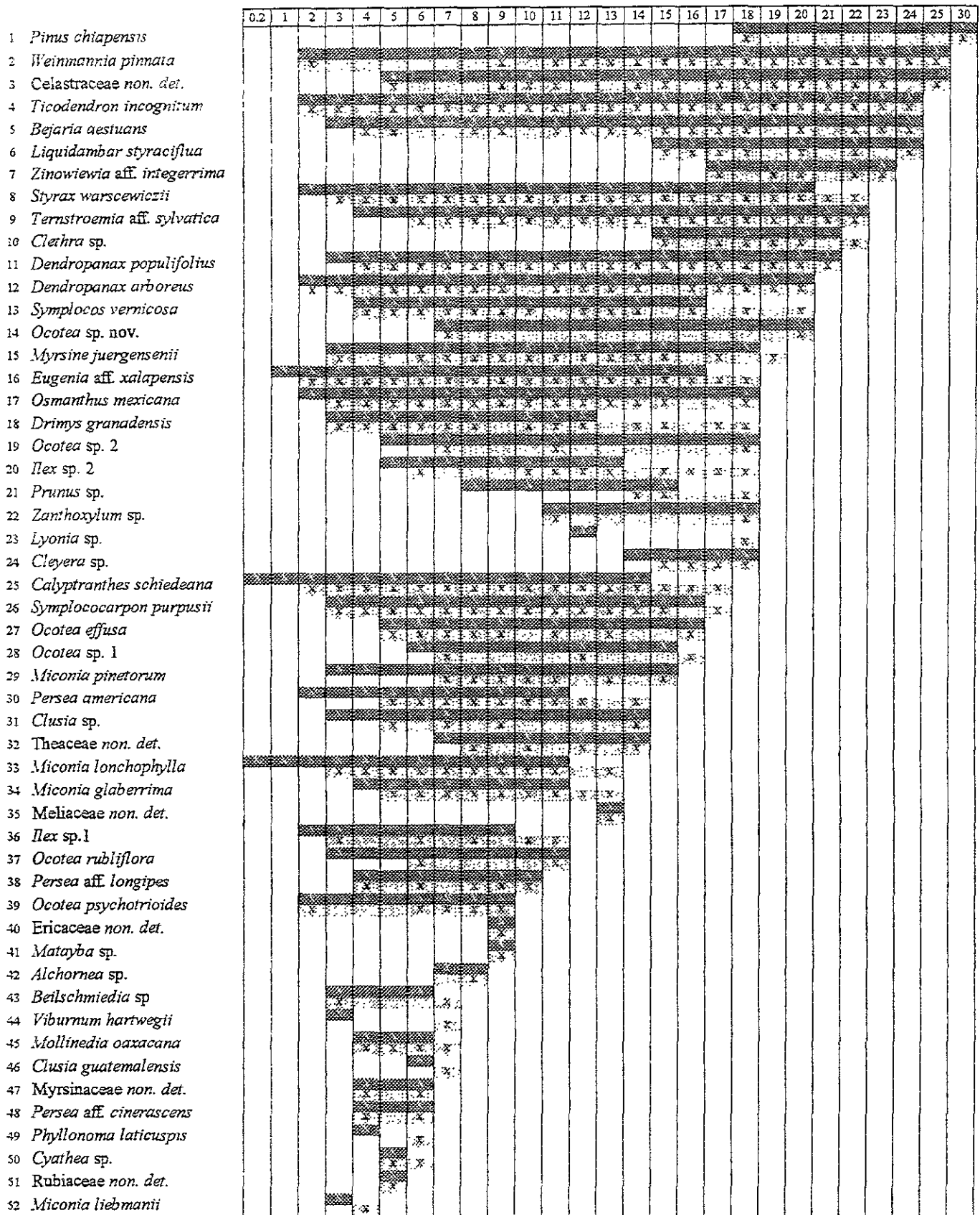


**Figura 9.** Perfil diagramático de la vegetación en un área de 10 x 50 m, ubicada en la parcela de 1 ha de bosque mesófilo de montaña. Los acrónimos de dos letras coinciden con los de la Figura 12, incluyendo: **Pe2:** *Persea* sp. 2, **Oc1:** *Ocotea* sp.1, **Mp:** *Miconia pinetorum*, **Vh:** *Viburnum hartwegii* e **Ix1:** *Ilex* sp. 1

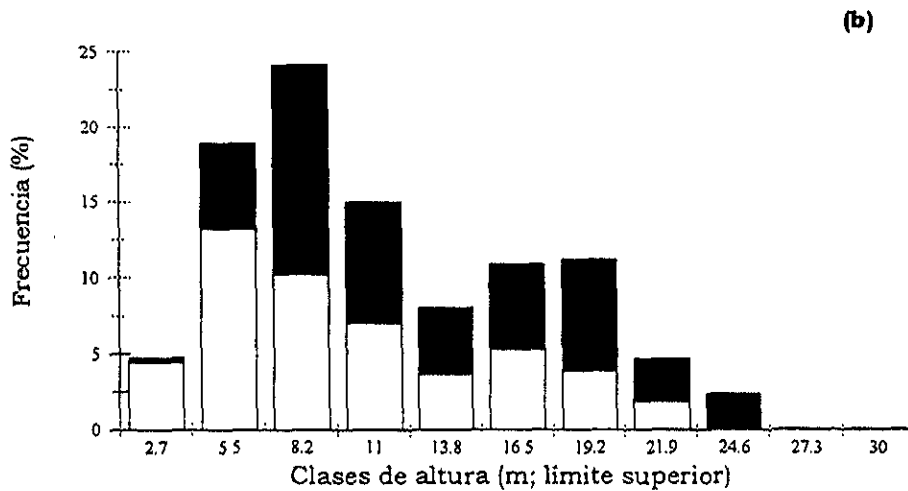
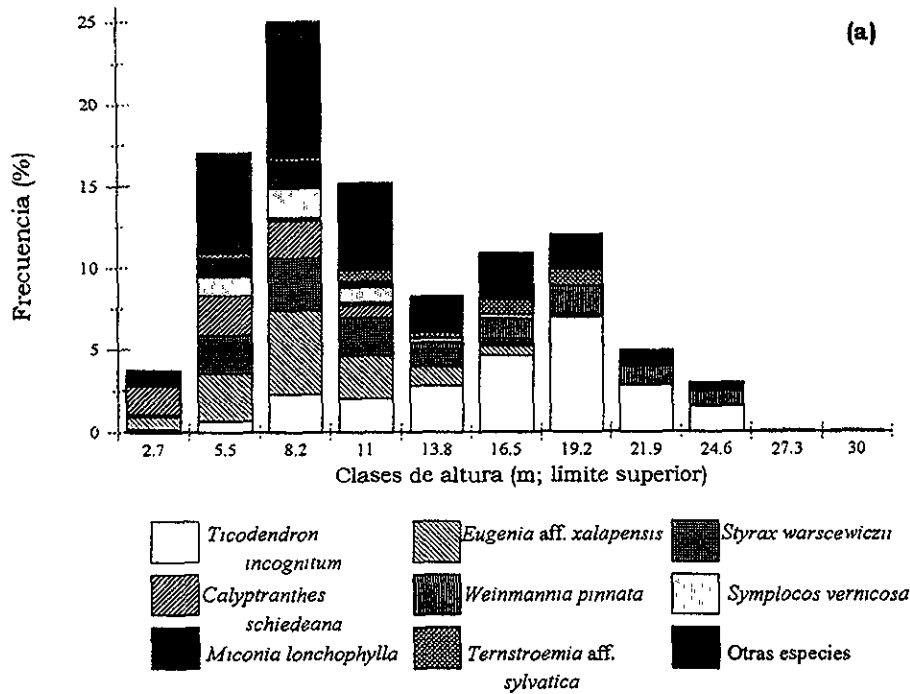
grueso medido en la parcela, un *Pinus chiapensis* de 30 m de altura que se encuentra a 20 m de distancia. A diferencia de la figura anterior, en la Figura 9 se observa un número menor de individuos y algunos huecos entre las copas de los árboles. En ambos perfiles es evidente que algunos individuos están inclinados en dirección paralela a la pendiente, y que esta inclinación parece influir de manera importante en la continuidad del dosel.

El hecho de que los árboles se encontraran inclinados determinó que se registraran dos alturas en el campo, la real y la total, tal y como se definió en el capítulo de método. Los intervalos completos de las alturas reales y las alturas totales de todas las especies arbóreas medidas en la parcela se muestran en la Figura 10. Las medidas de altura real van desde los 0.20 m (en el caso de árboles inclinados que crecen con el tronco casi pegado al suelo), hasta los 30 m. A las alturas totales corresponde un intervalo algo menor, de 2 a 30 m. La mayoría de las especies que crecen en el sotobosque presentan una notoria diferencia entre estas dos medidas, mientras que para los árboles de tallas mayores, los intervalos de altura real y altura total son muy semejantes. De acuerdo con la forma de crecimiento y el tamaño biológico máximo que puede alcanzar cada especie, la densidad y frecuencia de las distintas poblaciones fue diferente. En general, la mayoría de las poblaciones presentan árboles < 4 m, aunque para las seis últimas especies de la Figura 10 no se midió ningún árbol < 13 m. A las especies más importantes según el VIR correspondieron amplios intervalos de altura, con árboles desde < 1 m hasta árboles = 25 m; de hecho, a las poblaciones de *Ticodendron incognitum* y *Weinmannia pinnata* corresponden los intervalos de altura real y total más amplios de todas las especies censadas en la hectárea.

En la Figura 11 se observa la distribución de frecuencias de las alturas reales de los 1,738 árboles medidos dentro de la parcela. A diferencia de los diagramas de perfil, la presencia de picos y valles en el histograma indica claramente una distribución bimodal que sugiere la presencia de dos grupos o conjuntos más o menos bien definidos. El primer grupo, comprendido en el intervalo de 0.2 a 11 m,



**Figura 10.** Frecuencias de alturas reales (zona sombreada más oscura) y totales (zona clara) basada en el conjunto de árboles con un DAP ≥ 3.3 cm en la parcela de 1 ha de bosque mesófilo de montaña. Los números del primer renglón indican la altura (m) y las equis (x) indican la presencia de individuos en esa altura.



**Figura 11.** (a) Distribución de frecuencias de altura reales desglosada por especies. La división de las barras indica la proporción de árboles que corresponde a cada una de las especies de la leyenda. (b) Distribución de frecuencias de altura desglosada por árboles inclinados (barras blancas) y no inclinados (barras negras) en la parcela de una hectárea de bosque mesófilo de montaña.

incluye la mayor densidad de árboles, con casi el 60 % del total de individuos. El segundo, conformado por árboles que miden entre 12 y 30 m de altura, presenta una distribución más concentrada, puesto que las últimas clases apenas comprenden el 2% del total de individuos dentro de la parcela. La densidad y frecuencia de las especies más importantes de la parcela (Fig. 11a), fue distinta dentro de los dos grupos establecidos. Por ejemplo, *Weinmannia pinnata* se encuentra principalmente en el segundo grupo (entre 13 y 30 m), mientras que *Miconia lonchophylla* se concentra en el primer grupo (entre los 0.2 y 12 m).

Aunque en los diagramas de perfil (ver Figs. 8 y 9) no se observa una clara estratificación, la discontinuidad aquí descrita en la distribución de frecuencias de alturas de los árboles, presentada en la Figura 11, permite reconocer dos conjuntos de árboles, los altos y los bajos. Con fines prácticos, a estos grupos de árboles se les llamó estratos del dosel arbóreo: el dosel superior y el dosel inferior. Los estratos presentan cambios en la composición florística con respecto a la altura.

El dosel superior, conformado por individuos de entre 12 y 25 m, apenas comprende un poco más de la tercera parte del total de los árboles medidos. La dominancia está dada por *Ticodendron incognitum*, *Weinmannia pinnata*, *Ternstroemia* aff. *sylvatica*, *Bejaria aestuans*, *Dendropanax populifolius*, a las cuales corresponde el 82% de los árboles del dosel superior. Otras especies menos abundantes son *Liquidambar styraciflua*, *Clethra* sp., *Zinowiewia* aff. *integerrima* y *Dendropanax arboreus*. Algunas especies como *Ocotea* sp. nov., *Pinus chiapensis* y *Celastraceae non det.* sobresalen de las copas de los árboles, alcanzando tallas superiores a los 25 m.

El dosel inferior, con árboles entre 3 y 11 m, incluye el 60% de todos los individuos medidos en la parcela. Este conjunto se encuentra dominado por *Eugenia* aff. *xalapensis*, *Styrax warscewiczii*, *Calyptranthes schiedeana*, *Symplocos verrucosa*, *Drimys granadensis*, *Miconia lonchophylla*, *Osmanthus mexicana*, *Persea americana* y *Ocotea effusa*. Otras especies menos abundantes son: *Celastraceae non det.*, *Ilex* sp.2, *Miconia pinetorum*, *Ocotea psychotrioides*, *Persea* aff. *longipes*, *Ocotea* sp.2, *Clusia* sp., *Ilex* sp.1, *Ocotea* sp.1, *Persea* aff. *cinerascens*, *Cyathea* sp.,

*Myrsinaceae non det.*, *Matayba* sp., *Beilschmiedia* sp., *Meliaceae non det.*, *Clusia guatemalensis*, *Phyllonoma laticuspis*, *Ericaceae non det.*, *Viburnum hartwegii* y *Miconia liebmanii*.

Por supuesto, la estratificación no es tajante, ya que hay árboles que crecen justo entre las alturas límites de estos dos grupos. La mayor parte de los individuos de tallas intermedias pertenecen a *Cleyera* sp., *Lyonia* sp., *Myrsine juergensenii*, *Ocotea rubriflora*, *Prunus* sp., *Symplococarpon purpusii* y *Zanthoxylum* sp.

El 37.5% de todos los árboles de la parcela presentaron alguna inclinación. La mayor frecuencia de árboles inclinados (más del 70%) correspondió a los que tienen alturas menores de 11 m; conforme incrementa la altura de los árboles, la frecuencia de los árboles inclinados disminuye; de hecho, no se midieron árboles inclinados > 21 m (Fig. 11b). La Figura 12 muestra la dirección de todos los árboles inclinados, con un DAP  $\geq$  3.3 cm medidos en la parcela. Se encontró una preferencia significativa de los árboles a estar inclinados hacia el este ( $\chi^2 = 685.4$ , g.l. = 7,  $p < 0.05$ ;  $R = 352.06$ , g.l. = 651,  $p < 0.01$ ).

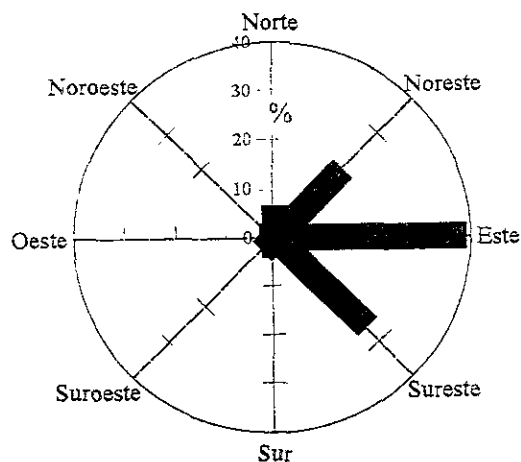
#### **4.1.6. Estructura horizontal**

##### **a) Patrones de distribución de las especies más importantes**

Se analizaron los patrones de distribución de las 10 especies más frecuentes dentro de la parcela de estudio, y que tuvieran al menos 40 individuos dentro de la hectárea; las especies elegidas son dominantes de los estratos inferior y superior. Para facilitar la presentación de los resultados, las especies se dividieron de acuerdo al estrato en el que se encontraron (Tabla 4). La mayoría de las especies seleccionadas presentan una distribución aleatoria, excepto *Miconia lonchophylla*, que presenta un patrón de distribución agregado (Fig. 13a). *Ticodendron incognitum* presentó una distribución aleatoria (Fig. 13b).

##### **b) Asociaciones entre pares de las especies más importantes**

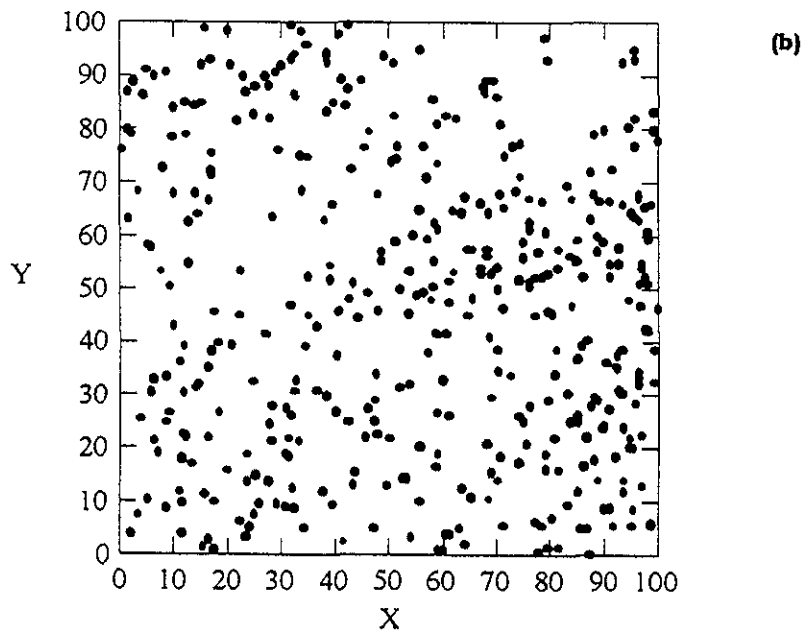
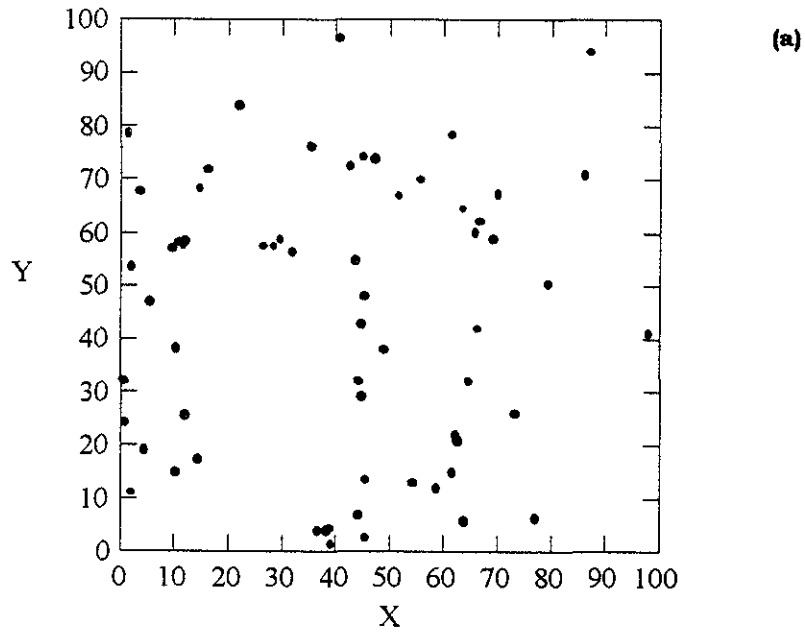
Para realizar el análisis de asociación entre pares de especies se eligió a *Ticodendron incognitum*, la especie más importante de la comunidad, y otras dos



**Figura 12.** Distribución circular de frecuencias de las direcciones de los árboles inclinados con un DAP  $\geq 3.3$  cm, en una parcela de una hectárea de bosque mesófilo de San Miguel Tiltepec. Los puntos indican los porcentajes de árboles inclinados en cada dirección.

**Tabla 4.** Resultado del análisis de distribución espacial de las especies más abundantes del estrato alto y estrato bajo en una parcela de 1 ha de bosque mesófilo de montaña en San Miguel Tiltepec, Oaxaca. El valor crítico de  $z$  utilizado fue  $\pm 1.96$ .

Especie	A	$z$	Patrón de distribución
<b>Estrato superior:</b>			
<i>Bejaria aestuans</i>	0.58	-1.33	Aleatoria
<i>Dendropanax populifolius</i>	0.46	0.53	Aleatoria
<i>Ternstroemia</i> aff. <i>sylvatica</i>	0.59	-1.55	Aleatoria
<i>Ticodendron incognitum</i>	0.53	-0.50	Aleatoria
<i>Weinmannia pinnata</i>	0.43	1.28	Aleatoria
<b>Estrato inferior:</b>			
<i>Calyptranthes schiedeana</i>	0.46	0.69	Aleatoria
<i>Eugenia</i> aff. <i>xalapensis</i>	0.56	-0.12	Aleatoria
<i>Miconia lonchophylla</i>	0.62	-2.20	<b>Agregada</b>
<i>Styrax warscewiczii</i>	0.51	-0.17	Aleatoria
<i>Symplocos vernicosa</i>	0.51	-0.17	Aleatoria



**Figura 13.** Distribución de todos los individuos con DAP  $\geq 3.3$  cm de (a) *Miconia lonchophylla* y (b) *Ticodendron incognitum* en la parcela de una hectárea de bosque mesófilo de montaña de San Miguel Tiltepec, Oaxaca. El sistema de coordenadas X y Y de la figura se utilizó para ubicar la posición en el suelo de cada uno de los árboles medidos en la hectárea.



especies del dosel inferior, *Styrax warscewiczii* y *Calypttranthes schiedeana*. También se seleccionó a *Miconia lonchophylla* para averiguar si el tipo de distribución que presenta (agregada) se encuentra influida por la asociación con otra especie. Las cuatro especies seleccionadas se analizaron con las 10 especies más importantes dentro de la hectárea. Los resultados (Tabla 5) muestran que en la mayoría de los casos no existen asociaciones significativas entre pares de especies, ya que la única pareja para la que fue posible rechazar la hipótesis nula fue *Symplocos vernicosa-Calypttranthes schiedeana*. El coeficiente de asociación ( $V = -0.26$ ), indica que la asociación es negativa. Entre *Styrax warscewiczii* y *Eugenia* aff. *xalapensis* se observó una débil tendencia hacia una asociación negativa.

#### **4.2. Contribución de *Ticodendron incognitum* a la estructura de la comunidad**

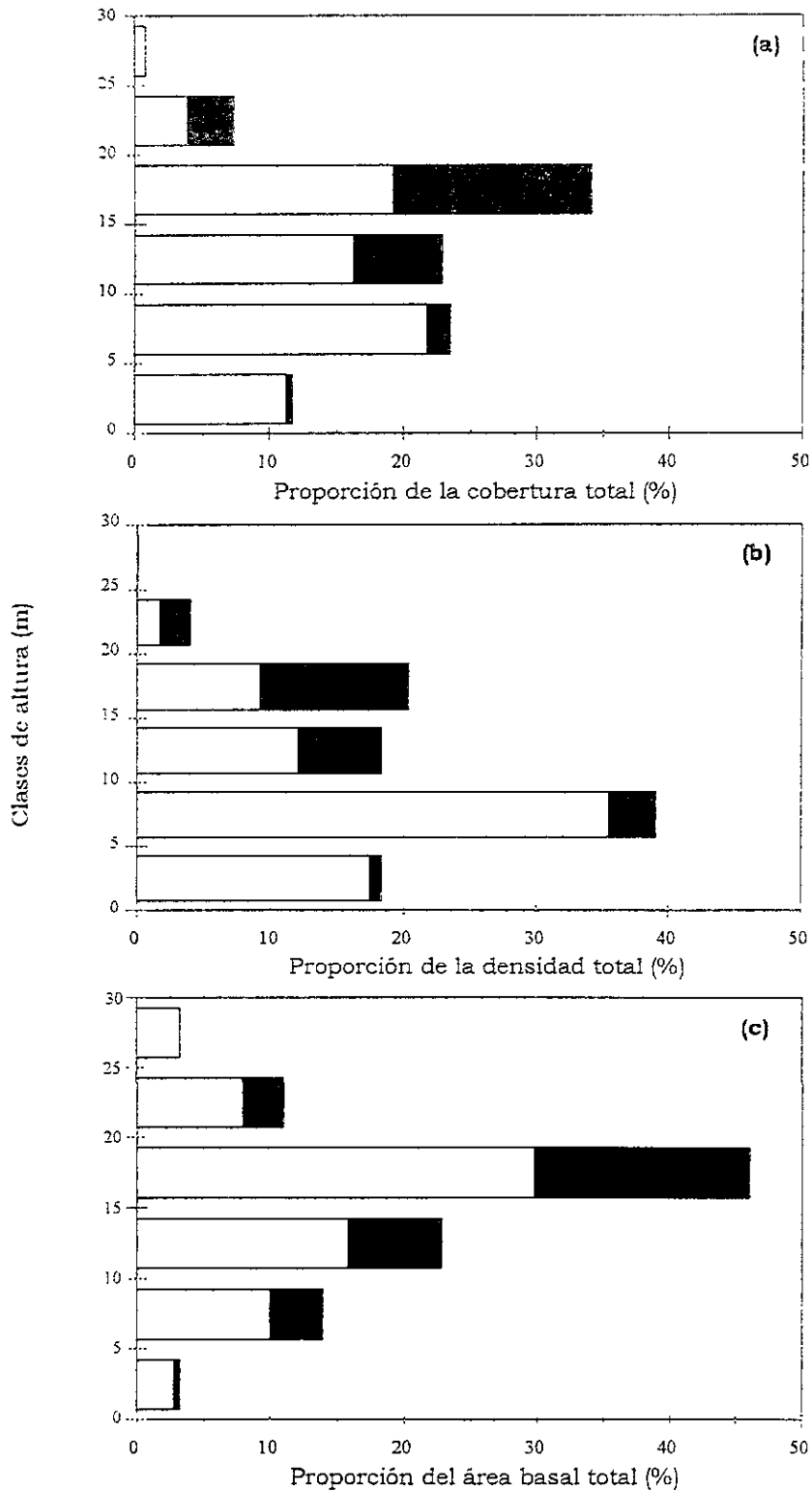
Uno de cada cuatro árboles medidos en la parcela de trabajo perteneció a *Ticodendron incognitum*. En el bosque estudiado se observa la preponderancia de esta especie, a la que corresponde un poco menos de la cuarta parte de la sumatoria de valores de importancia (ver Tabla 3). De hecho, *T. incognitum* presenta los valores más altos en cada una de las tres variables utilizadas para el cálculo del VIR (ver Tabla 3).

Con la finalidad de tener una visión más integral de la contribución de *Ticodendron incognitum* a la estructura del bosque, en la presente sección se retomarán algunos aspectos estructurales de esta especie mencionados anteriormente.

*Ticodendron incognitum* presenta un intervalo de alturas muy amplio (ver Fig. 10), con árboles desde 2 hasta 24 m; la densidad de individuos en cada talla es diferente. La mayor frecuencia de árboles de *T. incognitum* se encuentra en las clases intermedias (Fig. 11a y 14b). A diferencia de lo anterior, existe una fuerte evidencia del bajo reclutamiento de árboles de *T. incognitum* (las tres primeras clases apenas incluyen el 18% del total de los individuos de esta especie). Además, es notable la ausencia de árboles en la parte más alta del dosel arbóreo (Figs. 11 y 14b).

**Tabla 5.** Resultados del análisis de la asociación entre pares de especies utilizando la prueba de  $\chi^2$ .

Parejas de especies analizadas	$\chi^2$	<i>p</i>	Intensidad y sentido de la asociación
<i>Ticodendron incognitum</i> y <i>Bejaria aestuans</i>	0.60	n.s.	-----
<i>Dendropanax populifolius</i>	0.22	n.s.	-----
<i>Ternstroemia</i> aff. <i>sylvatica</i>	0.60	n.s.	-----
<i>Weinmannia pinnata</i>	0.20	n.s.	-----
<i>Calyptranthes schiedeana</i>	0.10	n.s.	-----
<i>Eugenia</i> aff. <i>xalapensis</i>	0.22	n.s.	-----
<i>Miconia lonchophylla</i>	0.13	n.s.	-----
<i>Styrax warscewiczii</i>	0.35	n.s.	-----
<i>Symplocos vernicosa</i>	0.33	n.s.	-----
<i>Styrax warscewiczii</i> y <i>Bejaria aestuans</i>	0.22	n.s.	-----
<i>Dendropanax populifolius</i>	0.02	n.s.	-----
<i>Ternstroemia</i> aff. <i>sylvatica</i>	0.12	n.s.	-----
<i>Weinmannia pinnata</i>	0.82	n.s.	-----
<i>Calyptranthes schiedeana</i>	0.07	n.s.	-----
<i>Eugenia</i> aff. <i>xalapensis</i>	2.18	n.s.	-----
<i>Miconia lonchophylla</i>	0.009	n.s.	-----
<i>Symplocos vernicosa</i>	0.007	n.s.	-----
<i>Calyptranthes schiedeana</i> y <i>Bejaria aestuans</i>	0.26	n.s.	-----
<i>Dendropanax populifolius</i>	0.48	n.s.	-----
<i>Ternstroemia</i> aff. <i>sylvatica</i>	1.25	n.s.	-----
<i>Weinmannia pinnata</i>	1.99	n.s.	-----
<i>Eugenia</i> aff. <i>xalapensis</i>	0.72	n.s.	-----
<i>Miconia lonchophylla</i>	0.37	n.s.	-----
<i>Symplocos vernicosa</i>	7.22	< 0.05	-0.26
<i>Miconia lonchophylla</i> y <i>Bejaria aestuans</i>	0.40	n.s.	-----
<i>Dendropanax populifolius</i>	1.49	n.s.	-----
<i>Ternstroemia</i> aff. <i>sylvatica</i>	1.80	n.s.	-----
<i>Weinmannia pinnata</i>	0.02	n.s.	-----
<i>Eugenia</i> aff. <i>xalapensis</i>	0.09	n.s.	-----
<i>Symplocos vernicosa</i>	1.07	n.s.	-----



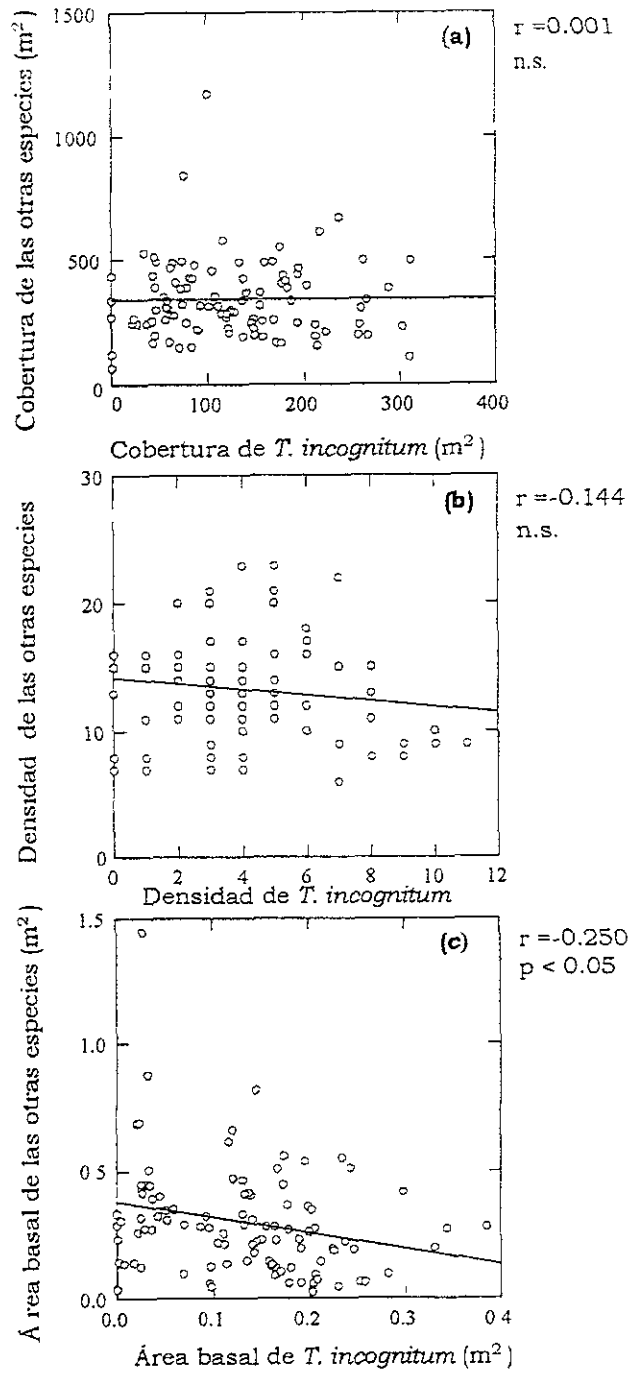
**Figura 14.** Distribución de frecuencias en clases de altura de (a) cobertura, (b) densidad y (c) área basal de *Tico dendron incognitum* (barras negras) y todas la demás especies (barras blancas) censadas en una parcela de una hectárea de bosque mesófilo de montaña.

Con respecto a la contribución de *T. incognitum* a la cobertura del bosque, en los perfiles diagramáticos de las Figuras 8 y 9, así como en la Figura 14a, es clara la predominancia de esta especie en el estrato superior. En términos relativos, el mayor porcentaje de las coberturas de esta especie (casi el 50 %) se encuentra entre los árboles de 15 a 20 m. Por otra parte, obviamente la distribución de la cobertura (Fig. 14a) y la densidad (Fig. 14b) muestran de nuevo que esta especie no presenta ninguna contribución a la última clase, es decir que *T. incognitum* no es un componente del follaje de este estrato. La gran densidad de copas y de árboles entre los 10 y 20 m sugiere que *T. incognitum* se encuentra principalmente en el estrato arbóreo medio-alto del bosque.

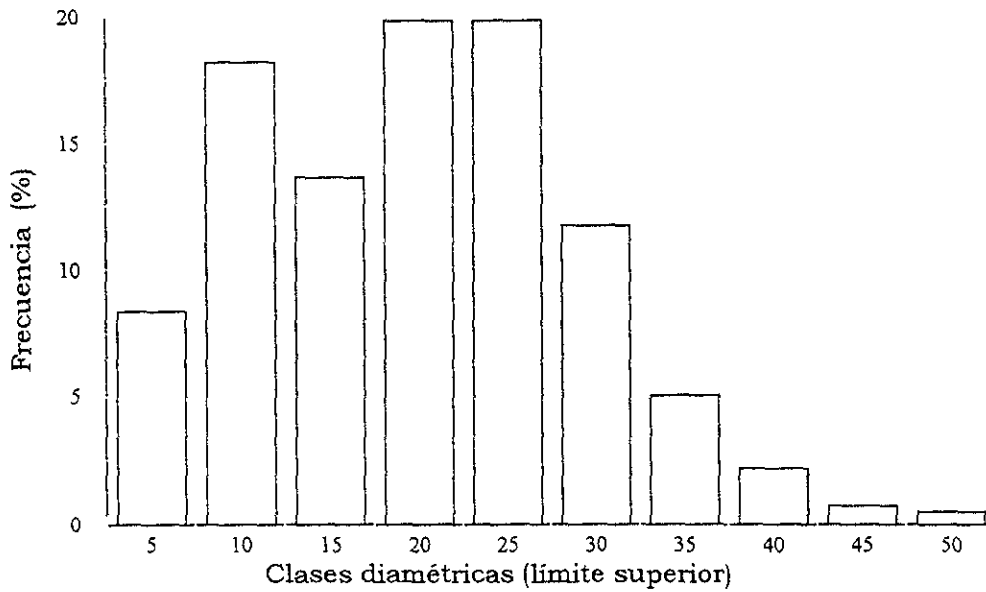
A pesar de esta gran importancia estructural de *Ticodendron incognitum* a nivel de toda la comunidad, su efecto a nivel local (cuadros de 100 m<sup>2</sup>) no es tan obvio (Fig. 15a y b). El área basal fue la única variable para la que se obtuvo una correlación significativa entre *Ticodendron incognitum* y las otras especies ( $r = -0.250$ ;  $p < 0.05$ , Fig. 15c). Al igual que para la densidad y la cobertura, la distribución del área basal de esta especie presentó valores pequeños en las primeras clases de altura y ninguno en la última; los árboles de esta especie no presentan muchos individuos con tallos delgados ni desarrollan los troncos más gruesos de la parcela.

La distribución de frecuencias diamétricas de *T. incognitum* es ligeramente bimodal, con un máximo entre 20 y 25 m (Fig. 16). La mayor proporción de árboles se presenta entre 20 y 30 cm, es decir, en las clases intermedias. Este resultado y el de las frecuencias de áreas basales muestran que la mayoría de los árboles *T. incognitum* tienen troncos medianos.

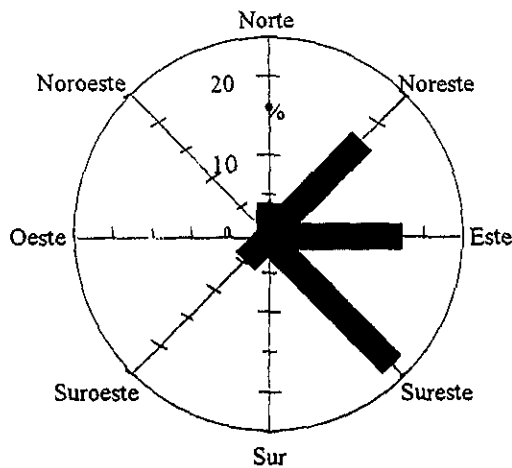
La correlación de la densidad también muestra un coeficiente negativo, aunque no es significativo ( $r = -0.144$ ; n.s., Fig. 15b). El signo de esta correlación posiblemente está relacionado con la alta frecuencia de individuos en las clases intermedias, ya que casi el 20% de los todos los individuos medidos en la parcela entre 11 y 24 m pertenecen a esta especie.



**Figura 15.** Correlaciones de la (a) cobertura, (b) densidad y (c) área basal de *Ticodendron incognitum* y las demás especies medidas en cada cuadro de  $100 m^2$  en la parcela de 1 ha de bosque mesófilo de montaña en San Miguel Tiltepec, Oaxaca. En todos los casos  $n=100$ .



**Figura 16.** Distribución de frecuencias diamétricas del conjunto de árboles de *Ticodendron incognitum* con un DAP  $\geq 3.3$  cm de una parcela de bosque mesófilo de montaña de San Miguel Tiltepec, Oaxaca.



**Figura 17.** Distribución circular de frecuencias de las direcciones hacia donde se inclinan los árboles de *Ticodendron incognitum*. Los puntos indican los porcentajes de árboles inclinados en cada dirección.

Casi el 10 % (65) del total de los árboles inclinados en la parcela de trabajo pertenecen a *Ticodendron incognitum*. Más de la mitad de los árboles inclinados de esta especie miden >11 m (39). Los árboles inclinados de *T. incognitum* presentan una preferencia significativa de inclinación hacia el sureste ( $\chi^2 = 66.11$ , g.l.=7,  $p < 0.05$ ;  $R = 30.51$ , g.l.= 64,  $p < 0.01$ ; Fig. 17). Este resultado es similar al obtenido para todos los árboles (ver Fig. 12), aunque proporciones grandes están también inclinadas hacia el este y el noroeste.

## CAPÍTULO V

### DISCUSIÓN

El bosque mesófilo estudiado en San Miguel Tiltepec se distingue por la clara preponderancia de *Ticodendron incognitum* y por otras particularidades de su estructura y composición general. Llamam la atención el alto valor de cobertura obtenido para la comunidad completa, la alta frecuencia de árboles inclinados y la abundancia de árboles muertos, tanto en pie como caídos. Asimismo, resalta la homogénea distribución de los individuos  $\geq 3.3$  cm de DAP en la hectárea. En contraste, el valor de área basal y la densidad de árboles caen dentro de los intervalos encontrados en otros sitios semejantes.

Entre los rasgos estructurales característicos del bosque de Tiltepec se encuentra la inclinación de los árboles. La inclinación evidentemente influye en la estructura vertical ya que los árboles de diferentes tamaños, al inclinarse, pueden tener ubicadas sus copas en un mismo estrato, tal y como se ha visto en otros bosques (Grubb *et al.*, 1963). Sin embargo, la delimitación de estratos del dosel arbóreo no es tajante, ya que la distribución del follaje en el espacio comprendido desde el nivel del suelo hasta la parte más alta del bosque no es homogénea. Además, en sitios con fuertes pendientes, como en el que se ubica el bosque estudiado, los árboles enraizados a distintos niveles de la pendiente se sobrelapan fuertemente, presentando una estratificación como una secuencia horizontal de conjuntos de copas (Hallé *et al.*, 1978).

Aunque la mayoría de las especies encontradas en la parcela presentan individuos de tallas intermedias (Fig. 10), la baja densidad de éstos produce en el histograma de frecuencia de las alturas (Fig. 11) una distribución bimodal que sugiere la presencia de dos estratos. Este resultado contrasta en cierta medida con los diagramas de perfil, pues en ellos las copas de los árboles parecen estar entremezcladas, lo que evita que se manifieste una clara estratificación, aunque en algunas partes se observa la presencia de espacios sin follaje o una concentración de copas a una determinada altura (Fig. 9). El carácter indicativo de los diagramas



de perfil fue cuestionado por Popma *et al.* (1988), quienes argumentan que los patrones aparentes en un esquema único no pueden ser generalizados, pues la estratificación que puede inferirse a partir de ellos es reflejo de un patrón local, y esto puede desvirtuar la situación general de la vegetación.

A partir de estas consideraciones es posible establecer, aunque con cierta reserva, la presencia de dos estratos, uno inferior y uno superior. Cabe aclarar que esta estratificación debe ser considerada como virtual, ya que para conocer la distribución de las alturas sólo se utilizó la altura total y no se incluyó, de hecho no se midió en el campo, la distancia que ocupaban las copas en sentido vertical, es decir, desde la punta hasta su base (es frecuente que en la literatura se denomina “profundidad de la copa” a esta variable).

Leigh (1975) menciona que en la selva montana lluviosa (“montane rain forest”) del Monte Kaindi, Nueva Guinea, presenta una estratificación bien marcada debido a la baja frecuencia de caída de árboles. Esta afirmación no parece coincidir con los resultados obtenidos en el bosque de Tiltepec, ya que si bien se reconoce una cierta estratificación, también se encontró una gran densidad de árboles muertos. De hecho, es probable que la estratificación del bosque de *Ticodendron* esté relacionada con el elevado porcentaje de la caída de árboles, como se argumenta más adelante.

La estructuración de las copas a manera de tejas modifica cualitativamente las condiciones microambientales al interior del bosque, en particular en lo referente a la cantidad de luz que llega al suelo. En los bosques montanos es esencial una captación lumínica eficiente, ya que la alta nubosidad del hábitat puede reducir significativamente la intensidad de la radiación solar (Stadtmüller, 1987; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998). Hallé *et al.* (1978) y Richards (1996) observaron que el desarrollo de copas asimétricas y extendidas mejora la captación lumínica. A esto posiblemente se debe la amplia cobertura de las copas para todo el bosque de Tiltepec, si bien esto no implica que el dosel arbóreo se encuentra completamente cerrado, ya que las copas de los árboles se encuentran sobrelapadas múltiples veces en un mismo eje vertical.

En el bosque estudiado, el efecto combinado de la asimetría de las amplias copas de los árboles, la acción de la fuerza de la gravedad, la orientación de la ladera en dirección sureste, la constante acción del viento que sopla desde el noroeste y el escaso soporte que ofrece el suelo, repercute en los árboles, provocándoles inestabilidad mecánica y fomentando su inclinación en dirección de la pendiente, y finalmente haciéndolos caer. Este resultado es semejante al que menciona Grubb y Tanner (1969) para el bosque húmedo ("wet forest") de las Blue Mountains, Jamaica. La apertura de espacios en el dosel arbóreo provocada por la caída de árboles posiblemente produzca que se agrupen algunas copas a diferentes niveles del eje vertical. La homogénea densidad de árboles en la parcela puede ser un reflejo de la incidencia uniforme del viento en todo el bosque. Desafortunadamente en pocos estudios estructurales se cuantifica la presencia de árboles inclinados, y prácticamente no hay análisis que aborden el tema de la estructura vertical de bosques sobre fuertes pendientes (Hallé *et al.*, 1978), por lo que es difícil determinar si este fenómeno se puede generalizar.

Otra característica particular del bosque estudiado es la alta incidencia de individuos del dosel inferior con múltiples tallos desde la base. Es posible que este hecho esté relacionado con la apertura de claros del dosel y con la capacidad de muchas especies de rebrotar cuando sufren un daño físico. La producción de ramas y hojas en los nuevos tallos permite que el claro se cierre en un tiempo relativamente corto. Para probar lo anterior se requiere de más estudios, ya que en el presente trabajo estas variables no fueron consideradas. Por otra parte, el hecho de que las especies que poseen el mayor número de árboles con tallos múltiples hayan presentado asociaciones negativas sugiere que algunas especies del estrato inferior demandantes de luz se encuentran compitiendo por este recurso.

El dosel inferior del bosque de Tiltepec, además de presentar especies con asociaciones negativas, también alberga a *Miconia lonchophylla*, única especie de la parcela para la cual se detectó una distribución agregada. Aunque es difícil comparar los patrones de distribución obtenidos en los diferentes estudios estructurales, pues en la mayoría de los casos los lineamientos de la metodología

son diferentes, en general se han visto dos tendencias. Según Meave *et al.* (1992), los métodos de análisis que involucran un área tienden a revelar patrones agregados (*e.g.* Puig *et al.*, 1983), mientras que los estudios que utilizan métodos sin área producen con frecuencia resultados indicativos de distribuciones aleatorias (*e.g.* Zuill y Lathrop, 1975; Meave, 1990). Para el bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, donde también se aplicó una metodología con área, también se encontró un patrón de distribución agregado para dos especies del sotobosque (Meave *et al.*, 1992). Lo anterior sugiere que, al menos para esta escala, las distribuciones aleatorias son predominantes.

Una limitación importante para la interpretación de los resultados es la carencia de información ambiental detallada para la parcela de estudio y sobre la dinámica de regeneración de la comunidad. Esta información seguramente ayudaría a comprender la distribución agregada de *Miconia lonchophylla* y la asociación positiva o negativa entre pares de especies de árboles del dosel inferior. Sin embargo, existen indicios que permiten plantear algunas hipótesis. En primer lugar, es posible que los árboles del sotobosque de los bosques mesófilos de Tiltepec y Omiltemi sean más susceptibles a los cambios microambientales como los producidos por la apertura de claros, que los árboles del dosel superior, lo cual podría influir en su distribución espacial y en sus relaciones con otras especies del sotobosque. Otro factor que puede influir en la distribución de las especies son los mecanismos de dispersión, pero sobre esto no hay información disponible.

Respecto a la estructura diamétrica del bosque, llama la atención la gran abundancia de árboles con  $DAP \geq 20$  cm. Esta característica no se había observado en otros bosques montanos, ni tampoco en muchos otros tipos de vegetación. Por ejemplo, Vázquez Torres (1991) encontró un promedio de 109 individuos con  $DAP \geq 20$  cm por hectárea en una selva alta perennifolia en la región del río Uxpanapa. Esta densidad es tres veces menor del valor calculado para Tiltepec. La alta densidad de árboles con  $DAP \geq 20$  cm parecería ser discordante con el hecho de que es un sitio sometido a un régimen de disturbio tan intenso. Sin embargo, esto no es tan contradictorio, ya que la mayoría de los árboles grandes miden 20 cm de

DAP o un poco más, por lo que en el bosque montano de Tiltepec no se presentan muchos árboles que desarrollen troncos muy gruesos como los de una selva alta. Por ejemplo, en la selva del Uxpanapa se encontraron en promedio 17.5 individuos  $\text{ha}^{-1}$  con un DAP  $\geq 68.6$  cm, mientras que en Tiltepec sólo se encontró uno.

En términos de la riqueza, el estrato arbóreo de este bosque (árboles con un DAP  $\geq 3.3$  cm) alberga un número de especies mayor que el de Omiltemi (Tabla 6). Comparando estos dos bosques, se observa que a pesar de esta diferencia en la riqueza de especies, los índices de diversidad son muy semejantes. Esta aparente contradicción puede deberse a que la dominancia de la composición arbórea en Tiltepec está concentrada en sólo un 10% de las especies, mientras que casi el 50% de las especies restantes presentan menos de cinco individuos (Tabla 2). Además, el bosque de Omiltemi se encuentra a una mayor altitud, y en general se desarrolla en un ambiente más frío y más seco. Aunque no se cuente con datos climáticos precisos del sitio de estudio, los datos correspondientes a las estaciones más cercanas a San Miguel Tiltepec sugieren que este bosque es muy húmedo con una precipitación posiblemente superior a los 4,000 mm anuales. Según Gentry (1988, 1995), la riqueza de especies de árboles en los bosques tropicales está relacionada con la precipitación y con la latitud, de modo que es lógico que el bosque de Tiltepec presente una mayor riqueza que el de Omiltemi y un menor número de especies que los bosques de Costa Rica (Tabla 6).

El inventario florístico incluye especies raras y de distribución restringida en el país, tales como la cicada *Ceratozamia* aff. *mexicana* (Flores-Villela y Gerez, 1988; Long y Heath, 1991) y *Cyrilla racemiflora* (Gallardo *et al.*, 1998), respectivamente, así como la presencia de una nueva especie para la ciencia de la familia Lauraceae que hasta la fecha únicamente ha sido recolectada en la Sierra Norte de Oaxaca, (F. Lorea, com. pers.) y en los Chimalapas (J. Rivera, com. pers.). Aunque se trata de un listado parcial, es interesante que los espectros de formas de crecimiento en el bosque de Tiltepec sean semejantes a los encontrados en los bosques de Omiltemi (Meave *et al.*, 1992), Puerto Soledad (Ruiz-Jiménez *et al.*, 1999) y Talamanca (Kappelle, 1996).

Tabla 6. Datos estructurales de bosques montañosos de parcelas de 1 ha.

Localidad y Ubicación	Clima (T=°C, P=mm)	Clasificación	Límite inferior (cm)	Densidad (ind/ha)	Área basal (m <sup>2</sup> )	Cobertura (%)	Altura del dosel (m)	Número de especies	Índice de Shannon (H')	Referencia
Omitemí, Gro., México 2,100 msnm 17°35'N, 99°41'E	T=14.0 P=1,200	Bosque mesófilo de montaña	≥3.3 ≥15.0	2,069	49.81	263.81	18-25	33	4.10 3.43	Meave <i>et al.</i> (1992)
Volcán Barva, Costa Rica NE 1,500 msnm	T=10-24 P> 4,210	Lower montane rain forest	≥10	553	29.2	---	25-30 (38)	65*	---	Heany y Proctor (1990)
NO 2,000 msnm 10°24' N, 84°00' E				448	28.6	---	20-25 (35)	63*	---	
Volcán Barva, Costa Rica Barlovento N 1,750msnm	T=10-24 P=5,600- 8,000	Tropical lower montane rain forest	≥10	479**	28.16	---	22-31	64	3.6	Lieberman <i>et al.</i> (1996)
Barlovento N 2,000 msnm 10°24' N, 84°00' E				477**	28.60	---	20-23	55	3.4	
Tiltepec, Oax., México. 1,640 msnm 17°31' 30''N, 96°18'14''E	T=16.9 P=>4,000 ?	Bosque mesófilo de montaña	≥3.3 ≥5.0 ≥10.0 ≥15.0	1,738 1,272 764 569	42.72 41.87 39.73 37.24	468.47	17-24 (30)	52 45 36 29	4.08 3.84 3.30 2.96	Este trabajo

\*Faltan especies no identificadas, \*\*Número de tallos.

A pesar de ser incompleto, el listado florístico obtenido para el bosque de Tiltepec ejemplifica bien el grado de desconocimiento sobre la flora de este tipo de ambientes en México. *Bejaria aestuans*, una de las especies más difíciles de determinar, sirve para ilustrar esta situación. Clemants *et al.* (1995) mencionan que *Bejaria* es un género taxonómicamente complejo debido a la gran variación del indumento, del tamaño y la forma de las hojas, y del tamaño y color de las flores. Estos autores consideran que las poblaciones de *B. mexicana* de la Sierra Norte de Oaxaca representan una etapa intermedia en la evolución de *B. aestuans*, y que posiblemente *B. laevis* y *B. glauca* son variaciones de *B. aestuans*, aunque según ellos mismos aún hacen falta más estudios para confirmar esto. Por otra parte, Webster (1995), Rzedowski (1996) y Graham (1998) han mencionado que los bosques nublados presentan un bajo endemismo a nivel genérico, aunque alto a nivel específico, lo cual sugiere una especiación rápida y reciente. Sin embargo, esta visión contrasta fuertemente con la presencia en este bosque de *Ticodendron incognitum*, el elemento ecológicamente dominante, el cual parece ser un taxón antiguo (Hammel y Burger, 1991; Meave *et al.*, 1992; Gentry, 1995).

Aunque en otros estudios *Ticodendron incognitum* ya había sido reportado como una de las especies comunes en bosques montanos húmedos de México y Costa Rica (Martin y Madrid, 1992; Gentry, 1995; Boyle, 1996, Meave *et al.*, 1996), el presente estudio es, hasta el momento, el único que analiza de forma detallada la estructura del bosque en el que se desarrolla esta especie. En particular, Boyle (1996) ya había llamado la atención sobre la aparente dominancia local de esta especie en La Esperanza (Oaxaca), localidad relativamente cercana a San Miguel Tiltepec, utilizando la metodología propuesta por Gentry (1982). Ésta se basa en transectos de 0.1 ha para conocer la diversidad y la composición florística del bosque. A 1,750 m snm, Boyle encontró 39 árboles con DAP  $\geq 2.5$  cm 0.1 ha<sup>-1</sup> de *T. incognitum*, en un bosque dominado por una especie del género *Miconia*. Debido a que este autor no cita las tallas de los árboles de *T. incognitum* que midió, ni describe detalladamente características de la comunidad vegetal, no es posible conocer con exactitud como es la estructura del bosque que estudió. Esto sugiere

que la parcela de una hectárea es una técnica óptima para representar la estructura física del bosque (Lieberman *et al.*, 1996), ya que el método propuesto por Gentry permite conocer la riqueza florística del bosque, más no su estructura.

En efecto, la especie más importante de la parcela de estudio, *T. incognitum* contribuye de manera fundamental a la estructura del bosque. Esta especie presentó el VIR más alto de todas las especies censadas, una amplia cobertura del follaje, así como una gran dominancia en las partes intermedias del eje vertical. En cuanto a la estructura diamétrica de esta especie, se observa que en el bosque de Tiltepec los árboles son generalmente delgados, con árboles maduros hasta de 50 cm de DAP que no alcanzan, ni cercanamente, las tallas de los árboles más grandes. Este resultado coincide con el que reportan Martín y Madrid (1992) en Santiago Comaltepec y Meave *et al.* (1996) en Santa Cruz Tepetotutla, en donde los árboles adultos de *T. incognitum* presentaron 46 m de DAP. En contraste, datos provenientes de los bosques de Costa Rica indican que los árboles adultos de *T. incognitum* tienen en promedio un DAP de entre 40 y 80 cm (Gómez-Laurito y Gómez P., 1989), lo cual indica que en la Sierra Norte de Oaxaca los árboles de esta especie son en general más delgados que los de Costa Rica.

La variable que más influyó en el valor de importancia de *T. incognitum* fue el área basal. Relacionado con esto, la dominancia de esta especie parece influir negativamente, aunque en forma débil, en las áreas basales de las demás especies dentro de la parcela de estudio (Figura 15c). Las distribuciones de frecuencias del área basal y de clases diamétricas de *T. incognitum* son muy semejantes a las descritas por Puig *et al.* (1983) para las especies dominantes del bosque mesófilo de Gómez Farías, y por Meave *et al.* (1992) para el bosque mesófilo de montaña de Omiltemi; la principal diferencia es que en estos bosques, uno muy nortero (Tamaulipas) y el otro ubicado muy al sur del país (Guerrero), las especies dominantes llegan a estar representadas por árboles mucho más anchos.

A pesar de la gran densidad de individuos de *T. incognitum*, la estructura poblacional parece indicar que existe un bajo reclutamiento de árboles, y por lo tanto que esta especie no se está regenerando. Además, en la parcela de estudio se

observó que la densidad de plántulas era muy baja, prácticamente inexistente. Es posible que haya reclutamiento de nuevos individuos de esta especie sólo de manera muy esporádica, en ocasiones particulares en las que se presenten las condiciones ideales para su desarrollo.

La mayoría de los bosques montanos húmedos en los que se han encontrado especies tan claramente dominantes como *T. incognitum* difieren mucho del bosque estudiado, ya que en la mayoría de los casos la dominancia está dada por pinos o encinos (Kappelle, 1996), especies muy diferentes morfológicamente de *T. incognitum*. La gran diferencia estructural y de composición entre el bosque de *Ticodendron* y los de otros sitios implica que, al menos para México, los bosques montanos son muy heterogéneos entre regiones, y sería deseable que futuros estudios se abocaran al análisis de la dominancia por parte de algunas especies en estos bosques.

Para el bosque de Tiltepec es importante enfatizar que las dos especies con mayores valores de importancia, *Ticodendron incognitum* y *Weinmannia pinnata*, pertenecen al dosel superior, aunque no tienen individuos emergentes. Según Meave *et al.* (1992), una de las características que permiten diferenciar más claramente a los bosques montanos de las selvas tropicales húmedas de tierras bajas es que las especies con mayores valores de VIR pertenecen al estrato superior. En este sentido, el bosque de Tiltepec se ajusta a este patrón y hace pensar que este resultado se puede generalizar para los bosques montanos húmedos de México.

El conjunto de resultados obtenidos en este estudio sugiere fuertemente que el bosque de Tiltepec está sujeto a un régimen de disturbio particular e intenso, asociado a una alta tasa de mortalidad de árboles. Posibles factores de disturbio son el impacto del viento o la inestabilidad del sustrato, los cuales pueden ejercer un efecto sinérgico que determina de manera muy definitiva la estructura de la comunidad. Futuros trabajos deberán describir y analizar los efectos de este régimen de disturbio.



Las altas densidades de *Ticodendron incognitum* en San Miguel Tiltepec y en otros bosques del estado de Oaxaca (Martin y Madrid, 1991; Boyle, 1996; Meave 1996), las cuales parecen ser mayores que las que se han estimado en Centroamérica (Boyle, 1996), sugieren la posibilidad que en México se encuentren condiciones ecológicas particularmente buenas para su desarrollo. La presencia de esta especie en comunidades primarias permite considerarla como un indicador biológico del estado del bosque, ya que no se regenera en sitios que fueron quemados o cuando las parcelas son procesadas por la práctica de roza, tumba y quema (Martin y Madrid, 1992, Martin, 1993); de hecho, en un estudio del desarrollo florístico de la vegetación secundaria en una localidad relativamente cercana a San Miguel Tiltepec mostró que *T. incognitum* sólo estaba presente en acahuals muy viejos (50 a 100 años), y con densidades muy bajas (Romero Romero, 1999). La gran importancia de *T. incognitum* como una especie rara y posiblemente clave en la comprensión de la historia biogeográfica de los bosques montanos (Meave *et al.*, 1996), invita a realizar más estudios ecológicos de esta especie. Seguramente éstos permitirían distinguir las características propias de las comunidades vegetales en que se desarrolla y los factores que influyen en su distribución y establecimiento.

## LITERATURA CITADA

- Acosta Castellanos. S., M. A. Blanco Macías y R. del Castillo Sánchez (1998) Afinidades fitogeográficas y aspectos florísticos del bosque mesófilo de montaña de la zona de El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca. En: *Libro de Resúmenes, VII Congreso Latinoamericano de Botánica, XIV Congreso Mexicano de Botánica*, p. 197, México D. F.
- Álvarez del Castillo, C. (1977) Estudio ecológico y florístico del cráter del volcán de San Martín Tuxtla, Veracruz, México. *Biótica*, 2: 3-54.
- Arriaga, L. (1987) Perturbaciones naturales por la caída de árboles. En: *El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas* (eds. Puig, H. y R. Bracho). pp. 132-152. Instituto de Ecología, A.C. México, D. F.
- Beard, J. S. (1955) The classification of tropical American vegetation types. *Ecology*, 36: 89-100.
- Boyle, B. L. (1996) *Changes on Altitudinal and Latitudinal Gradients in Neotropical Montane Forests*. Tesis Doctoral, Washington University, St. Louis Missouri.
- Breceda Solis Cámara, A. y G. Reyes Gallardo (1990) Composición florística de la vegetación secundaria inducida por actividades agrícolas en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera "El Cielo", Tamaulipas, México. *Biotam*, 2: 30-41.
- Brower, J. E., J. H. Zar y C. N. von Ende (1990) *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. Wm. C. Brown Publishers, Dubuque.
- Bruijnzeel, L. A. y J. Proctor (1995) Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forests: What do we really know? En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. Hamilton, L. S., J. O. Juvik y F. N. Scatena). pp. 38-78. Springer-Verlag, Nueva York.
- Bruijnzeel, L. A. y E. J. Veneklaas (1998) Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology*, 79: 3-9.
- Bruijnzeel, L. A., M. J. Waterloo, J. Proctor, A.T. Kuiters y B. Kotterink (1993) Hydrological observations in the montane rain forest on Gunung Silam, Sabah, Malaysia, with special reference to the "Massenerhebung" effect. *Journal of Ecology*, 81:145-167.

- Calzada, J. I. (1993) Exploraciones en la región de la Chinantla, Sierra Juárez (1989-1992). *Macpalxochitl*, 132: 3-4.
- Calzada, J. I. y H. Perales Rivera (1990) La preservación con alcohol de ejemplares colectados para herbario. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 50: 151-155.
- Challenger, A. (1998) *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México y Agrupación Sierra Madre, S.C., México D. F.
- Cleef, A. M., O. Rangel, T. Van der Hammen y R. Jaramillo (1984) La vegetación de las selvas del transecto Buritaca. *Ecoandes*, 2: 267-406.
- Clemants, S. E., G. M. Diggs, J. Dorr, W. S. Judd, J. L. Luteyn, P. D. Sprensen, P. F. Stevens y G. D. Wallace (1995) III. Ericaceae subfamily Rhododendroideae, *Bejaria* Mutis ex Linnaeus. En: *Flora Neotropica, Ericaceae Part II. The superior-ovaryed genera, monograph 66* (ed. Luteyn, J. L.), pp. 54-83, New York Botanical Garden, Nueva York.
- Cox, W. G. (1993) *Laboratory Manual of General Ecology*. San Diego State University. San Diego.
- Crawley, M. J. (1997) The Structure of Plant Communities. En: *Plant Ecology* (ed. Crawley, M. J.). Blackwell, Cambridge.
- Cronquist, A. (1981) *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. 2ª ed. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Curtis, J. T. y R. P. McIntosh (1951) An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32: 476-496.
- Daniel, W. W. (1983) *Biostatistics: a Foundation for Analysis in the Health Sciences*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- Dansereau, P. (1957) *Biogeography and Ecological Perspective*. The Ronald Press, Nueva York.
- Davidse, G., M. Sousa y A. O. Charter, eds. (1994) *Flora Mesoamericana*. Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden y The Natural History Museum. Volumen 6. México, D.F.

- Dávila P. y J. L. Villaseñor eds. (1993-1998) *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Doumenge, C., D. Gimour, M. Ruiz P. y J. Blockhus (1995) Tropical montane cloud forests: conservation status and management issues. En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. Hamilton, L. S., J. O. Juvik y F. N. Scatena). pp. 24-37. Springer-Verlag, Nueva York.
- Edwards, P. J. y P. J. Grubb (1977) Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. 1. The distribution of organic matter in the vegetation and soil. *Journal of Ecology*, 65: 943-969.
- Ferrusquía-Villafranca, J. (1998) Geología de México: una sinopsis. En: *Diversidad Biológica de México: Orígenes y Distribución* (eds. Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa). pp.3-108, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Flores-Villela, O. y P. Gerez (1988) *Conservación en México: Síntesis sobre Vertebrados Terrestres, Vegetación y Uso de Suelo*. INIREB y Conservation International, México D.F.
- Gallardo, C., J. Meave y A. Rincón (1998) Plantas leñosas raras del bosque mesófilo de montaña IV. *Cyrilla racemiflora* L. (Cyrillaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 62: 183-186.
- García de Miranda, E. (1989) Apuntes de Climatología. Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Autónoma de México, México D.F.
- Gentry, A. H. (1982) Patterns of neotropical plant species diversity. En: *Evolutionary Biology* (eds. M.K. Hecht, B. Wallace y G.T. Prance). V.15, Plenum Pr., Nueva York.
- Gentry, A. H. (1988) Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 85: 156-159.
- Gentry, A. H. (1995) Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. En: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Forests* (eds. Churchil, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. L. Lutein). pp. 103-126. The New York Botanical Garden Press. Nueva York.
- Gentry, A. H. (1996) *A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of*

- Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with Supplementary Notes on Herbaceous Taxa*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Gentry, A. H. y C. H. Dodson (1987) Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74: 205-233.
- Gómez-Laurito, J. y L. D. Gómez P. (1989). *Ticodendron*: a new tree from of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76: 1148-1151.
- Gómez-Laurito, J. y L. D. Gómez P. (1991) Ticodendraceae: a new family of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 78: 87-88.
- Gómez-Pompa, A. (1982) *Ecología de la Vegetación de Veracruz*. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos A.C., Xalapa.
- González-Medrano, F. (1990) El límite nordeste del bosque mesófilo de montaña en México. En: *Libro de Resúmenes, XI Congreso Mexicano de Botánica*, p.181. Oaxtepec.
- Graham, A.(1998) Factores históricos de la diversidad biológica de México. En: *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución* (eds. Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa). pp. 109-127, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Grubb, P. J. (1977) Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8: 83-107.
- Grubb, P. J., J. R. Lloyd, T. D. Pennigton y T.C. Whitmore (1963) A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador, I. The forest structure, physiognomy and floristics. *Journal of Ecology*, 51: 567-601.
- Grubb, P. J. y E. V. J. Tanner (1976) The montane forests and soils of Jamaica: a reassessment. *Journal of the Arnold Arboretum*, 57: 313-368.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman y P. B. Tomlinson (1978) *Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis*. Springer-Verlag, Berlin.
- Hamilton, L. S., J. O. Juvik y F. N. Scatena (1995) The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: Introduction and workshop synthesis. En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. Hamilton, L. S., J. O. Juvik y F. N. Scatena). pp.1-23. Springer-Verlag, Nueva York.

- Hammel, B. y W. G. Burger (1991) Neither oak nor alder, but nearly: the history of Tiodendraceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 78: 89-95.
- Heany, A. y J. Proctor (1990) Preliminary studies on forest structure and floristics on Volcán Barva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 6: 307-320.
- Howard, R. A. (1969) The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 8. Studies of stem growth and form, and of leaf structure. *Journal of the Arnold Arboretum*, 50: 225-267.
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática] (1985) Carta de uso de suelo y vegetación. 1: 250,000. Oaxaca E14-9. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes.
- INEGI (1988) Carta edafológica 1:250,000. Oaxaca E14-9. Edición preliminar. Aguascalientes.
- INEGI (1991) Carta topográfica. 1: 250,000. Oaxaca E14-9. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes.
- INEGI (1994) Carta Geológica. 1: 250,000. Oaxaca E14-9. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F.
- Ishiki Ishihara, M. (1988) *Las Selvas Bajas Perennifolias del Cerro Salomón, región de Chimalapas, Oaxaca: Flora. Comunidades y Relaciones Fitogeográficas*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Centro de Botánica, Chapingo.
- Ishiki Ishihara, M. (1995) Una especie nueva de *Rhamnus* (Rhamnaceae) del Cerro Salomón, Sierra Atravesada, Oaxaca, México. *Novon*, 5, 167-170.
- Kappelle, M. (1996) *Los Bosques de Roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: Biodiversidad, Ecología, Conservación y Desarrollo*. Instituto de Biodiversidad y Universidad de Amsterdam. Wageningen.
- Kappelle, M. y N. Zamora (1995) Changes in woody species richness along an altitudinal gradient in Talamanca montane *Quercus* forest, Costa Rica. En: *Biodiversity and conservation of neotropical forests* (eds. Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. L. Lutein). pp. 135-148. The New York Botanical Garden Press. Nueva York.
- Kelly, D. L., E. V. J. Tanner, E. M. NicLughandha y V. Kapos (1994) Floristics and

- biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography*, 21: 421-440.
- Krebs, C. J. (1995) *Ecology*. Harper Collins College Publishers, Nueva York.
- Leal, M. E. y M. Kappelle (1994) Leaf anatomy of secondary montane *Quercus* forest in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 42: 473-478.
- Leigh, G. L. (1975) Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6: 67-86.
- Leo, M. (1995) The importance of tropical montane cloud forest for preserving vertebrate endemism in Peru: the Río Abiseo National Park as a case study. En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. Hamilton, L. S., J. O. Juvik y F. N. Scatena). pp. 198-211. Springer-Verlag, Nueva York
- Leopold, S. A. (1950) Vegetation zones of Mexico. *Ecology*, 31:507-518.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta y G. Hartshorn (1996) Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 84: 137-152.
- Lipp, F. J. (1969) Ethnobotany of Chinantec Indians of Oaxaca, Mexico. *Economic Botany*, 7: 234-244.
- Long, A. y M. Heath (1991) Flora of the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico: a preliminary floristic inventory and the plant communities of Polygon I. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 62: 133-172.
- Lot, A. y F. Chiang compiladores (1986) *Manual de Herbario, Administración y Manejo de Colecciones Técnicas de Recolección y Preparación de Ejemplares Botánicos*. Trillas, México, D. F.
- Luna-Vega I., L. Almeida, L. Villers y L. Lorenzo (1988) Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 48: 35-63.
- Luna-Vega, I., L. Almeida-Leñero y J. Llorente-Bousquets (1989) Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, Estados de Morelos y México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica*, 59: 63-87.

- Luna-Vega, I., S. Ocegüera Cruz y O. Alcántara Ayala (1994) Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Autónoma de México, Serie Botánica*, 65: 31-62.
- Lush, C. (1995) Cloud forests of the Rwenzori mountains, Uganda: research and management possibilities. En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. Hamilton, L. S., J. O. Juvik y F. N. Scatena). pp. 214-222. Springer-Verlag, Nueva York
- Lüttge, U. (1997) *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer-Verlag, Berlín.
- Martin, G. J. (1993) Ecological classification among the Chinantec and Mixe of Oaxaca, Mexico. *Etnoecológica*, 1:17-33.
- Martin, G. J. y S. Madrid (1992) Ethnobotany, distribution, and conservation status of *Ticodendron incognitum* in northern Oaxaca, Mexico. *Journal of Ethnobiology*, 12: 227-231.
- Martínez Gracida, M. (1898) *Haciendas, Ranchos y Pueblos del Estado de Oaxaca*. Imprenta del Gobierno del Estado de Oaxaca. Oaxaca, Oax.
- Mateucci, S. D. y A. Colma (1982) *Metodología para el Estudio de la Vegetación*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C.
- Mayorga-Saucedo, R., O. Alcántara-Ayala e I. Luna-Vega (1998) Florística del bosque mesófilo de montaña de Molocotlán, Molango-Xochicoatlán, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 63: 101-119.
- McVaugh, R. y W. R., Anderson eds. (1989) *Flora Novogaliciana, a Descriptive Account of Vascular Plants of Western Mexico*. v. 15, Bromeliaceae to Dioscoreaceae. The University of Michigan, Herbarium, Ann Arbor, Michigan.
- Meave del Castillo, J. (1990) *Estructura y Composición de la Selva Alta Perennifolia de los Alrededores de Bonampak*. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México D.F.
- Meave, J., C. Gallardo y A. Rincón (1996) Plantas raras del bosque mesófilo de montaña. II. *Ticodendron incognitum* Gómez-Laurito & Gómez P.



- (Ticodendraceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 59: 149-152.
- Meave, J., C. Gallardo, A. Rincón, A. Otero y G. Ibarra-Manríquez (1994) La vegetación de La Chinantla, Oaxaca, México. En: *Libro de Resúmenes, VI Congreso Latinoamericano de Botánica*, p.749, Mar de Plata.
- Meave, J., M. A. Soto, L. M. Calvo Irabien, H. Paz Hernández y S. Valencia Avalos (1992) Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 52: 31-77.
- Miranda, F. (1947) Estudios sobre la vegetación de México.V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río\_Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 8: 95-114.
- Miranda, F. (1952) *La Vegetación de Chiapas*. Ediciones del Gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez.
- Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi (1963) Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28: 29-179.
- Miranda, F. y A. J. Sharp (1950) Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology*, 31: 313-333.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg (1974) *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley, Nueva York.
- Pendry, C. A. y J. Proctor (1996) The causes of altitudinal zonation of rain forests on Bukit Belalong, Brunei. *Journal of Ecology*, 84: 407- 418.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán (1998) *Árboles Tropicales de México*. 2ª ed. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México D.F.
- Pérez García, R. (1997) *La Sierra Juárez*. Gobierno del Estado de Oaxaca, Oaxaca.
- Popma, J., F. Bongers y J. Meave del Castillo (1988) Patterns in vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio*, 74: 81-91.
- Puig, H. (1976) *Vegetation de la Huasteca, Mexique*. Mission archeologique et ethnologique française au Mexique. Paris.
- Puig, H y R. Bracho, eds. (1987) *El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas*. Instituto de Ecología, México, D.F.
- Puig, H., R. Bracho y V. Sosa (1983) Composición florística y estructura del bosque

- mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamaulipas, Mexico. *Biótica* 8: 339-359.
- Ramírez-Ramírez, F. y G. Williams-Linera, (1990) Estructura, composición florística y fitogeografía del bosque mesófilo de "El Triunfo", Chiapas. En: *Libro de Resúmenes, XI Congreso Mexicano de Botánica*, p. 401, Oaxtepec.
- Riba, R. (1998) Pteridofitas mexicanas: distribución y endemismo. En: *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución* (eds. Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa). pp. 369-384, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Richards, P. W. (1996) *The Tropical Rain Forest*. 2ª ed. Cambridge University Press. Cambridge.
- Rincón, A. y J. Meave (1998) Estructura y composición florística de algunas comunidades de vegetación húmeda de montaña de la región de Santa Cruz Tepetotutla, Sierra Norte de Oaxaca. En: *Libro de Resúmenes, VII Congreso Latinoamericano de Botánica , XIV Congreso Mexicano de Botánica*, p. 98, México, D. F.
- Rodrigo Alvarez, L. (1997) *Geografía General del Estado de Oaxaca*. Carteles Editores, Oaxaca.
- Romero Romero, M. A. (1999) *Sucesión y Composición Florística en Acahuales Derivados de la Selva Húmeda de Montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Ruiz-Jiménez, C. A., J. Meave y J. L. Contreras-Jiménez (1999) El bosque mesófilo de de la región de Puerto Soledad (Oaxaca), México: análisis estructural. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 65: 23-38.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México D.F.
- Rzedowski, J. (1996) Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, 35: 25-44.
- Rzedowski, J. (1998) Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. En: *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución* (eds. Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa). pp.129-145, Instituto de Biología, Universidad

Nacional Autónoma de México. México, D.F.

- Rzedowski, J. y R. Palacios-Chávez (1977) El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca). Una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 36: 93-123.
- Salazar Chávez, G. (1993) Orquídeas. En: *Historia Natural del Parque Ecológico Estatal de Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México* (eds. Luna-Vega, I. y J. Llorente B.). pp. 251-258. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Saldaña Acosta, A. y E. J., Jardel P. (1991) Regeneración natural del estrato arbóreo en los bosques subtropicales de montaña en la Sierra de Manantlán, México: estudios preliminares. *Biotam*, 3: 36-50.
- Santiago P., A. L. y E. J. Jardel P. (1993) Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. *Biotam*, 5: 13-26.
- SERBO [Sociedad para el Estudio de los Recursos Bióticos de Oaxaca A. C.] (1998) Etnobiología aplicada a la biodiversidad y al desarrollo de la comunidad zapoteca de San Miguel Tiltepec, Ixtlán, Oaxaca. Informe interno.
- Solis-Magallanes, J. A. (1990) Observaciones sobre la fenología de un bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán, Jalisco. En: *Libro de Resúmenes, XI Congreso Mexicano de Botánica*, p. 224, Oaxtepec.
- Sosa, V. y A. Gómez-Pompa, eds. (1977-1998) *Flora de Veracruz*. Instituto de Ecología A.C. y University of California at Riverside, Xalapa.
- Stadtmüller, T. (1987) *Los Bosques Nublados en el Trópico Húmedo*. Universidad de las Naciones Unidas. San José, Costa Rica.
- Standley, P. C. (1920) *Tree and Shrubs of Mexico*. Vol. 23. Washington Government Printing Office. Washington D.C.
- Standley, P. C., J. A. Steyermark y L. O. Williams, eds. (1946-1976) *Flora of Guatemala, Fieldiana: Botany*, 24 (1-12).
- Sugden, A. M. (1982) The vegetation of the Serranía de Macuira, Guajira, Colombia: a contrast of arid lowlands and an isolated cloud forest. *Journal of the Arnold Arboretum*, 63: 1-30.

- Tanner, E. V. J. (1977) Four montane rain forest of Jamaica: A quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. *Journal of Ecology*, 65: 883-918.
- Tejero Diez, D., R. Fragoso Ramírez, M. Torres Zuñiga y J. Castañeda Robles (1990) Notas sobre el bosque mesófilo de montaña del occidente del Estado de México. En: *Libro de Resúmenes, XI Congreso Mexicano de Botánica*, p.401, Oaxtepec.
- Turner, B. L. (1989) A new species of *Ageratina* (Asteraceae: Eupatorieae) from Chimalapa, Oaxaca, México. *Phytologia*, 67: 400-402.
- Van der Werff, H. (1988) Eight new species and one new combination of neotropical Lauraceae. *Annales of the Missouri Botanical Garden*, 75: 402-419.
- Vázquez-García, J. A. (1995) Cloud forest archipelagos: preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. Hamilton, L. S., J. O. Juvik y F. N. Scatena). pp. 125-137. Springer-Verlag, Nueva York.
- Vázquez G., J. A. y T. J. Givnish (1998) Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, 86: 999-1020.
- Vázquez Torres, M. (1991) Flora Vasculare y Diversidad de Especies Arbóreas del Dosel Superior (en una Muestra de Selva Alta Sobre Sustrato Cárstico en la Zona de Uxpanapa). Universidad Veracruzana, Xalapa.
- Velázquez Rosas, N. (1997) *Características Foliare de los Árboles de Bosques Húmedos de Montaña en la Región de la Chinantla, Sierra Norte de Oaxaca*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Vogelmann, H.W. (1973) Fog precipitation in the cloud forest of eastern Mexico. *BioScience*, 23: 96-100.
- Waide, R. B., J. K. Zimmerman y F. N. Scatena (1998) Controls of primary productivity: lessons from the Luquillo mountains in Puerto Rico. *Ecology*, 79: 31-37.
- Watling, D. y A. N. Gillison, (1995) Endangered species in low elevation cloud forest

- on Gau Island, Fiji. En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. Hamilton, L. S., J. O. Juvik y F. N. Scatena). pp. 333-342. Springer-Verlag, Nueva York
- Weaver, P. L. y P. G. Murphy (1990) Forest structure and productivity in Puerto Rico's Luquillo Mountains. *Biotropica*, 22: 69-82.
- Webster, G. L. (1995) The panorama of Neotropical cloud forests. En: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Forests* (eds. Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. L. Lutein). pp. 103-126. The New York Botanical Garden Press. Nueva York.
- Whitmore, T. C. (1984) *Tropical Rain Forests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford.
- Whittaker, R. H. (1975) *Communities and Ecosystems*. Macmillan, Nueva York.
- Williams-Linera, G. (1991) Nota sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en los alrededores del campamento "El Triunfo", Chiapas. *Acta Botánica Mexicana*, 13: 1-7.
- Williams-Linera, G., I. Pérez-García y J. Tolomé (1996) El bosque mesófilo de montaña y un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México. *La Ciencia y el Hombre*, 23: 149-161.
- Young, K. R. (1995) Biogeographical paradigms useful for the study of tropical montane forests and their biota. En: *Biodiversity and conservation of neotropical forests* (eds. Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. L. Lutein). pp. 79-87. The New York Botanical Garden Press. Nueva York.
- Zarnudio, S. y R. Fernández (1990) El bosque mesófilo de montaña en el estado de Querétaro. En: *Libro de Resúmenes, XI Congreso Mexicano de Botánica*, p. 365, Oaxtepec.
- Zar, J. H. (1984) *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey.
- Zuñil, H. A. y E. W. Lathrop (1975) The structure and climate of a tropical montane forest and an associated pine-oak-liquidambar forest in the northern highlands of Chiapas, Mexico. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 46: 73-118

## APÉNDICE 1

Listado florístico de plantas del bosque mesófilo de montaña de San Miguel Tiltepec, Oaxaca, ordenadas de acuerdo a la clasificación de Cronquist (1981). Las plantas con un asterisco fueron medidas en el muestreo realizado en una parcela de 1 ha. Las formas de vida son: A: árbol, B: arbusto, E: epífitas, H: hierba, HE: hemiepífita, T: trepadora.

	FORMA DE VIDA
<b>LYCOPODIOPHYTA</b>	
LYCOPODIACEAE	
<i>Lycopodium linifolium</i> L.	E
<i>Lycopodium taxifolium</i> Sw.	E
<b>POLYPODIOPHYTA</b>	
CYATHEACEAE	
<i>Cyathea</i> sp.*	A
GLEICHENIACEAE	
<i>Sticherus underwoodianus</i> (Maxon) Nakai	H
GRAMMITIDACEAE	
<i>Cochlidium rostratum</i> (Hook.) Maxon ex C. Chr	E
<i>Melpomene leptostoma</i> (Feé) A.P. Sun & R.C. Moran	E
HYMENOPHYLLACEAE	
<i>Trichomanes lucens</i> Sw.	E
LOMARIOPSIDACEAE	
<i>Elaphoglossum</i> aff. <i>lepidopodium</i> Mickel	E
POLYPODIACEAE	
<i>Pleopeltis crassinervata</i> (Feé) T. Moore	E
<i>Polypodium loriceum</i> L.	E
VITTARIACEAE	
<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf.	E
<b>PINOPHYTA</b>	
CICADACEAE	
<i>Ceratozamia</i> aff. <i>mexicana</i> Brongn.	A

PINACEAE	
<i>Pinus chiapensis</i> (Mart.) Andersen *	A
<b>MAGNOLIOPHYTA</b>	
<b>MAGNOLIOPSIDA</b>	
ARALIACEAE	
<i>Dendropanax populifolius</i> (Marchal) A.C. Sm. *	A
<i>Dendropanax</i> aff. <i>arboreus</i> (L.) Decne. & Planch. *	A
CAPRIFOLIACEAE	
<i>Viburnum hartwegii</i> Benth. *	A
CELASTRACEAE	
<i>Celastrus vulcanicolus</i> Donn. Sm.	T
<i>Zinowiewia</i> aff. <i>integerrima</i> (Turcz.) Turcz. *	A
No determinada *	A
CLETHRACEAE	
<i>Clethra</i> aff. <i>mexicana</i> DC. *	A
CLUSIACEAE	
<i>Clusia guatemalensis</i> Hemsl. *	HE
<i>Clusia</i> sp.1 *	HE
<i>Clusia</i> sp.2	H
CUNONIACEAE	
<i>Weinmannia pinnata</i> L. *	A
CYRILLACEAE	
<i>Cyrilla racemiflora</i> L.	A
ERICACEAE	
<i>Befaria aestuans</i> L. *	A
<i>Cavendishia</i> sp.	HE
<i>Lyonia</i> sp. *	A
<i>Vaccinium</i> sp. *	B
No determinada *	HE
EUPHORBIACEAE	
<i>Alchornea</i> sp. *	A
HAMAMELIDACEAE	
<i>Liquidambar styraciflua</i> L. *	A

## LAURACEAE

<i>Beilschmiedia</i> sp. *	B
<i>Ocotea effusa</i> (Meisn.) Hemsl. *	A
<i>Ocotea psychotrioides</i> Kunth *	A
<i>Ocotea rubriflora</i> Mez *	B
<i>Ocotea</i> sp. nov. *	A
<i>Ocotea</i> sp. 1 *	A
<i>Ocotea</i> sp. 2 *	A
<i>Persea americana</i> Mill. *	B
<i>Persea</i> aff. <i>cinerascens</i> Blake *	B
<i>Persea</i> aff. <i>longipes</i> (Schltdl.) Meisn. *	B

## MELASTOMATACEAE

<i>Miconia pinetorum</i> Naudin *	B
<i>Miconia glaberrima</i> (Schltdl.) Naudin *	B
<i>Miconia liebmannii</i> Cogn. *	B
<i>Miconia lonchophylla</i> Naudin *	B

## MONIMIACEAE

<i>Mollinedia oaxacana</i> Lorence *	B
<i>Mollinedia viridiflora</i> Tul.	B

## MORACEAE

<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	A
--	---

## MYRSINACEAE

<i>Myrsine juergensenii</i> (Mez) Lundell *	A
<i>Parathesis tenuis</i> Standl.	B

## MYRTACEAE

<i>Calyptranthes schiedeana</i> O. Berg *	B
<i>Eugenia</i> aff. <i>xalapensis</i> (Kunth) DC. *	B

## OLEACEAE

<i>Osmanthus mexicanus</i> Lundell *	A
--------------------------------------	---

## ONAGRACEAE

<i>Fuchsia arborescens</i> Sims.	A
----------------------------------	---

## PIPERACEAE

<i>Piper</i> aff. <i>amalago</i> L.	B
<i>Piper amalago</i> L.	E
<i>Peperomia</i> cf. <i>collocata</i> Trel.	E
<i>Peperomia deppeana</i> Schltdl & Cham.	E
<i>Peperomia obtusifolia</i> (L.) A. Dietr.	E, H
<i>Peperomia peltolimba</i> C. DC. ex Trel.	E
<i>Peperomia quadrifolia</i> (L.) Kunth	E



ROSACEAE		
	<i>Prunus</i> sp.*	A
RUBIACEAE		
	No determinada*	A
	No determinada	B
	No determinada	H
RUTACEAE		
	<i>Zanthoxylum melanostictum</i> Schltld. & Cham.*	A
	<i>Zanthoxylum</i> sp.	A
SAPINDACEAE		
	<i>Matayba</i> sp.*	A
SAXIFRAGACEAE		
	<i>Phyllonoma laticuspis</i> (Turcz.) Engl.*	B
STYRACACEAE		
	<i>Styrax warscewiczii</i> Perlains*	B
SYMPLOCACEAE		
	<i>Symplocos verrucosa</i> L.O. Williams*	B
THEACEAE		
	<i>Cleyera</i> sp.*	A
	<i>Symplococarpon purpusii</i> (Brandege) Kobuski*	A
	<i>Ternstroemia</i> aff. <i>sylvatica</i> Schltld. & Cham.*	A
	No determinada*	A
TICODENDRACEAE		
	<i>Ticodendron incognitum</i> Gómez-Laur. & L.D.Gómez *	A
VITACEAE		
	<i>Cissus</i> sp.	E
WINTERACEAE		
	<i>Drimys granadensis</i> L. f.*	A
<b>LILIOPSIDA</b>		
ARACEAE		
	<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	E
	<i>Anthurium</i> sp.	E

ARECACEAE	
<i>Chamaedorea</i> sp.1	H
<i>Chamaedorea</i> sp.2	H
BROMELIACEAE	
<i>Greigia oaxacana</i> L.B. Sm.	H
No determinada	E
GRAMINEAE	
No determinada	H
LILIACEAE	
<i>Maianthemum paniculatum</i> (M. Martens & Galeotti) La Frankie	H
ORCHIDACEAE	
<i>Dichaea suaveolens</i> Kraenzl.	E
<i>Elleanthus cynarocephalus</i> (Rchb. f.) Rchb. f.	E
<i>Epidendrum isomerum</i> Schltr.	E
<i>Epidendrum mixtum</i> Schltr.	E
<i>Lepanthes erythroxantha</i> Salazar & Soto Arenas	E
<i>Lepanthes galeottiana</i> Salazar & Soto Arenas	E
<i>Pleurothallis cardiothallis</i> Rchb. f.	E
SMILACACEAE	
<i>Smilax domingensis</i> Willd.	T
<i>Smilax</i> sp.	T