



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
BIOLOGÍA

REINTRODUCCIÓN DE PLÁNTULAS DE DOS
ESPECIES ARBÓREAS EN SITIOS DEGRADADOS
DEL BOSQUE MESÓFILO EN EL NORTE DE
CHIAPAS, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I O L O G A
P R E S E N T A
LILIANA ESTELA MASCARÚA LÓPEZ



DIRECTOR: M^{tro} en C. NEPTALI RAMÍREZ MARCIAL

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCI

202984
2000



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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:

Reintroducción de plántulas de dos especies arbóreas en sitios degradados del bosque mesófilo en el norte de Chiapas, México.

realizado por Liliana Estela Mascarúa López

con número de cuenta 9134546-8 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de tesis
Propietario

M. en C. Neptali Ramírez Marcial

Propietario

Dra. María del Pilar Huante Pérez

Propietario

M en C. María Esther Sánchez Coronado

Suplente

Dr Juan Emmanuel Rincón Saucedo

Suplente

M. en C Susana Valencia Avalos

Consejo Departamental de Biología

Edna M. Suárez Díaz
 Dra. Edna María Suárez Díaz

Con todo amor y respeto dedico esta tesis
a mi familia:

A mis padres Lilia y Miguel
porque gracias a ellos estoy y he llegado hasta aquí,

a mis hermanos Miguel y Luis
por su cariño y comprensión,

a Jorge
por todo lo que hemos compartido juntos.

Gracias por su presencia, fe y apoyo constantes

AGRADECIMIENTOS

Me es grato mencionar a todas las personas que de una u otra forma contribuyeron para que este trabajo lo llevara a cabo exitosamente.

Quiero agradecer especialmente al M. en C. Neptalí Ramírez-Marcial por haber dirigido esta tesis; por todo el tiempo dedicado, así como por su paciencia y apoyo constantes.

Al Dr Mario González-Espinosa y todo su equipo de trabajo por permitirme iniciar mi formación profesional como bióloga dentro del proyecto "Uso sustentable, conservación y restauración de bosques nativos del sureste de México y la parte centro-sur de Chile" (06-25-433-NO82 SUCRE).

Al Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) a través del cual recibí una beca del proyecto SUCRE financiado por la Comisión Económica Europea.

A mis compañeros y amigos de trabajo, J. Luis López, Manuel de Jesús Gutiérrez, Luis Gasca, Fausto Bolom Tón, Alfonso Martínez Luna, Miguel Martínez Icó, Carmelino Santíz, Don Mario Guillén Bautista y Fabiola López Barrera, con quienes compartí varios momentos y me brindaron desinteresadamente su apoyo tanto en el trabajo de campo como en el de gabinete

A la comunidad de La Tejería, Rincón Chamula del municipio de Pueblo Nuevo Solistahuacán por permitirnos establecer las parcelas de trabajo en sus terrenos así como por su ayuda y disposición durante el trabajo de campo.

Al personal del Colegio Lindavista quienes nos proporcionaron los datos de precipitación registrados para la zona.

A todo el personal de ECOSUR en especial a la gente de la biblioteca por ayudar y permitirme la consulta del material bibliográfico.

A mis amigos Zuly, Iván, Lety, Korina, Oscar, Aarón y en especial a Claudia y Ulises, por la amistad que me han ofrecido y estar cerca de mí aún en la lejanía.

A Margarita, Andrea y Laura por enseñarme cosas tan bonitas y ser además de mis amigas mi familia durante el tiempo que vivimos juntas.

A mis sinodales, M. en C. Ma. Esther Sánchez Coronado, Dra. Pilar Huante Pérez, M en C Susana Valencia Avalos y Dr Emmanuel Rincón, que dedicaron parte de su tiempo al revisar, criticar y sugerir útiles comentarios a mi trabajo.

A todos aquellos (mi familia y no familia) que estuvieron tan cerca en esta fase de mi vida y que me ayudaron con su presencia física, moral y espiritual

Agradezco nuevamente a mis padres, a mis hermanos y a Jorge, por brindarme su amor, confianza y respaldo que han sido y fueron determinantes durante mi vida y para este trabajo.

CONTENIDO

1. RESUMEN	1
2. INTRODUCCION	2
3. ANTECEDENTES	4
3.1. Importancia del bosque mesófilo de montaña (BMM)	4
3.2. Causas actuales de la deforestación del BMM	5
3.3. La sucesión ecológica	6
3.4. Mecanismos de la sucesión vegetal secundaria	8
3.5. Clasificación sucesional de especies	9
3.6. Cambios en la estructura y composición florística del bosque durante la sucesión	11
3.7. Relación entre los factores bióticos y abióticos y el establecimiento de especies arbóreas en sitios perturbados	12
3.8. Efecto de la cubierta herbácea en el establecimiento de especies arbóreas	13
3.9. Conservación y restauración de bosques	15
4. OBJETIVOS	17
5. HIPOTESIS	18
6. MATERIALES Y METODOS	19
6.1. Región de estudio	19
6.2. Descripción del área de estudio	19
6.3. Elección de los sitios de estudio	23
6.4. Descripción botánica de las especies estudiadas	24

6.5. Métodos	26
6.5.1. Muestreo de la cubierta herbácea	26
6.5.2. Material vegetal experimental	27
6.5.3. Diseño experimental	28
6.5.4. Trasplante de plántulas	31
6.5.5. Variables ambientales	31
6.6. Variables de respuesta	32
6.6.1. Supervivencia	32
6.6.2. Crecimiento	33
6.6.3. Proporciones (PC) y tasas relativas (TRC) de crecimiento	33
6.6.4. Índices de desarrollo	34
6.7. Análisis de la información	34
7. RESULTADOS	36
7.1. Composición florística de herbáceas	36
7.2. Variables de respuesta	39
7.2.1. Supervivencia de plántulas	39
7.2.2. Causas de muerte de las plántulas	42
7.2.3. Crecimiento	42
7.2.4. Proporciones y tasas relativas de crecimiento	47
7.2.5. Índices de desarrollo	50
7.3. Variables ambientales	52
7.3.1. Temperatura	52
7.3.2. Radiación fotosintéticamente activa	52
7.3.3. Humedad del suelo	55

8. DISCUSION	57
8.1. Composición florística de la cubierta herbácea	57
8.2. Efecto de las herbáceas en el establecimiento de árboles	58
8.3. Variables de respuesta	59
8.3.1. Supervivencia	59
8.3.2. Crecimiento	61
8.3.3. Proporciones y tasas relativas de crecimiento	63
8.3.4. Índice de desarrollo	64
8.4. Variables ambientales	65
8.5. Restauración y conservación de comunidades forestales	67
9. CONCLUSIONES	70
10. LITERATURA CITADA	71
11. APENDICES	88

1. RESUMEN

Se evaluó el crecimiento y supervivencia de plántulas de 8 meses de edad en 384 individuos de *Pinus strobus* var. *chiapensis* y 187 de *Alnus acuminata* ssp. *arguta* bajo dos condiciones (exclusión y presencia de pastoreo) y dos tratamientos (presencia y ausencia de hierbas) dentro de dos sitios con vegetación secundaria derivada del bosque mesófilo de montaña en el municipio de Pueblo Nuevo Solistahuacán, Chiapas. En cada individuo se evaluó mensualmente, por un periodo de ocho meses, su supervivencia, altura total, diámetro del tallo, cobertura del follaje y número de hojas (solo para *A. acuminata*). Los resultados obtenidos muestran que la supervivencia de *P. chiapensis* fue significativamente menor que *A. acuminata* para cualquier tratamiento. En el caso de *P. chiapensis* la mayor supervivencia se registró en los sitios sin pastoreo en los cuales estaba presente la cubierta herbácea (12.5 %); mientras que bajo pastoreo la supervivencia se redujo considerablemente (3 %), sin encontrarse un efecto significativo de la cobertura de hierbas. Para *A. acuminata*, la mayor supervivencia se registró en ambas condiciones (CE y SE) pero con presencia de hierbas (49 % y 48 %, respectivamente). Se aplicó la prueba estadística de MANOVA y se encontró que el crecimiento de las plántulas de *A. acuminata* fue significativamente mayor ($p < 0.001$) en la condición abierta al pastoreo para las cuatro variables consideradas. En *P. chiapensis* la exclusión al pastoreo favoreció el incremento en la cobertura; mientras que el efecto de las hierbas fue significativo únicamente para el incremento del diámetro ($p < 0.001$). Los resultados, aún preliminares, sugieren que la edad de las plántulas de *P. chiapensis* parece haber afectado el éxito de establecimiento, mientras que para *A. acuminata* se confirma su mayor habilidad de establecimiento y tolerancia a cualquier edad bajo condiciones de perturbación intensa, por lo que se sugiere su empleo para fines de restauración de áreas degradadas en la zona.

2. INTRODUCCION

En nuestro país, así como en otras regiones del mundo, la fragmentación de los bosques ha sido el resultado de las distintas actividades productivas continuas e intensivas como la agricultura, ganadería y los aprovechamientos forestales. Las consecuencias de la fragmentación se manifiestan en diversas modificaciones en el entorno físico y biológico del bosque, tanto a nivel local como a nivel regional que con el tiempo han determinado la viabilidad y persistencia de la biodiversidad regional. Para numerosas especies de plantas la reducción de la extensión original de los bosques a pequeñas áreas aisladas unas de otras ("fragmentación forestal", Gibson *et al.* 1988; Saunders *et al.* 1991) reduce el tamaño efectivo de sus poblaciones y altera los eventos de dispersión y reproducción que determinan la regeneración, así como la potencialidad de invasión en sitios que han sido perturbados (Bierregaard *et al.* 1992; González-Espinosa *et al.* 1995a). Las perturbaciones humanas tales como el pastoreo, la agricultura y la extracción de leña, pueden mantener, bajo ciertos límites de intensidad del disturbio, un proceso local de regeneración continua y remplazo de unas especies por otras. En este proceso dinámico se espera que ocurran diversas interacciones (p. ej. competencia intra e interespecífica entre plantas pioneras y especies de fases tardías) en función de los diversos atributos morfológicos y fisiológicos de las plantas que dan sentido al cambio sucesional en el tiempo. En general, la complejidad del proceso de sucesión secundaria depende en gran parte de los diferentes patrones y prácticas de uso del suelo a través del tiempo y del espacio.

En la región de las montañas del Norte de Chiapas, así como en otras regiones montañosas húmedas y subhúmedas del país, la alteración de la estructura y composición del bosque se ha atribuido a los diversos patrones de uso del suelo por los pobladores locales. La vegetación de esta región, originalmente descrita como bosque mesófilo de montaña (p. ej. Breedlove 1981; Bubb 1991; Challenger 1998) actualmente ha sufrido severos cambios en el patrón de uso del suelo. Grandes extensiones de bosque se han transformado en áreas con vegetación secundaria que incluyen bosques de pino-encino-liquidambar, bosques de pino-encino y bosques de pino (Zuill y Lathrop 1975, González-Espinosa *et al.* 1991, 1995b). Los remanentes de bosque mesófilo presentan variación local en estructura y composición como resultado de la presión diferencial a la que han estado sometidos (Ramírez-Marcial *et al.* 1998). Normalmente estos remanentes de bosque están

rodeados de campos de cultivo (maíz, frijol, calabaza) y áreas destinadas para la ganadería (Trujillo y Guadarrama 1994, Cavelier y Tobler 1998, González-Espinosa *et al.* 1998). La creciente demanda de zonas destinadas para la agricultura y ganadería ha provocado una disminución del tiempo de descanso de la tierra anteriormente prolongado bajo el sistema tradicional de roza-tumba-quema. Lo anterior ha tenido, entre otros efectos, un incremento en la densidad de especies arvenses (Ramírez-Marcial *et al.* 1992; Pool-Novelo 1997), la pérdida en la capacidad de restauración de la fertilidad de los suelos (Alvarez-Solís y León-Martínez 1997) y consecuencias directas sobre el abatimiento de la producción agrícola (Parra-Vázquez y Díaz-Hernández 1997)

A nivel nacional, las zonas ocupadas originalmente por bosques mesófilos de montaña han quedado reducidas hasta 50 % (Bubb 1991, Challenger 1998). Aunque no se ha documentado suficientemente el efecto de los incendios forestales, que se han sido cada vez más frecuentes en estas comunidades, han acelerado la tasa de alteración de la estructura y composición del bosque mesófilo en la zona.

Es de suma importancia conocer las consecuencias que las diferentes actividades productivas en conjunto con algunas condiciones microambientales tienen sobre los procesos de regeneración de especies arbóreas, con la finalidad de restaurar aquellos hábitats modificados por el hombre y respaldar así la protección, uso y manejo de las distintas etapas sucesionales del bosque mesófilo que alguna vez los caracterizaron.

Por ello, la finalidad de esta tesis es medir el éxito de establecimiento inicial de plántulas de dos especies reintroducidas en áreas bajo distintos patrones de intervención del bosque. En particular se eligió a *Pinus strobus* var. *chiapensis* y *Alnus acuminata* ssp. *arguta* por considerarse especies de rápido crecimiento y capaces de tolerar altos niveles de disturbio. Esta información, aunque aún parcial servirá de sustento para los siguientes planes de restauración con múltiples especies previstas para la zona

3. ANTECEDENTES

3.1. Importancia del bosque mesófilo de montaña (BMM)

En México, el BMM se localiza en las partes medias de las cadenas montañosas (entre 600-2500 m), ocupando sitios restringidos (cañadas, laderas protegidas, etc.) en los que prevalece un clima fresco con una humedad relativa del ambiente alta (Rzedowski 1978; Toledo y Ordóñez 1993, Challenger 1998). Este tipo de vegetación que cubre entre 0.5 - 1 % del territorio nacional se distribuye en una franja angosta desde el sur de Tamaulipas, sureste de Nuevo León y San Luis Potosí a lo largo de la Sierra Madre Oriental, hasta el centro de Veracruz y también en la sierra Norte de Oaxaca. En Chiapas está representado por varios manchones de distintos tamaños en la Sierra Madre y en las montañas del centro y norte del estado (Rzedowski 1996; Challenger 1998)

A pesar de la pequeña área que ocupa, se reconoce al BMM como una formación fitoclimática y biogeográfica bien definida y como el tipo de vegetación más diverso en nuestro país desde el punto de vista biológico (Rzedowski 1996; Challenger 1998). Constituye florísticamente la zona más rica de México por unidad de área (Toledo y Ordóñez 1993; Rzedowski 1996; Challenger 1998) e incluye elementos florísticos tanto meridionales (p. ej. *Weinmannia*, *Nectandra*, *Fuchsia*, *Oreopanax*) como boreales (p. ej. *Pinus*, *Quercus*, *Alnus*, *Liquidambar*). En el área de su distribución se han reconocido al menos 2500 especies de plantas vasculares que crecen preferente o exclusivamente en este tipo de vegetación (Breedlove 1981, Rzedowski 1996). El BMM es también importante por el alto número de endemismos de especies de mamíferos, anfibios, reptiles y mariposas (Toledo y Ordóñez 1993)

Aunado a su diversidad, el BMM mantiene características microclimáticas específicas tales como un elevado contenido de materia orgánica en sus suelos y una biomasa vegetal considerable, que junto con su capacidad de retención del suelo reducen en gran medida la erosión en sitios donde la topografía es muy accidentada (Challenger 1998).

El BMM es también una fuente importante de bienes y servicios para las poblaciones humanas asentadas dentro y fuera de los sitios cercanos a los bosques maduros pero que a

la vez originan el disturbio de dichas comunidades. Así por ejemplo, el BMM juega un papel importante desde el punto de vista hidrológico, ya que los árboles ahí presentes tienen la capacidad de filtrar el agua en forma de lluvia al suelo para formar mantos acuíferos. Este tipo de ecosistema surte también recursos maderables que son utilizados principalmente como combustible (leña y carbón) y como material de construcción. Además de los productos maderables, proporciona medicamentos extraídos de hojas, cortezas, frutos y raíces de diferentes plantas resaltando las orquídeas, bromelias y helechos (Jardel 1986; Saldaña-Acosta y Jardel 1991; Hamilton *et al.* 1995, Challenger 1998) pero que de una u otra forma al extraerlos se da lugar a la perturbación de este ecosistema

3.2. Causas actuales de la deforestación del BMM

A lo largo de las montañas del norte de Chiapas el patrón común de uso del suelo agrícola y pecuario, se manifiesta en una cada vez mayor cantidad de pequeños fragmentos remanentes de BMM. Aunque no existen datos actualizados, al menos a nivel del estado, un factor adicional que ha acelerado la tasa de deforestación del BMM ha sido el establecimiento de plantaciones de café en las zonas intermedias y el cultivo de estupefacientes en las partes más elevadas e inaccesibles (N. Ramírez-Marcial, comunicación personal).

A nivel nacional, de acuerdo con lo reportado por Toledo y Ordóñez (1993) y Flores-Villela y Gerez (1994), hasta 1992 la superficie del BMM estaba representada por más del 60% de cubierta forestal, 22% del área total destinada a la agricultura, 8% a la ganadería y el resto sin ningún tipo de cubierta vegetal, lo cual indicaba ya la alta presión ejercida por las diferentes actividades productivas. Flores-Villela y Gerez (1994) documentan que la reducción ha sido de un 14.4 % junto con el bosque de encino. Las áreas más conservadas de estos ecosistemas se localizan en las zonas elevadas e inaccesibles, las cuales presentan todavía gran parte de la diversidad florística regional (Breedlove 1981; Trujillo y Guadarrama 1994, Kok *et al.* 1995; Challenger 1998)

La vegetación del BMM (como zona ecológica) fue ignorada hasta 1980, cuando se dieron a conocer los primeros informes de su destrucción. Hasta entonces solamente se habían realizado algunos estudios sobre la descripción de su flora y fauna (p. ej. Miranda

1952, Carlson 1954; Rzedowski 1978); posteriormente se han realizado varios estudios acerca de la clasificación de su cubierta vegetal y composición florística; además de plantear hipótesis de sus relaciones fitogeográficas (Stadtmuller 1987, Williams-Linera 1991; Quintana-Ascencio y González-Espinosa 1993; Rzedowski 1996). Por otro lado, los estudios que relacionan algunos procesos ecológicos como la sucesión secundaria han sido más limitados (González-Espinosa *et al.* 1991; Saldaña-Acosta y Jardel 1991; Williams-Linera 1993, Ramírez-Marcial *et al.* 1998). Cabe destacar también que en nuestro país la información acerca de la estructura, dinámica y regeneración, así como la respuesta a las perturbaciones (fuego, tala, pastoreo, etc.) de la vegetación secundaria derivada de los diferentes tipos del BMM es escasa y no se ha estudiado profundamente

Desde una perspectiva del desarrollo sucesional, las relaciones florísticas entre las distintas comunidades del BMM varían localmente en función de la dependencia del nivel e intensidad de las perturbaciones (Saldaña-Acosta y Jardel 1991; Jardel *et al.* 1993; Challenger 1998). La recuperación de la estructura y composición de un bosque que es continuamente alterado por actividades humanas tiende a ser un evento sumamente lento y normalmente puede ser irreversible. González-Espinosa *et al.* (1991; 1992) han reportado que existe un reemplazo de bosques húmedos maduros por bosques más secos dominados por pinos.

En algunas regiones los bosques de pino constituyen ya asociaciones secundarias que pueden ser altamente variables dependiendo de la localidad y de la cercanía a fuentes potenciales de propágulos de las especies típicas de los hábitats primarios (Whitney y Foster 1988; Saldaña-Acosta y Jardel 1991; Dzwonko 1993). Este tipo de bosques se presentan en muchos casos como el tipo de vegetación dominante, lo que trae como consecuencia una reducción considerable de la diversidad florística característica de los bosques húmedos (González-Espinosa *et al.* 1995a; 1997). Esta gran heterogeneidad florística local tiene relevancia en términos de conservación de especies a nivel regional

3.3. La sucesión ecológica

El término sucesión vegetal es utilizado para describir varios tipos de cambios continuos en la vegetación, tanto en la composición y abundancia de especies (reemplazos

individuales o de asociaciones vegetales) así como en su diversidad fisonómica, debidos a perturbaciones naturales o antrópicas que modifican la estructura y función de la comunidad vegetal (Horn 1974; Connell y Slatyer 1977, Ashby 1987; Pickett *et al.* 1987). Estos cambios se presentan en un tiempo y espacio determinados y tienen relaciones complejas entre el ambiente biótico y físico, donde las condiciones climáticas permanecen constantes (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974; Connell y Slatyer 1977, Finegan 1984, Pickett *et al.* 1987). Durante mucho tiempo se manejó que estos cambios conllevaban a una etapa estable denominada "clímax" (Clements 1916). En la actualidad ha prevalecido la idea de que esta etapa está determinada por la dominancia fisonómica secuencial de varias especies con diferentes historias de vida, tasas de crecimiento y tamaños en su madurez (Finegan 1984, Glenn-Lewin *et al.* 1992) Por esto en el ámbito ecológico se mencionan como clásicas dos escuelas antagónicas; la visión del cambio sucesional con cambios individuales (tasas de supervivencia, competencia por espacio, luz, nutrimentos, entre otros) tal y como fuera planteada por Gleason (1917) y la de los cambios a nivel de la comunidad (cambios en la diversidad y composición florística) según Clements (1916)

Así también, según lo planteó Egler (1954), la sucesión secundaria como proceso general es muy heterogéneo y dinámico, ya que depende además de la composición y estructura vegetal del sitio, del banco de semillas y de las condiciones ambientales. Según este autor, todas las especies que participan en la sucesión secundaria se establecen al inicio o bien poco después de ocurrido un evento de perturbación en un sitio anteriormente no perturbado (Spurr y Barnes 1982; Brown y Southwood 1987). En la actualidad, se puede afirmar que todos estos cambios determinan el rumbo de la sucesión en mayor o menor grado, debido a las interacciones en todos los niveles tróficos (Ashby 1987) y a lo largo de diferentes gradientes de productividad (Campbell *et al.* 1991).

Cabe señalar que no necesariamente todos los procesos de sucesión conllevan al tipo de vegetación inicial, ya que esto depende del clima y de la periodicidad del disturbio (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974; Clüsener Godt y Hadley 1993; Bazzaz 1996) que se haya presentado en el sitio. La nueva concepción del cambio sucesional entonces se ha "modernizado", incorporando atributos y características de las distintas visiones y hoy en día es ampliamente aceptada la visión optimista de que los cambios sucesionales son perfectamente predecibles a partir del conocimiento de la abundancia de una especie o

grupos de ellas en un sitio recientemente perturbado, de sus síndromes de dispersión, patrones de reclutamiento y crecimiento, relaciones competitivas y en las tendencias generales de los factores ambientales críticos (p. ej. Pickett y Ostfeld 1995, Bazzaz 1996)

3.4. Mecanismos de la sucesión vegetal secundaria

Dentro de una comunidad las especies que ahí coexisten mantienen complejas interacciones con los factores bióticos y abióticos de ese ambiente. Estas interacciones han sido fundamentales para proponer los mecanismos de reemplazo de especies en una comunidad determinada.

En general, se han reconocido tres mecanismos (modelos de la sucesión) que intentan unificar los criterios para entender el curso de la sucesión vegetal después de una perturbación, asumiendo empíricamente que no existirán cambios significativos en el ambiente abiótico. Sin embargo, es necesario realizar una serie de estudios experimentales que determinen la forma en que estos mecanismos actúan sobre diferentes organismos.

Después de un proceso de perturbación, las especies que se establecen al inicio de la sucesión pueden tener efectos positivos (modelo de facilitación), efectos negativos (modelo de inhibición) o bien poco efecto (modelo de tolerancia). Connell y Slatyer (1977) establecieron que durante el proceso de sucesión, las especies que aparecen primero poseen características como una elevada capacidad de colonización, mediante la producción de una gran cantidad de propágulos con una alta habilidad de dispersión y permanencia en estado de latencia (banco de semillas). Estas especies germinan y se establecen en sitios abiertos donde crecerán rápidamente. A estas especies se les ha denominado "pioneras" (Finegan 1984), las cuales modifican las características ambientales para dar paso a otras especies capaces de establecerse bajo estas nuevas condiciones.

El mecanismo de facilitación hace referencia a aquellas especies que son capaces de modificar el ambiente por lo que permiten la colonización de otras especies, disminuyendo el estrés ambiental y/o incrementando la disponibilidad de recursos y haciéndolo más accesible para las especies que se establecerán posteriormente, no así para ellas mismas (Pickett *et al.* 1987). Este mecanismo ha sido observado en numerosos estudios de campo (p. ej. van Auken y Bush 1991; Callaway 1995) que confirman el papel de una especie o

grupos de ellas para favorecer el establecimiento de otras.

En el mecanismo de tolerancia, las modificaciones al ambiente provocadas por las primeras especies colonizadoras no incrementan ni reducen los intervalos de reclutamiento y crecimiento de las especies tardías; es decir, la secuencia de aparición de cada especie está determinada únicamente por las "características de su historia de vida junto con su capacidad adaptativa" (Pickett *et al.* 1987). Por lo tanto, cada especie sobrevive y crece a pesar de la presencia de otras especies ya establecidas, compitiendo y resistiendo a condiciones ambientales cambiantes y reemplazando a aquellas especies menos tolerantes (Horn 1974, Bazzaz 1996)

Por otro lado, el modelo de inhibición propone que una vez establecidas las especies colonizadoras, tienen la capacidad de inhibir la invasión de subsecuentes especies o bien suprimir el crecimiento de las ya establecidas, ya sea por la limitación de nutrientes, por disminución de luz, o por sustancias químicas inhibitorias (Pickett *et al.* 1987) Las especies tardías solo pueden crecer o invadir poco después de que aquellas establecidas previamente pierden su dominancia por daño o muerte

Estos tres mecanismos de reemplazo, han sido criticados ampliamente por Pickett y White (1985) y por Pickett *et al.* (1987) quienes afirmaron que varios factores y mecanismos determinan la aparición y distribución de especies en el proceso de la sucesión; reconociendo además que el efecto de cada uno de estos mecanismos es sumamente complicado de evaluar bajo condiciones de campo. Otra dificultad que no se considera es la posibilidad de que una especie puede funcionar bajo más de un mecanismo, en función de sus características de historia de vida y de condiciones ambientales locales.

3.5. Clasificación sucesional de especies

Tomando en consideración las ideas de Tilman (1988) y Bazzaz (1996), durante todo el proceso general de la sucesión, podemos reconocer y agrupar tres tipos de especies características de cada etapa:

a) Especies pioneras, las cuales tienen la habilidad de llegar en primer lugar al nuevo sitio recién perturbado de acuerdo con sus altos potenciales de dispersión, o bien estar ya

presentes en el banco de semillas, antes de la perturbación. Las especies de este grupo se caracterizan por sus altas densidades de semillas generalmente pequeñas y en estado de latencia que germinan tan rápido como las condiciones se presenten para ello (remoción del suelo, incrementos en la temperatura y disponibilidad de luz). Estas especies son consideradas como oportunistas y explotadoras de los pocos recursos disponibles en ese momento y además requieren de altas cantidades de luz para poder germinar y establecerse, ya que sus plántulas son muy sensibles a la competencia intra e interespecífica (Brown y Southwood, 1987), por lo que requieren de la completa exposición a la luz para desarrollarse (Quintana-Ascencio y González-Espinosa, 1993).

Numerosas especies herbáceas de las familias Compositae, Gramineae y Labiatae, pertenecen a esta categoría de pioneras. Otras especies arbustivas comunes son *Baccharis vaccinioides*, *Rubus* spp., *Moninna xalapensis*, *Solanum* spp. y algunas especies arbóreas como *Alnus acuminata*, *Crataegus pubescens*, *Myrica cerifera*, *Prunus serotina*, *Buddleia* spp. y prácticamente todas las especies de *Pinus*; aunque en Chiapas se ha observado que *P. strobus* var. *chiapensis*, se incorpora poco tiempo después de la colonización inicial por otras especies arbóreas (González-Espinosa *et al.* 1991; 1997).

b) Especies intermedias, en su mayoría árboles y arbustos cuyas semillas son dispersadas principalmente por aves y mamíferos; se encuentran frecuentemente bajo el dosel forestal relativamente abierto. Presentan atributos transicionales entre etapas sucesionales tempranas y tardías, por lo que es posible observarlas a lo largo de un intervalo mayor de comunidades dentro del gradiente sucesional. Son especies cuyos requerimientos de nutrientes y luz son intermedios y alcanzan su máxima abundancia en etapas diferentes dependiendo del gradiente de luz y nutrientes. Dentro de esta etapa podemos encontrar rodales de varias especies del dosel como *Quercus* spp., *Liquidambar*, y numerosas especies del interior como *Cornus disciflora*, *Carpinus caroliniana*, *Oreopanax xalapensis*, *Ostrya virginiana*, *Rhamnus capreaefolia*, *Saurauia oreophilla* (Miranda 1952; González-Espinosa *et al.* 1991; 1997).

c) Las especies tardías, se caracterizan por poseer semillas grandes y de vida corta que no forman bancos de semillas pero mantienen grandes poblaciones de plántulas cuyo crecimiento puede detenerse por mucho tiempo. Este grupo de especies requiere micrositios

preferentemente húmedos y sombreados donde la disponibilidad de nutrientes es muy alta y son más sensibles a pequeños incrementos en la disponibilidad de luz y temperatura, respondiendo con altas tasas de crecimiento bajo pequeños claros formados en el dosel (Pickett y White 1985) Entre algunas especies arbóreas consideradas tardías se puede mencionar a *Clethra macrophylla*, *Magnolia sharpii*, *Rapanea juergensenii*, *Ternstroemia lineata*, arbustos como *Miconia hemenostigma*, *Ilex* spp. *Drimys granadensis*, *Persea* spp y herbáceas como *Hydrocotyle umbellata*, *Zeugites americana*, y numerosas especies de helechos (González-Espinosa *et al.* 1991; 1997).

3.6. Cambios en la estructura y composición florística del bosque durante la sucesión

Intuitivamente la invasión exitosa de especies arbóreas en un sitio perturbado requiere de una secuencia de eventos que van desde la dispersión de semillas, hasta la emergencia eventual de una plántula por arriba de la vegetación dominante de especies herbáceas y arbustivas.

Se ha documentado que la germinación y emergencia de las especies arbóreas representan una fase crítica durante la regeneración de un sitio (Augspurger 1984; Fenner 1987). Las condiciones óptimas para que estos eventos ocurran dependen de la fase sucesional y de la especie en particular (De Steven 1991a; b). El inicio de la recolonización y el establecimiento de algunas hierbas, arbustos y especies arbóreas pioneras presentes en el banco de semillas del suelo, pueden facilitar la dispersión y establecimiento de otras especies más exitosas de fases tardías de la sucesión, proporcionando condiciones microambientales favorables como disponibilidad de nutrientes, hábitat para fauna diversa y condiciones microclimáticas específicas (Spurr y Barnes 1982, Ramírez-Marcial *et al.* 1996). En este contexto las especies pioneras (principalmente herbáceas) son consideradas como oportunistas que explotan el ambiente en ausencia de competencia, mientras que las especies arbóreas son eficientes y conservadoras en el uso de sus recursos (Bazzaz 1996).

Durante el curso de la sucesión, los cambios florísticos que se presentan están determinados por las características y propiedades de las semillas de las especies que son dominantes en cada etapa del proceso, así como de sus formas de vida (Brown y

Southwood 1987, Fenner 1987). Los hábitats iniciales de la sucesión son relativamente pobres en diversidad de especies ya que solo unas cuantas están adaptadas al ambiente degradado. También los hábitats tardíos son relativamente pobres en diversidad de especies puesto que factores como la competencia intra e interespecífica y/o la alta especificidad de requerimientos ambientales pueden llevar a la eliminación local de algunas especies (Grime 1982; Bazzaz 1996) En contraste, los hábitats intermedios de la sucesión presentan un máximo de diversidad de especies porque se pueden encontrar especies pioneras adaptadas a máximas condiciones de luz junto con especies tardías adaptadas a la sombra (Bazzaz 1996) Esta alta diversidad en estados intermedios de la sucesión ha sido también relacionada con la intensidad y frecuencia de perturbaciones, bajo la hipótesis de la perturbación intermedia (Connell 1978). Bajo esta última perspectiva, el estudio de la sucesión cobra gran importancia para fines de manejo forestal en áreas montañosas del país (Jardel 1986; Jardel y Sánchez-Velásquez 1989, González-Espinosa *et al.* 1991, 1995a, 1998)

Así por ejemplo, en términos de conservación de la diversidad florística, se ha reportado que en sitios donde existe dominancia por pinos, que anteriormente estaban dominados por encinos, los cambios en la composición y estructura del bosque atribuidos a diferentes perturbaciones humanas traen como consecuencia una reducción considerable (casi de 50 %) de especies tardías y un incremento de las pioneras, principalmente herbáceas (González-Espinosa *et al.* 1992, 1995a; 1997; Galindo-Jaimes 1999)

3.7. Relación entre los factores bióticos y abióticos y el establecimiento de especies arbóreas en sitios perturbados

La acción humana (a través de perturbaciones como la tala, incendios, pastoreo, etc.) provoca cambios en el ambiente físico de cuya magnitud depende la capacidad del bosque para recuperar las condiciones similares a aquellas que prevalecían antes de la perturbación. La apertura de un claro dentro del bosque, tanto natural como inducido por el hombre origina un microclima con amplias fluctuaciones en la temperatura del aire y del suelo, poca sombra y humedad, cambios en el contenido de la materia orgánica y en la fertilidad del suelo que desfavorecen el establecimiento de las especies características del bosque

primario, favoreciendo en cambio a las especies secundarias (Jardel y Sánchez-Velásquez 1989, Bazzaz 1996) En este sentido, la clasificación de Grime (1982) acerca de los hábitats e historias de vida de las plantas sirve para resaltar el hecho de que pueden predecirse tanto el tipo de organismos así como el tipo de hábitat resultante de un sitio después de un disturbio, dependiendo de la intensidad de este en conjunto con la severidad de las condiciones ambientales resultantes del sitio. Collins y Good (1987) y van Auken y Bush (1991) documentan que una vez que han germinado las plántulas de las especies después de un evento de perturbación, su crecimiento y supervivencia estarán determinados por varios factores inherentes al sitio dónde se establecerán y a las características individuales de las especies; por lo que su capacidad de resistencia a los cambios bióticos y abióticos del ambiente, genera un proceso dinámico de regeneración (Spurr y Barnes 1982; Chiariello *et al.* 1989; Tilman 1990; Campbell *et al.* 1991).

De la misma forma, la resistencia o flexibilidad para la invasión de árboles, dependerá de todos aquellos factores que afecten la producción de semillas, la germinación y su posterior emergencia (Gill y Marks 1991; Hill *et al.* 1995) Por ejemplo, la regeneración de las especies arbóreas pioneras dependerá de los recursos que se presenten como resultado de la perturbación, asociada a factores climáticos, fisiográficos y bióticos (presencia de hierbas y arbustos), presencia de depredadores, patógenos, herbívoros y competidores (Spurr y Barnes 1982; Tilman 1990; Titus 1990; De Steven 1991a; Berkovitz *et al.* 1995, Ramírez-Marcial *et al.* 1996).

3.8. Efecto de la cubierta herbácea en el establecimiento de especies arbóreas

El impacto que puedan tener las comunidades de herbáceas en el establecimiento de especies arbóreas en el transcurso de la sucesión secundaria ha sido ampliamente descrito en diversos hábitats; por ejemplo en bosques templados de Norteamérica (Maguire y Forman 1983; Gordon y Rice 1993, Berkovitz *et al.* 1995, Miller *et al.* 1995; Öriander *et al.* 1996; Wagner *et al.* 1996, D'Antonio *et al.* 1998; Davis *et al.* 1998, Wagner y Radosovich 1998), en pastizales y matorrales (van Auken y Bush 1987, van Auken y Bush 1988, Bush y van Auken 1989, Gill y Marks 1991, van Auken y Bush 1991, Brown *et al.* 1998), sin que exista un consenso respecto a si favorece o desfavorece el establecimiento de

especies arbóreas. Existe evidencia de que diferentes especies de hierbas presentes en el suelo forestal compiten intensamente con plántulas de árboles a lo largo de un gradiente de recursos, ocasionando un efecto negativo en su crecimiento (Maguire y Forman 1983; van Auken y Bush 1988, Bush y van Auken 1989, Gill y Marks 1991; Berkovitz *et al.* 1995, Miller *et al.* 1995, Örlander *et al.* 1996; Wagner *et al.* 1996; Brown *et al.* 1998, Davis *et al.* 1998), mientras que incluso se ha demostrado más bien un efecto favorable para el establecimiento de plántulas (Callaway 1995)

Las evidencias que apoyan el efecto negativo de la interacción entre las herbáceas y plántulas de árboles han señalado que dicho efecto es por competencia a nivel de humedad y contenido de nutrimentos en el suelo, la cantidad de luz y el espacio que ambos grupos de especies comparten (Bush y van Auken 1989; Ratliff y Denton 1991; van Auken y Bush 1991; Vilà 1997; D'Antonio *et al.* 1998). Así por ejemplo, Örlander *et al.* (1996) respaldan la idea de que la competencia por nutrimentos juega un papel importante en las etapas iniciales del establecimiento de las plántulas, al observar que la eliminación de la vegetación circundante propició un incremento en el crecimiento de las plántulas ya establecidas Davis *et al.* (1998) encontraron que la competencia por luz en sitios húmedos y sombreados de un bosque templado en Norteamérica es más intensa que en sitios abiertos Nilsson y Örlander (1995) y Davis *et al.* (1998) afirman que la mortalidad durante la época seca es más alta en sitios abiertos por largo tiempo perturbados que en sitios recién aclareados. Una de las explicaciones a esto ha sido la observación de un incremento en la intensidad de competencia por espacio con la vegetación herbácea y no tanto por la disponibilidad de agua. Davis *et al.* (1998) documentan que 85 % de las plántulas expuestas a altas condiciones de sequía sobrevivieron cuando la competencia con la vegetación de hierbas se eliminó, por lo que afirman que la competencia puede reducir en gran medida la tasa de crecimiento de plántulas ya establecidas. Así, se esperaría que los factores que reducen la competencia deben incrementar el éxito de establecimiento de las plántulas, mientras que aquellos factores que incrementan la competencia deben reducir el éxito de este proceso (Davis *et al.* 1998).

El establecimiento de una plántula de cualquier especie arbórea dependerá de la presencia de una cubierta vegetal previa en función de sus requerimientos microambientales. Entre las características ambientales asociadas a la presencia de una

cubierta previa se pueden mencionar las siguientes. (1) reducción de la intensidad de radiación, que provoca simultáneamente, (2) una disminución en la temperatura del suelo y en la tasa de evapotranspiración, (3) protección contra depredadores y (4) retención de suelo, entre otros (Eldridge *et al.* 1991, Brown *et al.* 1998). Algunas especies requieren para el crecimiento y supervivencia de la presencia de otras especies que les proporcionen protección, sombra, humedad, mientras que existen otras en las cuales dicha presencia puede inhibir su crecimiento por un déficit en la disponibilidad de recursos (Davis *et al.* 1998) En el escenario anterior, se hace evidente la necesidad de que para cualquier programa de repoblación o restauración deben conocerse primero los requerimientos mínimos de las especies antes de intentar introducir las en los sitios de interés (Noland *et al.* 1998)

Para evaluar el efecto que pueda provocar la cubierta de hierbas en el crecimiento de plántulas, los indicadores directos de la supresión o disminución en el crecimiento por competencia pueden medirse directamente a través de una reducción en la acumulación de biomasa aérea y subterránea, reducción en el crecimiento diamétrico y reducción en la formación de meristemos terminales (Noland *et al.* 1995). A esta reducción en las tasas de crecimiento se asocia una disminución en la supervivencia de las plántulas (Brown y Southwood 1987; De Steven 1991b). Sin embargo, no todos los cambios en estos parámetros son evidencia directa de los efectos de la competencia, sino más bien pueden ser evidencias de las respuestas de aclimatación a condiciones locales de sitio (Noland *et al.* 1995).

3.9. Conservación y restauración de bosques

Distintos patrones de perturbación no necesariamente conllevan a cambios estructurales y de composición diferentes. Por ejemplo los cambios estructurales reflejados en una mayor dominancia de *Pinus* se han atribuido a la influencia del hombre (Richardson y Bond 1991; Savage 1997, Richardson y Higgins 1998). Ante el incremento en la intensidad de perturbación de los bosques nativos, no es extraño constatar que la mayor dominancia de *Pinus* ha sido más exitosa en ambientes abiertos, comúnmente dominados por herbáceas y donde han ocurrido incendios de manera recurrente. Esta propiedad de

respuesta óptima bajo condiciones de perturbación severa tiene implicaciones directas en los programas de restauración forestal; ya que en sitios donde especies arbóreas tardías no pueden establecerse exitosamente, los pinos pueden encontrar ventaja para desarrollarse

Una vez que se conoce la estructura, fisonomía, composición florística y dinámica de un sitio perturbado, toda actividad que esté encaminada a su rehabilitación debe comenzar por reducir en primer lugar la fuente del disturbio (fuego, tala, pastoreo, extracción) y por lo tanto la recuperación del suelo degradado que generalmente se ha erosionado y es deficiente en nutrimentos (Clüsener Godt y Hadley 1993; Ferraz 1993). Una vez asegurado lo anterior se esperaría que las nuevas condiciones proporcionen el ambiente favorable para el establecimiento natural de otras especies, que llevarán al restablecimiento de la estructura y función del sitio que prevalecían antes de ocurrida la perturbación. Sin embargo, en ambientes altamente alterados, esta situación puede llevar muchos años antes de observar algún cambio, por lo que se ha justificado la reintroducción de especies (nativas y/o exóticas) con el fin de incrementar la repoblación de aquellas especies cuya disponibilidad de propágulos es muy limitada bajo condiciones naturales (Jordan III 1987; Evans 1992; Clüsener Godt y Hadley 1993; Parrotta 1993; Cavelier 1995)

Así, en los últimos años se han llevado a cabo varias estrategias para la recuperación de sitios degradados; por ejemplo, la protección de sitios aledaños a zonas silvestres, la restauración o rehabilitación de áreas desmontadas que favorecen el proceso natural de regeneración o bien, mediante plantaciones forestales con especies nativas de árboles y arbustos seleccionados cuidadosamente (Ferraz 1993; Jardel *et al.* 1993; Lamb y Lawrence 1993, Parrotta 1993; Cavelier 1995; Sarmiento 1995).

El establecimiento de plantaciones forestales con especies nativas además de proporcionar sitios adecuados para el establecimiento de especies brinda beneficios adicionales relacionados con el manejo silvícola, la conservación biológica y la restauración ecológica (Saldaña-Acosta y Jardel 1991; Evans 1992, Lamb y Lawrence 1993; Cavelier 1995; Montagnini y Mendelsohn 1997).

4. OBJETIVOS

General

Promover la recuperación de poblaciones de especies arbóreas del bosque mesófilo mediante la reintroducción de plántulas en sitios degradados y manejados intensivamente en las montañas del Norte de Chiapas.

Particulares

1. Evaluar el crecimiento y supervivencia de plántulas de *Pinus strobus* var. *chiapensis* y *Alnus acuminata* ssp. *arguta* bajo condiciones de pastoreo y exclusión de bovinos en bosques sucesionales degradados en interacción con la cubierta herbácea presente en el suelo forestal.
2. Evaluar los efectos positivos y/o negativos de la cubierta herbácea así como de las condiciones ambientales de bosques degradados de la zona sobre el establecimiento de plántulas de *Pinus strobus* var. *chiapensis* y *Alnus acuminata* ssp. *arguta*.

5. HIPOTESIS

Suponiendo efectos individuales del pastoreo y de la cubierta herbácea, se espera que.

1. *Pinus strobus* var. *chiapensis* y *Alnus acuminata* ssp. *arguta*, como especies pioneras, presentarán un mayor crecimiento bajo condiciones de alta radiación solar que bajo condiciones de sombra
2. Como una evidencia indirecta de la interacción negativa entre herbáceas y plántulas de árboles, se presentará un mayor crecimiento de las plántulas en ausencia de hierbas.
3. Bajo condiciones de pastoreo, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas de las especies evaluadas se verán disminuidos, mientras que la exclusión de esta condición promoverá un efecto contrario.

6. MATERIALES Y METODOS

6.1. Región de estudio

El estado de Chiapas se encuentra ubicado en el sureste de la República Mexicana entre la frontera con Guatemala y el Istmo de Tehuantepec, colindando al suroeste con el Océano Pacífico, entre los paralelos 14°31' y 18°05' de latitud Norte y los meridianos 90°23' y 94°8' de longitud Oeste (Fig. 1, Müllerried 1957; Secretaría de Hacienda 1997) En una superficie de 70 254 km² se han reconocido siete regiones fisiográficas (Planicie costera del Pacífico, Sierra Madre, Depresión de Chiapas, Altiplanicie, Montañas de Oriente, Montañas del Norte y Planicie costera del Golfo; Müllerried 1957).

Se considera que Chiapas es el segundo estado florísticamente más diverso del país con casi 9000 especies de plantas vasculares (Breedlove 1981; 1986). A pesar de que se reporta que en la superficie estatal existen aún extensas zonas cubiertas por vegetación original, durante las últimas décadas, se ha registrado una reducción de 7 % en su superficie; esto como resultado de la transformación del uso del suelo por las actividades agropecuarias que traen como consecuencia la perturbación de los ecosistemas (Flores-Villela y Gerez 1994, González-Espinosa *et al.* 1995a, Challenger 1998).

6.2. Descripción del área de estudio

En particular, el área de estudio se encuentra ubicada dentro de la región fisiográfica de las Montañas del Norte, situada al norte de la Depresión de Chiapas, de la Altiplanicie y de las Montañas de Oriente y limitada al norte por la Planicie costera del Golfo. Esta región cubre una superficie de 18 000 km² aproximadamente y su dirección general es poniente-oriente (Müllerried 1957). Posee montañas de 500 - 2000 m de altitud, cuya formación geológica más importante consiste en la serie de estratos marinos del Mesozoico superior, del Terciario inferior y medio, además de estar conformada en algunos lugares por rocas de origen volcánico de la orogénesis del Mioceno superior (Müllerried 1957). Los suelos consisten de arcillas amarillas y migajones rojos del grupo laterítico (debido al clima húmedo) que presentan una alta cantidad de cenizas volcánicas como las incorporadas

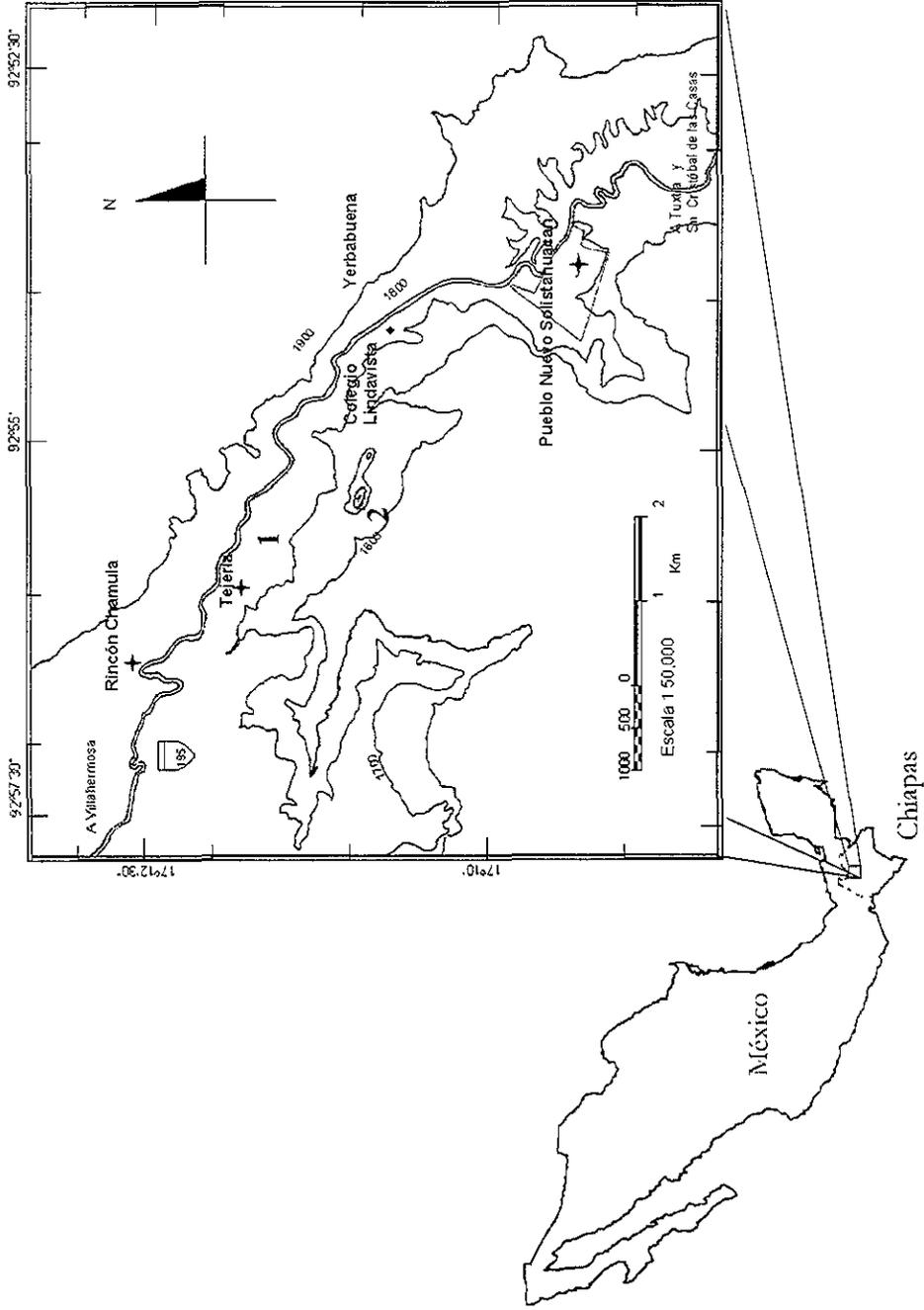


Fig. 1. Mapa de ubicación de los sitios de estudio. 1 = sitio con exclusión y 2 = sitio sin exclusión.

recientemente del volcán Chichonal en 1982 El clima que prevalece corresponde a la categoría C(w) de la clasificación de Koeppen (García 1973), con una temperatura media anual de aproximadamente 15 °C, una precipitación anual promedio de 2000 - 2500 mm con una época seca de diciembre a mayo (Fig. 2). Durante la época lluviosa, se intensifica la corriente de pequeños arroyos ya que no se presentan corrientes fluviales permanentes. Las zonas más altas de las montañas se mantienen cubiertas por una densa capa de neblina durante la mayor parte del año (Zuill y Lathrop 1975) Las laderas del norte y este de estas montañas son húmedas debido a que prevalecen vientos húmedos provenientes del Golfo de México (Müllerried 1957, Gobierno del Estado de Chiapas 1988, Bubb 1991; Secretaría de Hacienda 1997).

De acuerdo con la clasificación de Breedlove (1981), las formaciones vegetales predominantes en las laderas occidentales de la región son las de bosque de pino-encino, mientras que los bosques de pino-encino-liquidámbar así como el bosque de niebla prevalecen en las zonas húmedas con orientación norte y este. Generalmente el bosque de niebla presenta extensiones pequeñas entre 100 y 5 000 ha y frecuentemente de menor extensión, distribuidas de forma discontinua en las partes más altas en diferentes municipios que forman un mosaico de pequeñas "islas de vegetación".

Entre los factores que han acelerado la disminución de las áreas boscosas destacan la apertura de dichas áreas para la agricultura y ganadería, el uso forestal formal (extracción de madera en rollo) e informal (leña, carbón, orquídeas, bromelias, hongos, etc.), así como el incremento de la población y por lo tanto un aumento en la demanda y uso de los recursos naturales (Bubb 1991; Challenger 1998).

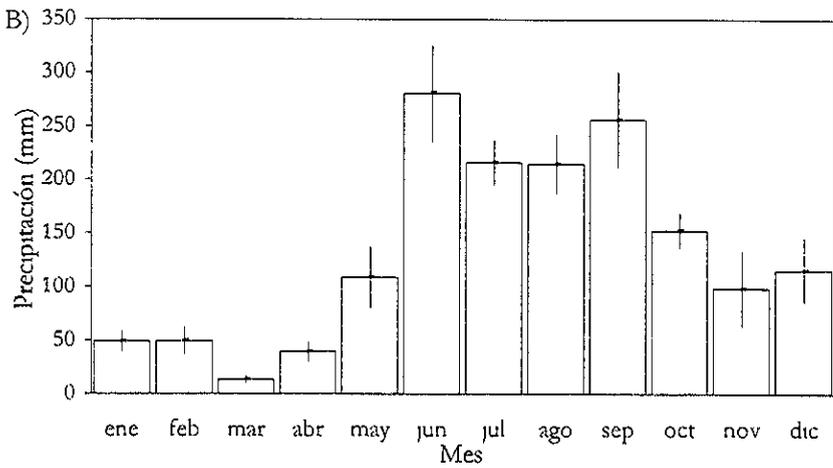
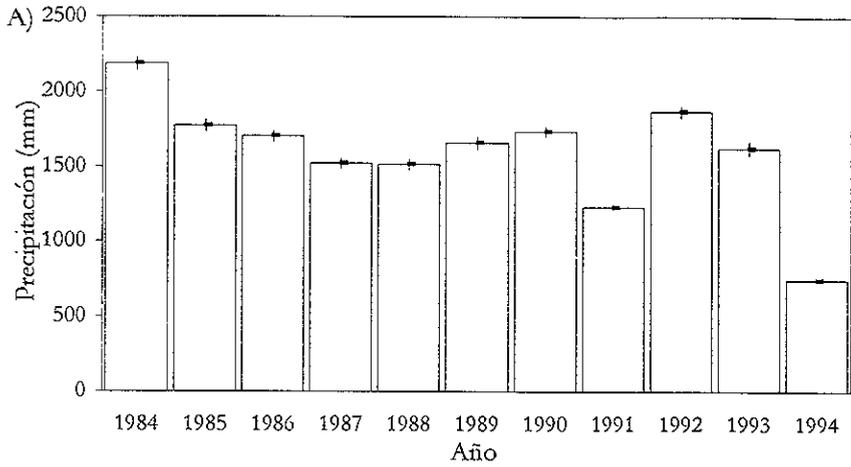


Fig. 2. Precipitación promedio A) anual y B) mensual registrados en el Colegio Lindavista (1780 m s.n.m.). Los datos son el promedio anual y mensual \pm error estándar durante 11 años (1984 - 1994). Datos proporcionados por el Colegio Lindavista, Municipio de Pueblo Nuevo Solistahuacán, Chiapas.

6.3. Elección de los sitios de estudio

El estudio se realizó en sitios que concuerdan en condiciones climáticas y de altitud propias de los bosques mesófilos pero que se encuentran bajo diferentes patrones de perturbación y que se consideran como bosques derivados de BMM. Se seleccionaron dos sitios en el Ejido Rincón Chamula del municipio de Pueblo Nuevo Solistahuacán, Chiapas (Fig 1). Los dos sitios coinciden en altitud, topografía y geología pero difieren en su grado de perturbación. Ambos sitios corresponden a una comunidad sucesional temprana típica de los bosques templados del estado, en la cual se presenta una alta densidad de herbáceas y arbustos y pocos árboles de más de 15 m de altura, principalmente de *Pinus*, ya que se han eliminado otras especies como *Quercus*.

Uno de los sitios ha estado excluido del ganado bovino y ovino durante los últimos 4 años y en el cual la extracción de leña y madera y el ocoteo se ha reducido durante este periodo. El otro sitio está sujeto permanentemente a dichas perturbaciones. En lo sucesivo cada sitio se reconocerá como excluido y sin-exclusión para denotar su principal diferencia. Las características de cada uno de ellos son las siguientes:

Sitio Excluido (CE) Se ubica geográficamente a los 17° 11' 32" N y 92° 55' 42" W a 1750 m.s.n.m. En esta condición, el estrato arbóreo que no sobrepasa los 15 m de altura incluye a *Pinus oocarpa*, *Quercus segoviensis*, *Q. acutifolia*, *Croton draco*, y *Acacia pennatula*, el estrato arbustivo es muy denso y presenta especies típicas como *Vernonia canescens*, *Senecio acutangulus*, *Rubus* spp., *Baccharis vaccinioides*, *Miconia mexicana*, *Myrica cerifera*, *Calliandra houstoniana*, *Solanum hispidum*, *Rhamnus capreaefolia*, *Miconia* sp., *Rhus terebinthifolia*, *Calliandra grandiflora*, *Cestrum* sp., *Xylosma flexuosum* y *Psidium guajava* (ver Ramírez-Marcial *et al.* 1999). *Pteridium aquilinum* se presenta como una de las especies dominantes, así como *Neurolaena lobata*, *Commelina erecta* y algunas gramíneas. Este sitio está delimitado perimetralmente con alambre de púas para evitar el acceso de herbívoros grandes y extracción de leña de la zona.

Sitio Sin-Exclusión (SE). Este sitio se ubica a los 17° 10' 54" N y 92° 55' 22" a 1690 m s.n.m. y representa un bosque con dominancia exclusiva de pinos que conforman el dosel y que alcanzan alturas de hasta 20 m. El estrato arbóreo está representado además de *Pinus oocarpa* por *Acacia pennatula*, *Arbutus xalapensis* y *Quercus acutifolia*; mientras que

dentro de los géneros más comunes del estrato arbustivo se encuentran *Coriaria ruscifolia*, *Rubus* spp, *Myrica cerifera*, *Vernonia canescens*, *Cestrum* sp., *Mimosa albida*, *Eupatorium mairretianum* y *Rhus terebinthifolia* (Ramírez-Marcial *et al.* 1999). En apariencia, la composición del estrato herbáceo es muy diferente a la del sitio excluido, con *Stevia* spp, *Cologania* sp. y pastos como *Arthraxon* sp. y *Panicum* sp.

6.4. Descripción botánica de las especies estudiadas

Alnus acuminata ssp. *arguta* (Schldl.) Furlow

Nombre común: Aile, Iilité, Nok (Miranda 1952; Berlin *et al.* 1974).

Alnus acuminata ssp. *arguta* (*A. acuminata* en lo sucesivo) puede alcanzar hasta 30 m de altura, generalmente con varios troncos de 20 - 50 cm de diámetro. Su follaje está constituido por hojas simples, alternas, ovadas de 6 - 15 cm de largo x 3 - 8 cm de ancho con el ápice agudo o acuminado, base redondeada o aguda, borde agudamente biserrado; nervaduras prominentes en el envés, pecíolo de 10 - 20 mm de largo. Durante la época seca y fría pierde la totalidad de su follaje. Inflorescencias masculinas en amentos de 5 - 10 cm de largo, generalmente en agrupaciones de 3; inflorescencias femeninas en racimos de 3 - 4. Conos de 11 - 28 mm de largo x 8 - 12 mm de diámetro. Frutos de 1.5 - 3 mm de largo x 1.5 - 1.8 mm de ancho. La época de floración es de noviembre a marzo (Nee 1981)

En México esta especie se distribuye desde la parte central de Sonora pasando por la Sierra Madre Occidental hacia la parte central y sur del país excepto en el Istmo de Tehuantepec. Su distribución continúa en Guatemala, El Salvador, la parte central de Costa Rica hasta su límite en el oeste de Panamá y Bolivia (Nee 1981). El intervalo altitudinal al que se le puede encontrar va de 1000 m a 2800 m. Su mayor distribución se encuentra en los climas templados y semicálidos y en zonas con lluvias todo el año, en donde el intervalo de temperatura media varía de 10 a 20 °C. El tipo de vegetación donde se le encuentra incluye al bosque caducifolio, bosque de pino y encino, de encino, selva mediana subperennifolia, así como vegetación secundaria de cualquiera de ellos (Nee 1981) ya que se le reconoce como especie colonizadora.

Es una especie que tiene varios usos; por su alta capacidad de crecimiento, su follaje

caducifolio y su capacidad de fijar nitrógeno atmosférico, la hacen una especie que puede ser utilizada para el manejo de muchos agroecosistemas; como sombra en los cafetales y como protección del suelo en terrenos húmedos (Nee 1981; Acenolaza *et al.* 1995). Por las características de su madera liviana pero fuerte, es apto para fabricar chapas, tacos de zapatos, cepillos de ropa, cajones y diversos muebles (Miranda 1952; Chaverri *et al.* 1997)

***Pinus strobus* L. var. *chiapensis* Martínez**

Sinonimia: *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen (ver Farjon y Styles 1997)

Nombre común (Chiapas): Pinabete, Tonatzin, Cuctoj (Miranda 1952; Zamora y Velasco 1977).

Pinus strobus var. *chiapensis* (*P. chiapensis* en lo sucesivo) comprende árboles de 20 - 35 m de altura con diámetros del tronco de 15 - 130 cm cuya corteza está poco fisurada y va de color morena a pardo-grisácea y con copas redondeadas y cerradas (Santiago-Vera 1995). Las ramillas son lisas con las bases de las brácteas poco notorias; sus hojas en juegos de cinco por fascículo con una longitud de 8 - 13 cm x 0.4 - 0.6 mm de grosor, de color verde amarillento. Sus conos de 9 - 16 cm de longitud son oblongos atenuados en el ápice, simétricos y pedunculados. Sus semillas son aladas, negras o pardas de 5 - 6 mm de largo. La liberación del polen ocurre en marzo. La apertura de los conos se presenta en Chiapas a finales de septiembre. Se le encuentra comúnmente entre los 1000 - 2000 m pero se le ha registrado desde los 650 a los 2300 m (Zamora y Velasco, 1977; Eguiluz 1985; Santiago-Vera 1995, Narave y Taylor 1997; Martínez-Carrasco 1998; R. del Castillo, comunicación personal), formando pinares y mezclándose en los bosques caducifolios, también se presenta en ecotonía entre selva mediana subperennifolia (Santiago-Vera 1995; Narave y Taylor 1997).

En México puede encontrarse en los estados de Guerrero, Puebla, Veracruz, Oaxaca, y Chiapas y su distribución continúa hasta Guatemala (Farjon y Styles 1997). Esta especie se asocia a sitios húmedos y protegidos frecuentemente por neblina, por lo que se considera a esta especie un constituyente típico del BMM (Rzedowski 1978; Challenger 1998).

Como consecuencia de la reducción de las áreas del BMM, las poblaciones más

extensas de *P. chiapensis* se concentran en las montañas del Norte de Oaxaca y de Chiapas, y es aquí dónde los manchones se encuentran relativamente más próximos unos de otros, lo que sugiere que podría existir intercambio genético entre ellos (Rzedowski y Vela 1966, Martínez-Carrasco 1998; R del Castillo, comunicación personal). Existe gran interés por esta especie desde el punto de vista fitogeográfico por su relación con *Pinus strobus* que crece en las zonas templadas de Norte América

Pinus chiapensis crece en sitios donde existen suelos fértiles cuya precipitación anual varía desde los 700 mm a los 2400 mm y temperatura anual desde los 5.5 °C hasta los 35 °C (Narave y Taylor 1997). Esta especie ha sido considerada como vulnerable por la IUCN (Walter y Gillet 1998) y como especie sujeta a protección especial (SEDESOL 1994) debido a que su distribución y las zonas en donde generalmente se le encontraba han sido seriamente devastadas y otras tantas se encuentran presionadas por el manejo agrícola de roza y quema (Farjon y Styles 1997) Actualmente se conoce poco sobre sus requerimientos ecológicos así como su manejo silvícola (Zamora y Velasco 1977; Martínez-Carrasco 1998) sin embargo se le reconoce como especie apta para fabricar puertas, ventanas, ebanistería, triplay, papel y molduras (Zamora y Velasco 1977).

6.5. Métodos

A fin de determinar el éxito inicial de la restauración de áreas degradadas del bosque mesófilo mediante la reintroducción de especies arbóreas nativas se evaluó el crecimiento y supervivencia de plántulas de *P. chiapensis* y *A. acuminata* en respuesta a dos condiciones de perturbación y a la presencia de una cubierta herbácea previa en bosques manejados intensivamente y derivados del bosque mesófilo en las montañas del Norte de Chiapas, México.

6.5.1. Muestreo de la cubierta herbácea

Con la finalidad de obtener la composición y dominancia de la cubierta herbácea y de aquellos elementos no vivos (hojarasca, suelo desnudo y piedras), en junio y julio de 1998 se realizaron muestreos en los sitios bajo exclusión y no exclusión de ganado

Circunstancialmente, el sitio sin exclusión fue afectado por incendios superficiales (entre marzo y mayo de 1998), mientras que el sitio bajo exclusión no se vio afectado por esta perturbación. Mediante el método de cuadrantes centrados en un punto (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974) se trazaron 10 - 20 transectos de 25 m de longitud en el sitio quemado y en el no quemado respectivamente. Todos los transectos se ubicaron paralelos unos con otros teniendo una separación de 5 m entre ellos. En cada transecto, se colocaron cuadros de dos diferentes tamaños (0.25 m^2 y 0.0625 m^2) cada 5 m de distancia sobre la línea. En el sitio no quemado (CE) debido a que la cubierta de hierbas estaba regularmente distribuida en el momento del muestreo, se colocaron cuadros de madera de $0.5 \text{ m} \times 0.5 \text{ m}$ (0.25 m^2) con divisiones cada 10 cm mediante hilo plástico, a fin de obtener una retícula con 25 subcuadros. En el sitio quemado (SE), debido al efecto reciente del incendio se observó prácticamente la ausencia de herbáceas, por lo que se utilizaron cuadros de muestreo de $0.25 \text{ m} \times 0.25 \text{ m}$ (0.0625 m^2) divididos a su vez en 25 subcuadros de $5 \text{ cm} \times 5 \text{ cm}$.

Para estimar visualmente el porcentaje de cobertura de cada especie, cada subcuadro se dividió imaginariamente en 4 partes con el fin de obtener un total de 100 cuadros pequeños (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974). El criterio para asignar el valor de porcentaje de cobertura a cada especie consistió en contar el número de subcuadros imaginarios que un individuo enraizado ocupaba dentro del cuadrante. Solo para el caso de algunos bejucos que se encontraban enraizados fuera de los límites del cuadrante se consideró su presencia debido a que aportaban un alto porcentaje de cobertura foliar.

Se realizaron colectas botánicas de las hierbas registradas con el fin de determinar y cotejar dichos ejemplares en el herbario de ECOSUR - San Cristóbal de las Casas.

6.5.2. Material vegetal experimental

Las plántulas de *P. chiapensis* y *A. acuminata* utilizadas en los trasplantes se obtuvieron a partir de la germinación de sus respectivas semillas. Las semillas de *P. chiapensis* fueron colectadas en septiembre de 1997 en San Cayetano, Municipio de El Bosque, Chiapas (1750 m.s.n.m.) y las de *A. acuminata* colectadas en la misma fecha en Rancho Merced Bazóm, Municipio de Huixtán, Chiapas (2400 m.s.n.m.) En diciembre de

1997, se inició la germinación masiva (en almácigo) de ambas especies dentro de charolas de plástico rellenas con suelo negro y cubiertas con una pequeña capa de hojarasca y colocadas en un invernadero dentro de las instalaciones de ECOSUR - San Cristóbal de las Casas

Después de un mes de germinadas, cada plántula se colocó dentro de una bolsa de polietileno negra de 850 cm³ rellena con suelo de bosque y se mantuvieron con riegos cada tres días durante 5 - 6 meses antes de llevarlas a las parcelas experimentales.

Todas las plántulas fueron marcadas con una etiqueta plástica numerada (Dymo®) sujeta con alambre delgado a la base del tallo.

6.5.3. Diseño experimental

Con la finalidad de probar el efecto de la cobertura de herbáceas (con y sin) en combinación con dos condiciones de perturbación del bosque (exclusión y no exclusión del pastoreo) sobre el crecimiento y supervivencia de las plántulas a lo largo del tiempo (8 meses), se utilizó un diseño trifactorial 2 x 2 x 8. Dado el interés en evaluar el efecto de la interacción entre condición y tratamiento, se obtuvieron cuatro diferentes combinaciones de los dos primeros factores: CECH, CESH, SECH y SESH (Cuadro 1; Fig. 3).

En cada condición, se delimitaron tres parcelas como repeticiones para cada especie. El área de las parcelas varió en función de los tamaños de muestra disponible por especie: para *P. chiapensis* (384 plántulas) fue de 14 m x 14 m y para *A. acuminata* (187) de 6 m x 6 m (Fig 3)

Cuadro 1 Diseño experimental y tamaño de muestra inicial de individuos (n) utilizado para el trasplante de plántulas de *P. chiapensis* y *A. acuminata*. Factores: Condición (C), con dos niveles (CE, con exclusión y SE, sin exclusión) y Tratamiento (T), con dos niveles (CH, con hierbas y SH, sin hierbas)

Condición	Sin Exclusión (SE)						Con Exclusión (CE)						Total
Tratamiento	CH	SH	CH	SH	CH	SH	CH	SH	CH	SH	CH	SH	
Parcela	1		2		3		1		2		3		
<i>A. acuminata</i>													
n/Condición	32		32		32		32		27		32		187
n/Tratamiento	15	17	17	15	18	14	14	18	13	14	16	16	
n/CT	SECH = 50				SESH = 46		CECH = 43				CESH = 48		
<i>P. chiapensis</i>													
n/Condición	64		64		64		64		64		64		384
n/Tratamiento	32	32	32	32	32	32	32	32	32	32	32	32	
n/CT	SECH = 96				SESH = 96		CECH = 96				CESH = 96		
Total de plántulas												571	

6.5.4. Trasplante de plántulas

Las plántulas después de permanecer por un periodo de 15 - 25 días de aclimatación a las condiciones de campo, se trasplantaron a partir del 5 - 7 de agosto de 1998 en la condición SE y del 19 - 21 de agosto del mismo año en la condición CE. En cada parcela las plántulas se trasplantaron sistemáticamente a 2 m de equidistancia entre ellas, utilizando barretas metálicas para excavar hoyos a una profundidad de 15 - 20 cm de la superficie del suelo y con un diámetro de 10 cm aproximadamente. Las plántulas fueron introducidas sin bolsa pero con el suelo que las contenía y cubiertas posteriormente con el mismo suelo extraído, cuidando que la planta quedara al nivel del suelo

El control de herbáceas dentro de la condición respectiva se realizó un mes después del trasplante. El tratamiento consistió en eliminar las hierbas presentes en un radio de 56 cm (1 m^2) alrededor de cada plántula elegida aleatoriamente. En este aclareo se utilizó un azadón para eliminar toda la parte aérea de las hierbas presentes. Este tratamiento se realizó cada dos meses (septiembre, noviembre, enero y marzo) a fin de eliminar todas aquellas hierbas que incluso habían rebrotado.

6.5.5. Variables ambientales

En cada condición e independientemente del tratamiento, se registró la temperatura del aire (a nivel de la superficie del suelo) mediante la colocación de sensores electrónicos portátiles marca HOBO® (Temp-XT1 sensor, USA). Los sensores de temperatura tienen una precisión de $0.16 \text{ }^\circ\text{C}$ en un intervalo de $-5 - 37 \text{ }^\circ\text{C}$

Los sensores se programaron para registrar lecturas continuas cada 30 minutos durante cada mes. Las lecturas almacenadas en cada sensor fueron vaciadas a una micro computadora mediante el programa BoxCar® V 3.2 para posteriormente importarlas a hojas de cálculo en Microsoft® Excel 97 y realizar los análisis correspondientes en el programa SPSS® V. 8.0.0 y obtener las gráficas correspondientes a la variación microclimática de cada sitio por mes y por hora.

La radiación fotosintéticamente activa (RFA, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$) y la cantidad de luz presente en forma de haces lumínicos ("motas de luz" o sunflecks) que incidían al nivel del

suelo, se registraron con un ceptómetro Decagon Delta-T Devices[®], USA. En cada mes se tomaron 20 lecturas instantáneas a un metro de altura a partir del suelo; las lecturas se distribuyeron aleatoriamente dentro de cada parcela en días completamente despejados entre las 11 y las 14 hrs. Se obtuvieron los valores promedio para cada mes en cada condición.

Para estimar la variación en el contenido de la humedad del suelo, en cada parcela se tomaron tres muestras de 50 g de suelo a 10 cm de profundidad a partir de agosto de 1998 y el muestreo se repitió cada mes. El contenido de humedad se determinó por método gravimétrico en términos de peso húmedo (van Reeuwijk 1995). Las muestras fueron pesadas en fresco en una balanza granataria e inmediatamente introducidas en una estufa de convección a 75 °C durante 72 hrs. Se calcularon los valores promedio de contenido de humedad del suelo por mes a partir de las 15 muestras individuales dentro de cada condición.

6.6. Variables de respuesta

6.6.1. Supervivencia

La supervivencia mensual se registró como el número de plántulas supervivientes en cada parcela de acuerdo con las condiciones y tratamientos asignados. El cálculo se obtuvo como la proporción de individuos vivos en un mes respecto al número inicial. Se consideró viva a una plántula cuando su follaje estuviera verde y turgente, o en el caso de *A. acuminata* aún cuando no tuviera hojas, que el tallo estuviera turgente o con signos de renuevos en la base del tallo. Una plántula se declaró definitivamente muerta cuando en dos meses consecutivos no se observó su recuperación.

Cada plántula muerta, se clasificó de acuerdo con las siguientes categorías de causa probable de su muerte:

- a) Desecada - cuando su follaje y tallo estaban sin turgencia.
- b) Defoliada.- aquellas que se encontraban parcial o completamente mordidas o trozadas, o incluso arrancadas totalmente pero que permanecieron cercanas a las cepas de trasplante

c) Causa desconocida - todas aquellas plántulas que no se encontraban cerca del sitio de trasplante y que era difícil determinar la causa de su desaparición

6.6.2. Crecimiento

Todas las plántulas fueron evaluadas por primera vez 15 - 25 días antes de trasplantarlas. Posteriormente, cada individuo sobreviviente se midió mensualmente durante un periodo de 8 meses (septiembre de 1998 a abril de 1999). Para ambas especies, las variables de respuesta o indicadoras del crecimiento fueron

- 1) Altura total; medida en centímetros desde la base del tallo hasta el meristemo apical.
- 2) Diámetro a la base del tallo (d.a b); medido en centímetros con vernier de plástico hasta una aproximación de 0.01 cm
- 3) Cobertura de la copa; medida como la proyección de una elipse obtenida como el producto de los dos radios (cm) perpendiculares de la copa (follaje) de cada individuo y multiplicado por π (3.1416)
- 4) Número de hojas (solo para *A. acuminata*), se contabilizó el número total de hojas mayores a 1 cm de longitud.

6.6.3. Proporciones (PC) y tasas relativas (TRC) de crecimiento

Para tener una estimación del crecimiento promedio de las plántulas de especies arbóreas establecidas bajo las condiciones y tratamientos propuestos en un intervalo de ocho meses (septiembre 1998 - abril 1999), se calcularon las PC y las TRC para cada variable considerada (Ramírez-Marcial 1994, Wilson y Tilman 1991). Para el cálculo de cada PC se utilizó la siguiente fórmula

$$PC = (Var_f - Var_i / Var_i), \text{ en donde}$$

Var_i = valor inicial de la variable crecimiento al tiempo $t = 0$ y

Var_f = valor de la variable de crecimiento alcanzado a los 8 meses.

mientras que para el cálculo mensual de las TRC se utilizó la siguiente fórmula:

$TRC = \text{Ln}(\text{Var}_2) / \text{Ln}(\text{Var}_1)$, donde

Var_2 = valor de la variable crecimiento al tiempo $t = \text{mes} + 1$

Var_1 = valor de la variable crecimiento al tiempo $t = \text{mes}$.

6.6.4. Índices de desarrollo (ID)

Para evaluar el éxito del establecimiento de las plántulas bajo el sistema experimental impuesto, se obtuvo una variable compuesta que resume la contribución de las variables individuales (crecimiento y supervivencia). Este índice ha sido utilizado para evaluar el éxito que tiene una especie, en términos de supervivencia y crecimiento, para invadir sitios con distinto grado de perturbación (De Steven 1991b; Ramírez-Marcial *et al.* 1996).

Esta variable compuesta o índice de desarrollo (ID) se calculó como la sumatoria de cada PC calculada para cada variable de crecimiento y multiplicada por la proporción de supervivientes de cada especie por condición y tratamiento. Antes de calcular el ID, los valores de PC se transformaron mediante la fórmula $(PC + 1)$ debido a la presencia de valores negativos en dichas tasas. A fin de homogeneizar los valores del ID entre las especies, cada ID obtenido para *P. chiapensis* fue multiplicado por un factor de 1.33, ya que no se consideró la variable número de hojas en el cálculo de las PC para esta especie. El factor 1.33 es el resultado de dividir el número de variables consideradas para *A. acuminata* (4) entre el número de variables consideradas para *P. chiapensis* (3).

6.7. Análisis de la información

La comparación de la riqueza de especies del estrato herbáceo entre condiciones (sitios quemados vs. no quemados) se analizó gráficamente mediante curvas de especies acumuladas - área muestreada. Debido a la diferencia en el número de cuadros y área de muestreo entre el sitio quemado y no quemado, la riqueza de especies en el sitio quemado se estimó por la extrapolación a un área equivalente a la muestreada en el sitio no quemado mediante una ecuación logarítmica obtenida para el número de cuadros de muestreo disponibles para el sitio quemado.

La comparación de la riqueza de especies del estrato herbáceo y de los elementos vegetales no vivos entre condiciones se analizó mediante una tabla de contingencia (Ji-cuadrada) con un nivel crítico de significación de 0.05

Para comparar las proporciones de supervivencia de las especies mediante un análisis de varianza (ANOVA), todos los datos fueron normalizados con la transformación al *arcoseno de la raíz cuadrada* para mejorar su normalidad (Steel y Torrie 1988, Sokal y Rohlf 1995)

Al final del periodo de evaluación las variables de crecimiento (altura, diámetro basal, cobertura y número de hojas), así como las PC y los índices de desarrollo fueron probados mediante un análisis de varianza múltiple (MANOVA), incorporando al tiempo como un factor adicional a la condición y al tratamiento, utilizando el procedimiento de *suma de cuadrados tipo III* y cuando algún factor resultó significativo se realizaron pruebas de comparación de medias mediante el ajuste de Bonferroni (Day y Quinn 1989). Debido a que el número de hojas es una variable ordinal, se utilizó el criterio de asignación de rangos para aproximarla a una variable continua apropiada para el MANOVA (Sokal y Rohlf 1995). Las interacciones entre condición y tratamiento fueron de especial interés, debido a que se deseaba detectar alguna combinación significativa de efectos entre factores que se reflejara en una mayor respuesta de crecimiento de las plántulas.

Todos los datos de las variables ambientales (temperatura, niveles de radiación solar y humedad del suelo) se analizaron mediante ANOVA de dos vías, considerando como factores a la condición y al tiempo en meses. Aquellas variables que no cumplieron con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas fueron transformadas (*arcoseno de la raíz cuadrada*) antes de realizar los análisis de varianza.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS[®] V. 8.0.0.

7. RESULTADOS

7.1. Composición florística de herbáceas

Para el muestreo de la cubierta herbácea se completaron en total 20 transectos y 100 cuadros en el sitio no quemado (CE) y 10 transectos con 50 cuadros en el sitio quemado (SE) El número total de especies en ambos sitios fue de 33

En el Apéndice I se presenta la cobertura relativa de cada especie en el total de cuadros evaluados por cada condición. La frecuencia de las principales especies del estrato herbáceo en los sitios quemados (SE) y no quemados (CE), se presenta en la Fig 4.

La comparación del número total de especies entre los sitios quemados (SE = 22) y no quemados (CE = 30) no resultó significativa ($\chi^2 = 1.23$, 1 g. l., $p > 0.05$, Apéndice I) En ambos casos, la curva de acumulación de especies respecto al área se ajustó a una distribución logarítmica ($r^2 = 0.93$ y $r^2 = 0.99$ para el sitio quemado y no quemado, respectivamente; Fig 5), lo que sugiere que la perturbación humana por fuego inducido, no necesariamente implica una reducción o incremento significativo en la riqueza de especies Sin embargo, existe una clara diferencia en la abundancia de las especies características y más representadas de cada sitio

En los sitios quemados (SE) 42 % de la superficie estuvo cubierta por hierbas y 58 % de elementos vegetales no vivos (hojarasca, suelo desnudo y piedras); mientras que en los sitios no quemados (CE) la superficie con cubierta herbácea estuvo representada únicamente por 15 % y 85 % de elementos no vivos (Fig. 4)

Las especies más representadas en el sitio quemado fueron: *Drymaria cordata*, *Panicum* aff. *trichoides*, *Cologania procumbens*, *Desmodium* sp., *Stevia serrata*, *Hypoxis decumbens*, *Crusea calocephala* y *Crusea* sp. Por su lado, en el sitio no quemado (CE) solamente dos especies fueron las más características. *Panicum laxiflorum* y *Stevia serrata*

La proporción de estos elementos varió significativamente entre condiciones ($\chi^2 = 30.34$, 2 g. l., $p < 0.001$). Por ejemplo, en los sitios recientemente quemados, los elementos más representados fueron el suelo desnudo y piedras, mientras que en los sitios no quemados, la proporción de mantillo fue mucho más alta (Fig 4).

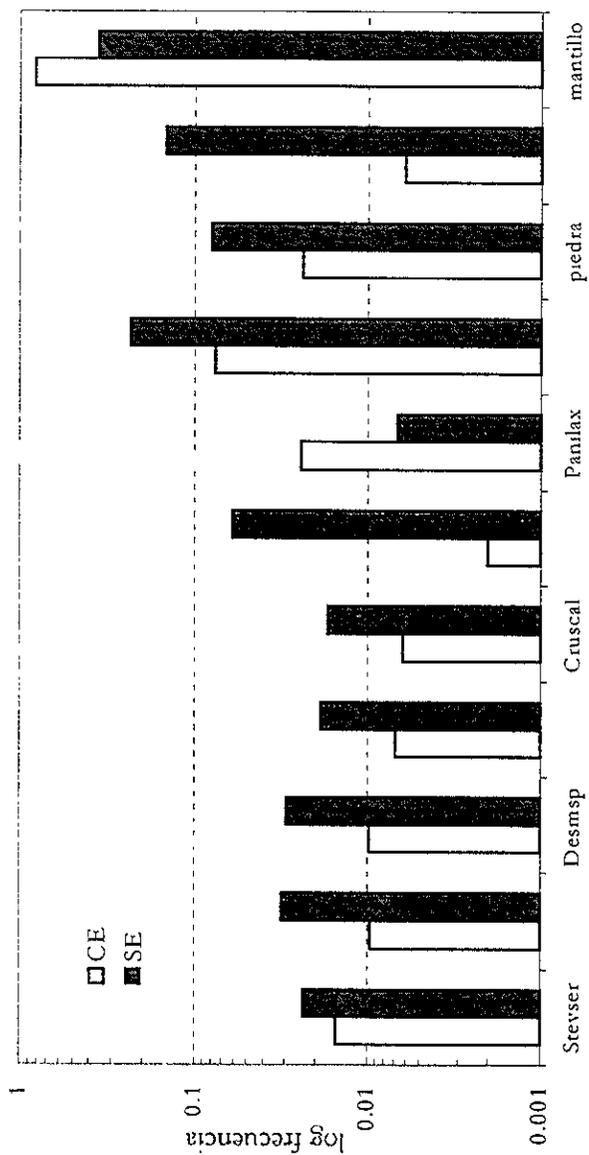


Fig. 4. Logaritmo de la frecuencia de las siete especies más comunes del estrato herbáceo presentes en los sitios

CE = con exclusión (no quemado) y SE = sin exclusión (quemado), durante junio-agosto de 1998

Stevser = *Stevia serrata*, Arthqua = *Arthaxon quartianios*, Desmsp = *Desmodium* sp ,

Hypodec = *Hypoxis decumbens*, Cruscal = *Crusea caloccephala*, Panitri = *Panicum aff trichoides*,

Panlax = *Panicum taxiflorum*, mantillo = mantillo, piedra = piedras y sueldes = suelo desnudo.

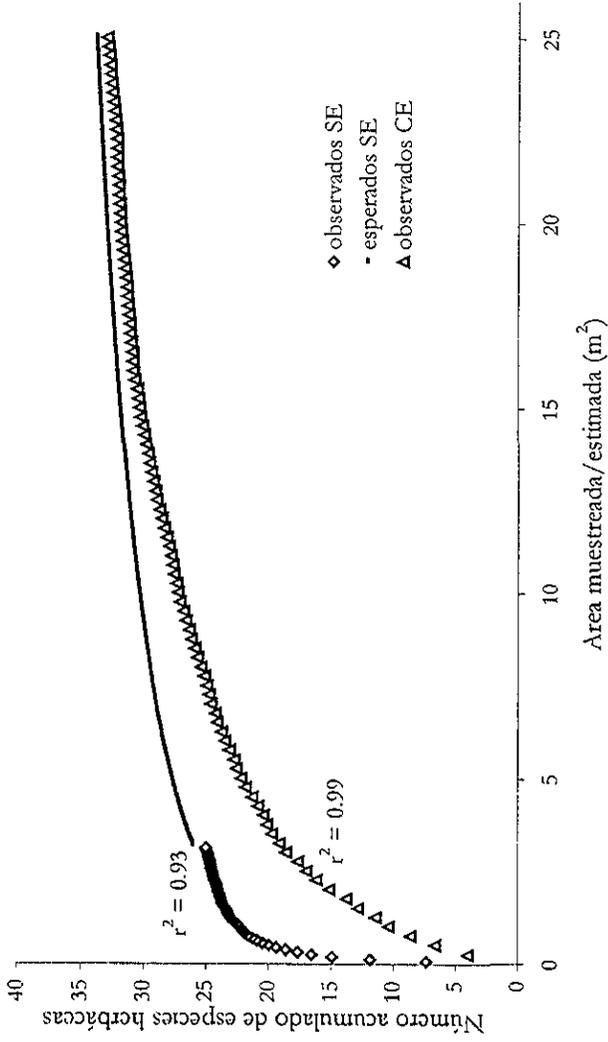


Fig. 5 Curva de acumulación de especies-área observada / estimada para los sitios quemados (SE) y no quemados (CE) durante junio y julio de 1998.

7.2. Variables de respuesta

7.2.1. Supervivencia de plántulas

La Fig. 6 muestra el porcentaje promedio de plántulas supervivientes en cada interacción de factores después de ocho meses de evaluación. La mortalidad para ambas especies disminuyó cada mes de evaluación. *P. chiapensis* presentó una disminución lineal desde septiembre hasta febrero y durante los dos últimos meses de evaluación la mortalidad se presentó con mayor fuerza (Fig. 6b). En *A. acuminata* la mortalidad se manifestó con mayor intensidad a partir de enero de 1999 y continuó hasta el final del estudio en todas las interacciones (Fig. 6a).

Después de ocho meses, y en combinación de todas las combinaciones y tratamientos la supervivencia promedio de *A. acuminata* fue mayor (44.5 %) que la de *P. chiapensis* (6 %)

Al final del estudio, en *A. acuminata* se detectó una respuesta significativamente diferente entre condiciones ($F = 16.34$, 1 g. l., $p < 0.001$) y entre el tratamiento de hierbas ($F = 14.468$, 1 g. l., $p < 0.001$), así como entre meses de evaluación ($F = 24.32$, 8 g. l., $p < 0.001$) Ninguna de las interacciones de segundo ni la de tercer orden resultaron significativas. Aunque no significativo, la mayor supervivencia se observó en la interacción CECH (49 %), seguida de SECH (48 %), CESH (43 %) y SESH (37 %; Fig. 7a).

Para *P. chiapensis* la supervivencia final fue significativamente mayor en la condición excluida ($F = 82.81$, 1 g. l., $p < 0.001$) y se observó una mayor supervivencia en presencia de hierbas ($F = 11.82$, 1 g. l., $p = 0.001$). La interacción condición-tratamiento y condición-tiempo resultaron significativas ($F = 11.02$, 1 g. l., $p = 0.001$ y $F = 2.2$, 8 g. l., $p = 0.037$, respectivamente). El porcentaje más alto de supervivencia se presentó en la interacción CECH (12.5 %), mientras que bajo pastoreo la supervivencia se redujo considerablemente hasta 2.6 % (Fig. 7b)

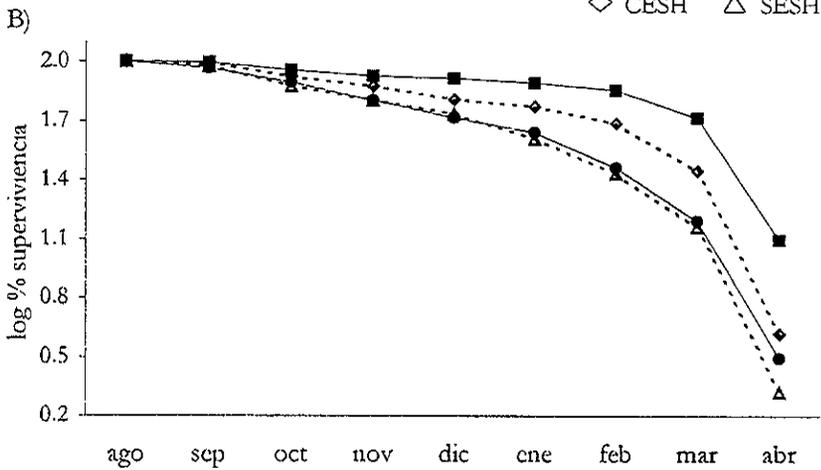
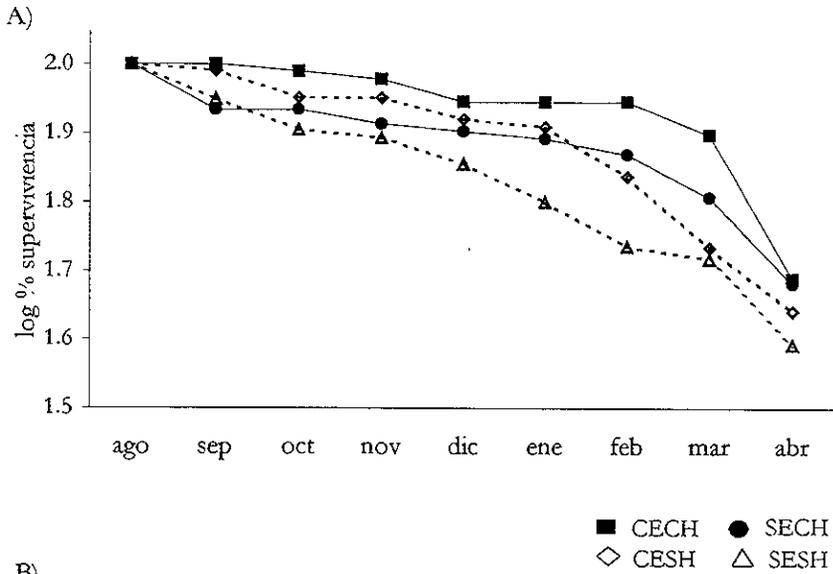


Fig. 6. Logaritmo del porcentaje mensual de supervivencia de plántulas de A) *A. acuminata* y B) *P. chiapensis* a lo largo de 9 meses después del trasplante (agosto 1998 - abril 1999) en las interacciones CECH = con exclusión con hierbas, CESH = con exclusión sin hierbas, SECH = sin exclusión con hierbas y SESH = sin exclusión sin hierbas. Se omitieron las barras de error estándar de cada interacción para efectos gráficos.

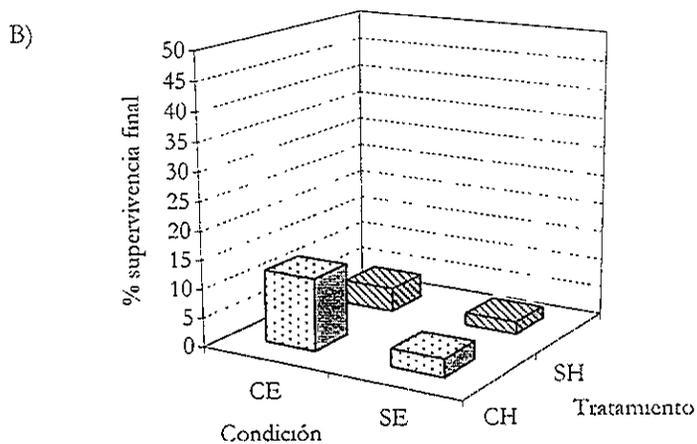
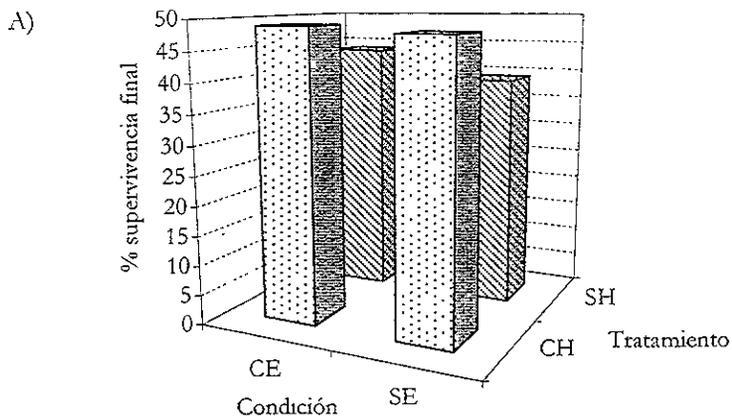


Fig. 7. Porcentajes de supervivencia total de plántulas de A) *A. acuminata* y B) *P. chiapensis* después de 9 meses de trasplante en las interacciones CECH = con exclusión con hierbas, CESH = con exclusión sin hierbas, SECH = sin exclusión con hierbas y SESH = sin exclusión sin hierbas.

7.2.2. Causas de muerte de las plántulas

En general, la principal causa de mortalidad de ambas especies para cualquier mes fue por desecación (Fig. 8a y b). En los sitios sin exclusión, entre 2 - 10 % de las plántulas muertas presentaron pérdida parcial o total de hojas y tallos debido a la presencia de herbívoros. Menos de 1 % de las plántulas desaparecieron por causas desconocidas.

7.2.3. Crecimiento

Las Figs. 9 y 10 muestran el comportamiento de las distintas variables de crecimiento consideradas para *A. acuminata* y *P. chiapensis* respectivamente a lo largo de ocho meses de evaluación y en el Cuadro 2 se especifican los resultados del MANOVA.

En general, *A. acuminata* presentó un incremento desproporcionadamente mayor que *P. chiapensis*. En promedio *A. acuminata* creció 9.25 veces su altura inicial sin importar la condición ni el tratamiento. Sin embargo, desde el inicio del estudio, las plántulas de *A. acuminata* que se encontraban en los sitios abiertos al pastoreo tuvieron una respuesta mayor de crecimiento en altura en comparación con los sitios excluidos (Fig. 9). Este patrón de respuesta se repitió para el resto de las variables de crecimiento consideradas (diámetro basal, cobertura y número de hojas). Así también, dentro de cada condición en aquellas plántulas que no había hierbas a su alrededor se observó un mayor incremento en las variables altura, diámetro y cobertura, no así para el número total de hojas. Ninguna variable resultó afectada significativamente por la interacción condición-tratamiento (Cuadro 2).

Para el caso de *P. chiapensis*, las tres variables de crecimiento consideradas mostraron la misma tendencia de incrementos ligeros a lo largo del tiempo (Fig. 10).

Considerando a la altura, las diferencias significativas entre las interacciones de factores se apreciaron solamente en los dos últimos meses de evaluación. En abril se observó un mayor incremento en la altura en los sitios no excluidos en comparación con los sitios cercados; sin embargo dentro de cada condición, las plántulas sin hierbas alrededor no mostraron diferencias estadísticamente significativas en el incremento de esta variable (Cuadro 2). En general, el incremento de la altura en esta especie al final del estudio fue

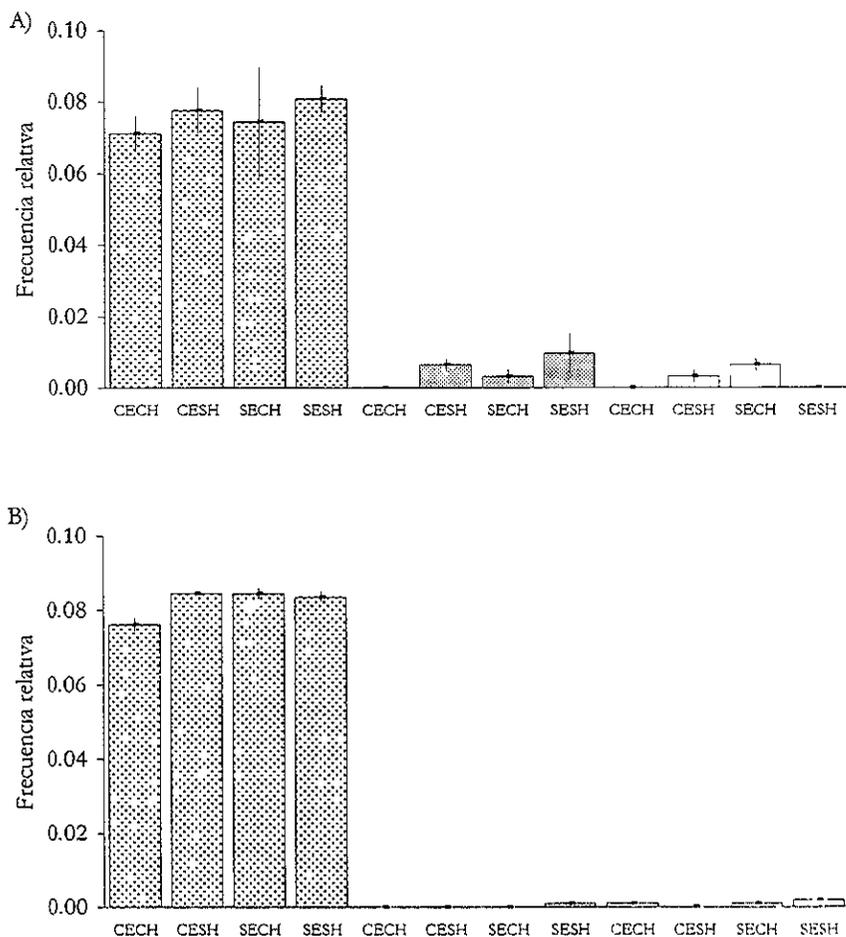


Fig. 8 Frecuencia relativa de plántulas muertas (media \pm error estándar) de A) *A. acuminata* y B) *P. chiapensis* en las interacciones: CECH = con exclusión con hierbas, CESH = con exclusión sin hierbas, SECH = sin exclusión con hierbas y SESH = sin exclusión sin hierbas. Las barras indican muerte por: desecación =  ; arrancada, mordida o trozada =  ; causa desconocida =  .

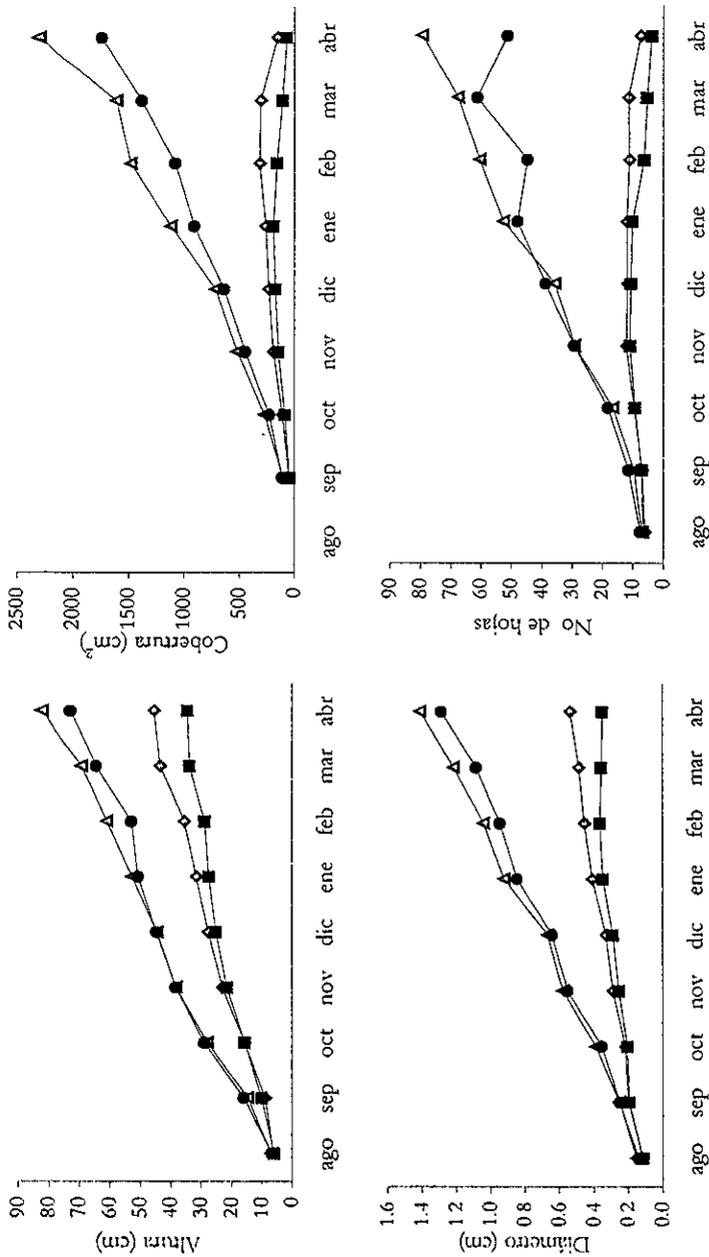


Fig. 9. Variables de crecimiento registradas en las plántulas de *A. acuminata* durante 9 meses (agosto 1998 - abril 1999) en las interacciones: ■ CECH = exclusión con hierbas, ● CESH = exclusión sin hierbas, ◆ SECH = sin exclusión con hierbas y ▲ SESH = sin exclusión sin hierbas. Se omitieron las barras de error estándar para efectos gráficos

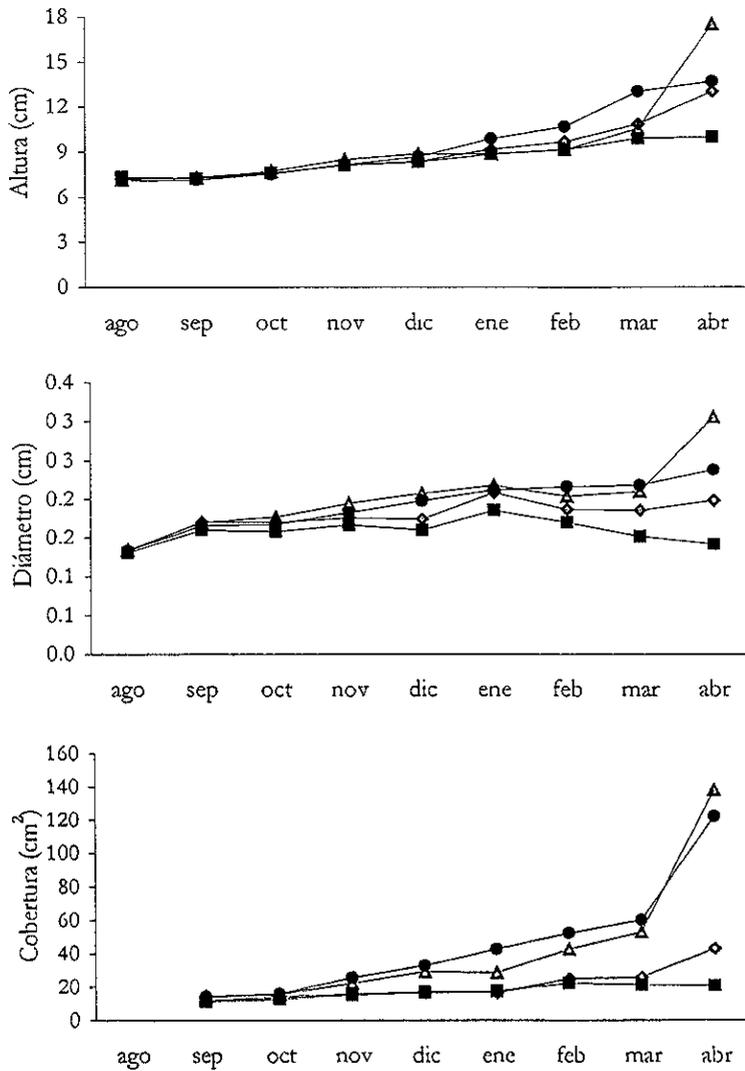


Fig. 10. Variables de crecimiento registradas en las plántulas de *P. chiapensis* durante nueve meses (agosto 1998 - abril 1999) en las interacciones:
 ■ CECH = exclusión con hierbas, ◇ CESH = exclusión sin hierbas,
 ● SECH = sin exclusión con hierbas y △ SESH = sin exclusión sin hierbas. Se omitieron las barras de error estándar para efectos gráficos.

Cuadro 2. Valores de significación del análisis de varianza de los factores, A = Condición (con exclusión y sin exclusión), B = Tratamiento (con hierbas y sin hierbas) y C = Tiempo (septiembre 1998 - abril 1999), para las principales variables de crecimiento evaluadas en las especies *A. acuminata* y *P. chiapensis*. F = estadístico de la prueba, g. l. = grados de libertad; * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.001$; ns = no hay efecto significativo ($P > 0.05$).

Variable Fuente de variación	<i>A. acuminata</i>		<i>P. chiapensis</i>	
	F	g l.	F	g l.
Altura				
A	349.75***	1	25.19***	1
B	9.81*	1	2.67ns	1
C	96.26***	7	65.80***	7
A x B	0.46ns	1	3.49ns	1
A x C	9.04***	7	3.00**	7
B x C	1.65ns	7	2.34*	7
A x B x C	0.07ns	7	3.64**	7
g.l. error		1096		1679
Diámetro				
A	1123.43***	1	113.57***	1
B	25.28***	1	29.55***	1
C	156.65***	7	33.13***	7
A x B	0.05ns	1	3.24ns	1
A x C	54.22***	7	9.95***	7
B x C	1.86ns	7	1.44ns	7
A x B x C	0.10ns	7	1.51ns	7
g.l. error		1096		1679
Cobertura				
A	294.23***	1	222.71***	1
B	10.09**	1	0.12ns	1
C	29.29***	7	53.13***	7
A x B	1.83ns	1	3.83ns	1
A x C	22.64***	7	20.41***	7
B x C	0.88ns	7	1.43ns	7
A x B x C	0.36ns	7	0.82ns	7
g.l. error		1096		1679
Número de hojas				
A	382.79***	1		
A	2.12ns	1		
B	16.90***	7		
C	7.86**	1		
A x B	0.27ns	7		
A x C	1.49ns	7		
B x C	0.66ns	7		
A x B x C		1096		
g.l. error				

poco notorio; sin importar la condición ni el tratamiento, el crecimiento fue de 1.88 veces la altura inicial al momento del trasplante. La respuesta de las tres variables de crecimiento fue significativa al efecto de la condición y tiempo, mientras que el efecto principal de herbáceas se manifestó únicamente en el diámetro. El efecto de la interacción entre condición y tratamiento no se manifestó para ninguna variable de crecimiento (Cuadro 2).

7.2.4. Proporciones y tasas relativas de crecimiento

Las variaciones registradas en las PC así como la comparación de medias y la significación de los factores evaluados para cada variable se muestran en el Cuadro 3

Al término del estudio, las PC de todas las variables consideradas para *A. acuminata* fueron incomparablemente mayores que para *P. chiapensis* (Fig. 11).

Después de ocho meses, las PC de todas las variables en *A. acuminata* tuvieron un mayor incremento en los sitios abiertos al pastoreo (por ejemplo, 10 - 12 veces el incremento de la altura inicial en SE) en comparación con el incremento alcanzado en CE (5 - 7 veces de la altura inicial); sin embargo, estas diferencias fueron significativas únicamente para el diámetro, cobertura y número de hojas ($p < 0.001$, Fig. 11a).

En ambos sitios, la ausencia de hierbas aparentemente favoreció el incremento de las cuatro variables (Fig. 11a), aunque este efecto no resultó significativo para ninguna variable bajo ninguna condición ($p > 0.05$, Cuadro 3).

En cuanto a las interacciones todas las variables de crecimiento tuvieron una proporción de crecimiento positiva a excepción del número de hojas en CECH, donde se observó una pérdida del número de hojas respecto al valor original (Cuadro 3).

A pesar de que el incremento final de las variables de crecimiento fue considerable, las tasas de crecimiento mensuales disminuyeron paulatinamente, a excepción del mes de febrero en el cual las plántulas del sitio no excluido presentaron un incremento considerable (Apéndice II).

Para el caso de *P. chiapensis*, las diferencias de crecimiento de las tres variables, no fueron significativas entre las condiciones evaluadas ($p > 0.05$; Cuadro 3). En general para esta especie el crecimiento final en altura respecto a sus valores iniciales varió entre 35 %

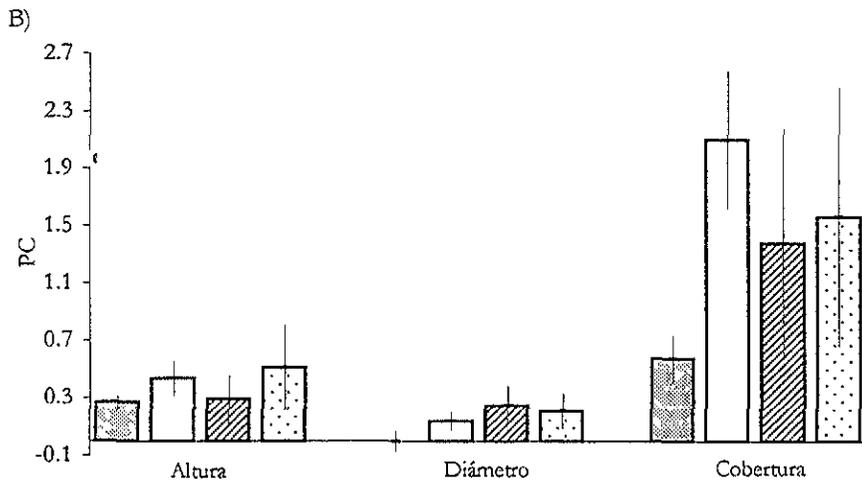
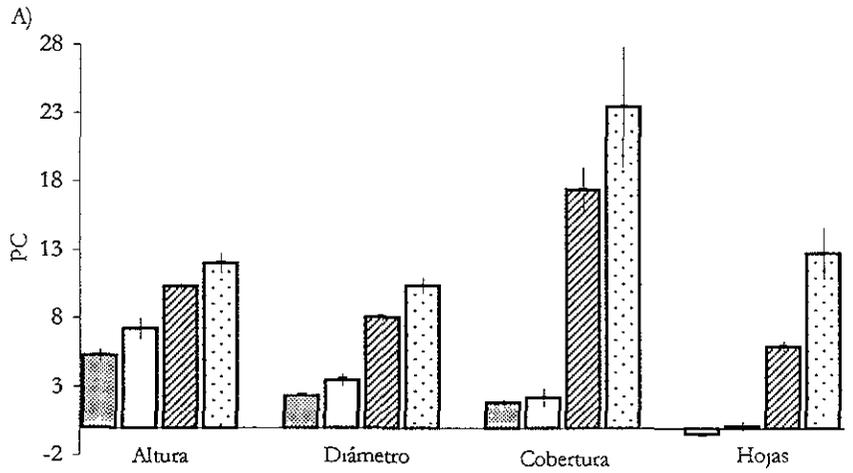


Fig. 11. Proporciones de crecimiento (media \pm error estándar) para las variables de crecimiento registradas en A) *A. acuminata* y B) *P. chiapensis* después de 8 meses de su trasplante en las interacciones:

CECH =  CESH = 
 SECH =  SESH = 

Cuadro 3. Promedio \pm error estándar de las proporciones de crecimiento (PC) de la altura, diámetro, cobertura y número de hojas, registradas para las plántulas de *A. acuminata* y *P. chiapensis* después de ocho meses de trasplantadas en parcelas experimentales en las interacciones CECH = con exclusión con hierbas, CESH = con exclusión sin hierbas, SECH = sin exclusión con hierbas y SESH = sin exclusión sin hierbas. Se presentan los resultados de comparación de medias por el método de Bonferroni; la misma letra al final de cada columna indica que los tratamientos no difieren al nivel de significación de 0.05.

Variable	<i>A. acuminata</i>		<i>P. chiapensis</i>	
Interacción	n	PC $\bar{x} \pm ee$	n	PC $\bar{x} \pm ee$
Altura				
CECH	21	5.291 \pm 0.43a	12	0.272 \pm 0.05a
CESH	21	7.234 \pm 0.78a	4	0.435 \pm 0.13a
SECH	24	10.314 \pm 0.26b	3	0.290 \pm 0.17a
SESH	18	12.031 \pm 0.75bc	2	0.511 \pm 0.30a
Diámetro				
CECH	21	2.319 \pm 0.01a	12	0.022 \pm 0.07a
CESH	21	3.467 \pm 0.45 ^a	4	0.142 \pm 0.07b
SECH	24	8.082 \pm 0.23b	3	0.245 \pm 0.14b
SESH	18	10.387 \pm 0.58b	2	0.212 \pm 0.12bc
Cobertura				
CECH	21	1.861 \pm 0.24a	12	0.573 \pm 0.17a
CESH	21	2.205 \pm 0.65a	4	2.103 \pm 0.48a
SECH	24	17.420 \pm 1.61b	3	1.382 \pm 0.80b
SESH	18	23.481 \pm 4.39b	2	1.565 \pm 0.90b
Número de hojas				
CECH	21	-0.375 \pm 0.06a		
CESH	21	0.171 \pm 0.30a		
SECH	24	5.987 \pm 0.35b		
SESH	18	12.807 \pm 1.92b		

(CE) y 40 % (SE). De igual forma, las diferencias de crecimiento atribuidas al tratamiento de hierbas no resultaron significativas para la altura y diámetro, solamente para la cobertura (Cuadro 3). No se detectó diferencia significativa alguna entre la interacción condición-tratamiento ni entre estas y el tiempo ($p > 0.05$; Cuadro 3). En esta especie, los incrementos mensuales de todas las variables de crecimiento no tuvieron un comportamiento constante, sin embargo estas tasas de crecimiento muestran el crecimiento en "pulsos" de las plántulas establecidas en ambos sitios (Apéndice III)

De todas las variables consideradas en ambas especies, las plántulas dispuestas en SE tuvieron proporcionalmente los más altos incrementos en la cobertura de la copa (18 veces más en *A. acuminata* y 4 veces más en *P. chiapensis*).

7.2.5. Índices de desarrollo

La combinación de las variables de crecimiento y los porcentajes de supervivencia en un índice de desarrollo de las especies estudiadas bajo cualquier interacción de factores se resumen en la Fig. 12.

Globalmente la respuesta de *A. acuminata* en la condición no excluida al pastoreo fue tres veces mayor que en la condición excluida ($F = 15.83$, 1 g. l., $p = 0.004$; Fig. 12a). En cambio, el efecto de las herbáceas no resultó significativo en ninguna condición ($F = 0.123$, 1 g. l., $p = 0.74$ en CE y $F = 0.13$, 1 g. l., $p = 0.74$ en SE).

Por otro lado, el valor del índice de desarrollo calculado para *P. chiapensis* no fue significativamente diferente entre las condiciones ($F = 4.13$, 1 g. l., $p > 0.05$), ni por efecto de la cubierta de herbácea ($F = 5.74$, 1 g. l., $p = 0.07$ en CE y $F = 0.09$, 1 g. l., $p = 0.78$ en SE) ni bajo la interacción de éstas con la condición ($F = 1.74$, 1 g. l., $p = 0.22$, Fig. 12b)

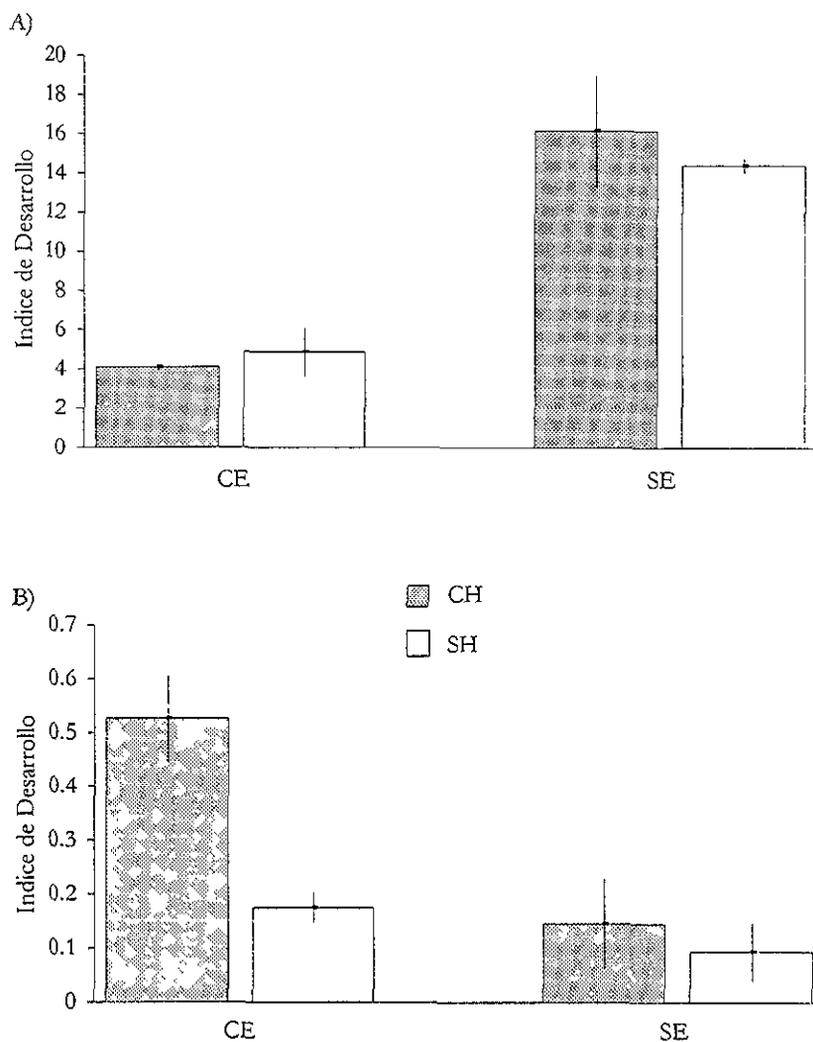


Fig 12. Índices de desarrollo (media \pm error estándar) para A) *A. acuminata* y B) *P. chiapensis* en las condiciones CE = con exclusión y SE = sin exclusión y en los tratamientos CH = con hierbas y SH = sin hierbas.

7.3. Variables ambientales

7.3.1. Temperatura

Los datos obtenidos para la temperatura media mensual en los sitios de estudio (CE y SE) muestran una disminución gradual desde octubre de 1998 hasta enero de 1999 y posteriormente se aprecia un incremento continuo durante los siguientes meses de febrero a abril de 1999 (Fig. 13a). A pesar de que en ambos sitios los cambios de temperatura se comportan de manera similar, existen diferencias significativas en las oscilaciones de temperatura, principalmente en los meses más secos ($F = 8.60$, 7 g. l., $p < 0.001$). El análisis de la temperatura diaria (24 horas) fue homogéneo en ambas condiciones ($F = 1.49$, 23 g. l., $p = 0.06$). Los registros de temperatura más altos se presentaron en ambos sitios desde las 12 - 15 horas (21 - 22 °C), siendo las horas al amanecer las más frescas (12 - 14 °C; Fig. 13b).

7.3.2. Radiación fotosintéticamente activa

Como una consecuencia de la diferencia en la cobertura del dosel y sotobosque, la cantidad de radiación solar fue significativamente distinta entre los sitios de estudio de octubre de 1998 a abril de 1999 ($F = 26.79$, 6 g. l., $p < 0.05$; Fig. 14). La radiación fotosintéticamente activa (RFA) fue más constante en el sitio excluido que en el sitio abierto al pastoreo. La presencia de una mayor cubierta vegetal en el sitio excluido interceptó la radiación a nivel de 1 m del suelo permitiendo el ingreso de solo $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$ en diciembre 1999 y de $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$ en marzo, cuando mucha de la vegetación había perdido la mayoría de su follaje permitiendo la penetración de mayor radiación (Fig. 14). En el sitio sin exclusión la variación en RFA fue más notable; se obtuvieron registros desde $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$ (octubre y enero) hasta $1100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$ (marzo) con oscilaciones muy marcadas (Fig. 14). Las lecturas máximas registradas bajo cielo completamente abierto fueron de 1800 - 1900 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$.

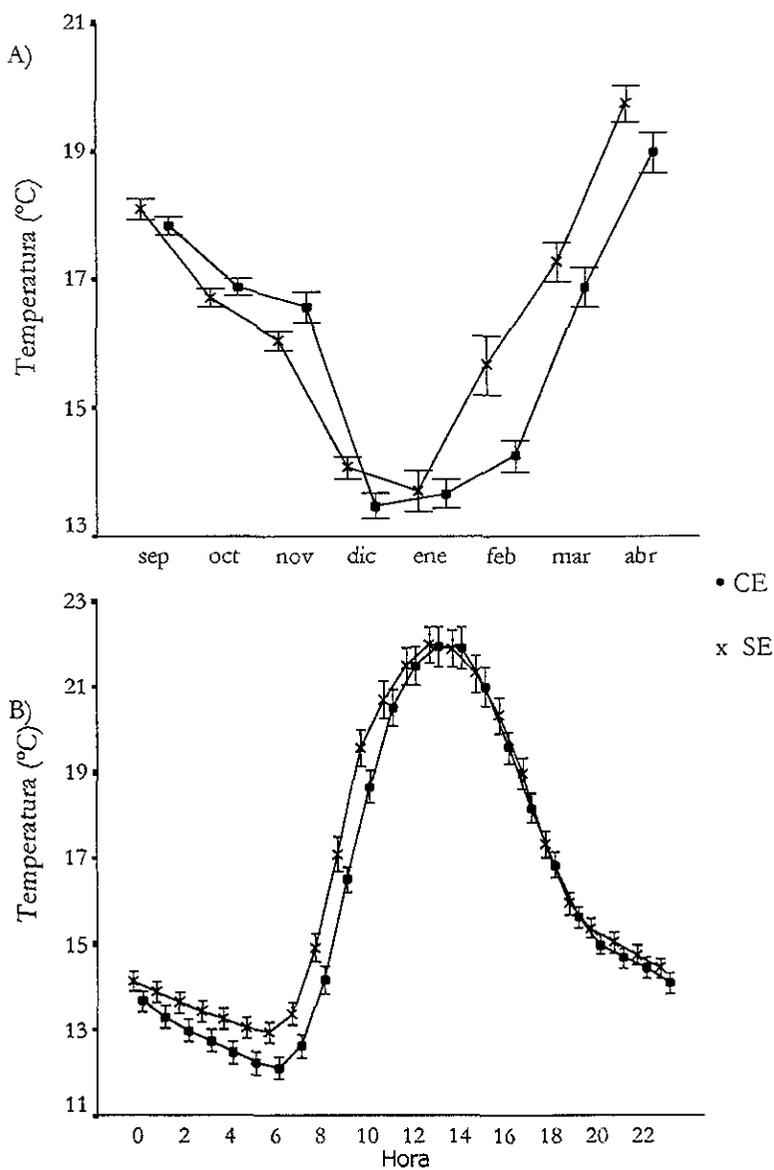


Fig 13. Temperatura promedio \pm error estándar registrada por sensores electrónicos portátiles A) por mes y B) por hora en cada condición. Los datos son el promedio \pm ee de registros cada 30 minutos por condición de septiembre de 1998 a abril de 1999.

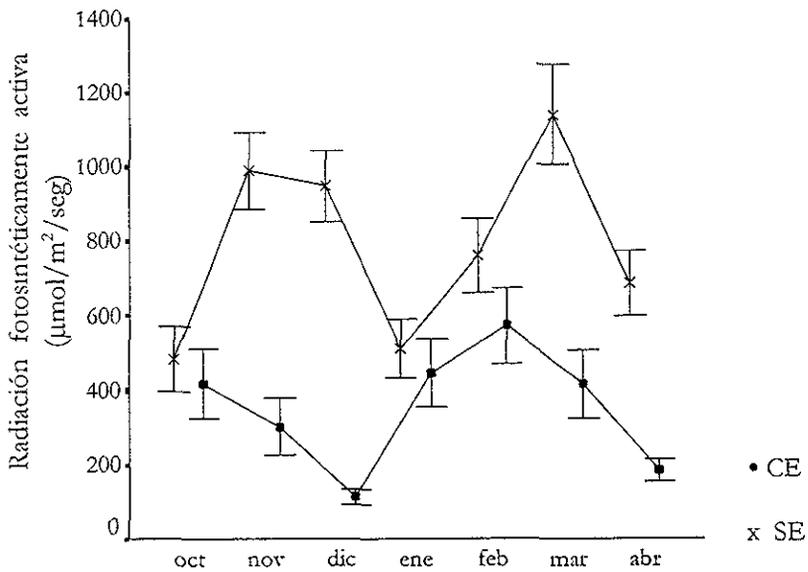


Fig. 14. Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{seg}^{-1}$) en días completamente despejados entre las 11 y las 14 hrs. en las condiciones de estudio. Los datos son el promedio mensual \pm error estándar de 120 lecturas aleatorias dentro de cada condición de octubre de 1998 a abril de 1999.

7.3.3. Humedad del suelo

El porcentaje de humedad del suelo fue diferente entre las condiciones evaluadas a lo largo del tiempo ($F = 40.02$, 8 g. l., $p = 0.001$; Fig. 15). En general, el sitio CE presentó la menor variabilidad que SE en cualquier mes. El contenido de humedad fue más alto entre agosto (mes del trasplante) y enero, con registros de 8.5 % como máximo y 5.5 % como mínimo en este lapso. Posteriormente en febrero y marzo se presentaron valores por debajo de 6 % del peso seco, siendo el registro más bajo el correspondiente a abril, con menos de 2 % de humedad. Para el sitio SE, la disponibilidad de humedad fue más contrastante; al inicio del estudio se registró un ligero aumento de agosto a septiembre (12 - 13 %) continuando con un drástico descenso en los meses de octubre a diciembre (3 - 5 %). Durante enero y febrero, nuevamente se registró un aumento considerable de 9.5 - 12 % para disminuir hasta 1 % en marzo y abril (Fig. 15).

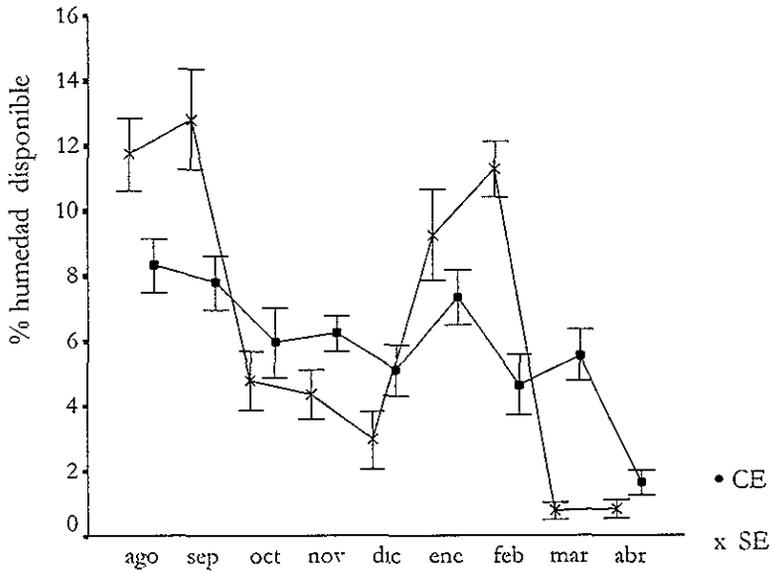


Fig. 15. Contenido de humedad disponible en el suelo de las condiciones de estudio. Los datos son el promedio \pm error estándar de 15 muestras de suelo colectadas en cada condición de agosto de 1998 a abril de 1999.

8. DISCUSION

8.1. Composición florística de la cubierta herbácea

La composición florística del estrato herbáceo registrado en el área de estudio sugiere una riqueza relativamente uniforme entre diversas condiciones de perturbación. En general, ambas condiciones estudiadas comparten la mayoría de las especies y las posibles diferencias en cuanto a la abundancia de estos elementos son una respuesta al grado de perturbación local y reciente; así como de los factores bióticos y abióticos inherentes en cada sitio que, para el lapso de tiempo que se evaluó, no necesariamente implican una evidencia directa en la tendencia del reemplazo de especies durante el proceso de sucesión (Meier *et al.* 1995).

Al igual que con la abundancia, la dominancia de las diferentes especies entre condiciones de perturbación fue mucho más evidente que en su riqueza, como consecuencia del efecto de la intensidad y magnitud de la perturbación (principalmente por fuego). En este contexto, se tiene evidencia de que la intensidad y frecuencia de este tipo de perturbación modifica las tasas de establecimiento de diversas especies herbáceas (Fernández-Alés *et al.* 1993; Arthur *et al.* 1998).

En asociación con la tasa diferencial de establecimiento de especies herbáceas, la proporción de componentes no vivos fue diferente entre los sitios recién quemados y los no quemados. La diferencia más evidente fue que los sitios quemados presentaron una alta densidad de hierbas junto con una alta proporción de piedras y suelo desnudo, mientras que en los sitios no quemados la baja proporción de cobertura atribuida a las hierbas se vio compensada por una mayor cobertura de mantillo y baja proporción de piedras y suelo desnudo (Fig. 4).

Para que exista una cubierta herbácea bien distribuida, deben presentarse ciertas condiciones en el bosque que faciliten el establecimiento y permanencia de este estrato. Oosterheld y Sala (1990) señalan que bajo condiciones de disturbio recurrente, se crean micrositios favorables para el mantenimiento del estrato herbáceo, por lo tanto para que las hierbas puedan establecerse con éxito deben existir condiciones de alta radiación solar y

perturbación constantes como el fuego y pastoreo (Fernández-Alés *et al.* 1993, Bazzaz 1996) Bajo estas condiciones de disturbio continuo pero moderado, el estrato herbáceo se ve favorecido en cuanto a su riqueza y abundancia de especies (Bazzaz 1996), pero reducen la posibilidad de establecimiento de otras plántulas de especies arbóreas (Maguire y Forman 1983; Miller *et al.* 1995; Brown *et al.* 1998)

8.2. Efecto de las herbáceas en el establecimiento de plántulas de especies

arbóreas

Uno de los propósitos de la tesis fue evaluar el efecto de la cubierta herbácea sobre el establecimiento de plántulas, ya que se esperaría la ocurrencia de cierto nivel de competencia por recursos entre hierbas y plántulas (Gill y Marks 1991; Campbell *et al.* 1991; Brown *et al.* 1998). Existen diversos trabajos que respaldan la idea de que la competencia con la cubierta herbácea reduce la supervivencia, crecimiento y el establecimiento de pinos (De Steven, 1991a, b; Ratliff y Denton 1991, Blake MacDonald y Weetman 1993), encinos (Goldberg 1987; Gordon y Rice 1993) y otras especies arbóreas (Orlander *et al.* 1996; Siebel y Bouwma 1998, Werner y Harbeck 1982, Harrison y Werner 1984) Por el contrario, otros autores han reportado un efecto positivo de las herbáceas y arbustos para la germinación y establecimiento de plántulas al actuar como eventuales especies facilitadoras (p. ej. Callaway y D' Antonio, 1991; van Auken y Bush, 1991; Callaway 1995).

En la recuperación de un bosque recientemente perturbado, la composición y dominancia de la cubierta herbácea se encuentra altamente correlacionada con el estado del estrato arbóreo y las condiciones edáficas y microclimáticas (Gilliam *et al.* 1995). Por lo tanto, las herbáceas pueden determinar la tasa de reclutamiento de plántulas de árboles, ya que dependiendo de la condición de dicha cubierta se puede estimar el grado de disponibilidad de recursos para las plántulas que se están estableciendo Como consecuencia de lo anterior, la presencia de la cubierta herbácea se ha utilizado como un buen indicador de las condiciones físicas y el potencial de productividad de un bosque En el caso del presente estudio, la presencia o no de una cubierta de hierbas, tuvo influencia tanto en la supervivencia de las plántulas recién establecidas como en su crecimiento. En

este sentido, el trabajo de Adams *et al.* (1992) sobre la supervivencia y el crecimiento de plántulas ha sugerido que para obtener resultados exitosos en la repoblación de encinos es necesario eliminar la cubierta herbácea. Por lo tanto, para fines de manejo forestal es necesario conocer el efecto que tiene una cubierta herbácea en los procesos de competencia, interferencia o facilitación en el establecimiento natural o inducido de plántulas de especies arbóreas.

8.3. Variables de respuesta

8.3.1. Supervivencia

Aunque el estudio no cubre un ciclo anual, después de ocho meses los resultados fueron lo suficientemente evidentes como para mostrar una tendencia distinta en la respuesta de supervivencia de las dos especies dentro de las condiciones y tratamientos. A pesar de que ambas especies se mantuvieron bajo las mismas condiciones ambientales y de manejo, la supervivencia de *P. chiapensis* fue significativamente menor que la registrada en *A. acuminata* para cualquier interacción (Fig. 6). Estas diferencias al final del experimento pueden atribuirse a diversos factores; primero, *P. chiapensis* tuvo mayor supervivencia en ausencia de pastoreo (12.5 %) que bajo pastoreo (3 %), lo que evidencia un efecto desfavorable del pastoreo para el establecimiento inicial de esta especie (Fig. 7b). Sin embargo, en ambas condiciones (CE y SE) la presencia de herbáceas determinó la supervivencia de un mayor número de individuos, por lo cual no podemos atribuir una respuesta por competencia entre hierbas sobre el establecimiento de las plántulas, pero sí señalar algunas de las ventajas como la mitigación de extremos de condiciones ambientales en torno a las plántulas de *P. chiapensis*. En cambio, la respuesta de *A. acuminata* no fue tan marcada entre condiciones, pero sí entre los tratamientos. La mayor supervivencia se registró en presencia de herbáceas en ambas condiciones, lo cual sugiere un efecto favorable más notable de la cubierta de herbáceas para esta especie (Fig. 7a)

A pesar que la supervivencia de las plántulas fue menor en las condiciones abiertas al pastoreo de bovinos, aquellos individuos que sobrevivieron respondieron en esta condición con altas tasas de crecimiento. En este contexto, existen varios trabajos que respaldan la

idea de que la correlación que existe entre el tamaño de una plántula y su supervivencia está determinada por las reservas de energía que esta posea y del estado fenológico que les confiere cierta habilidad para tolerar extremos ambientales (Seiwa y Kikuzawa 1991, Jones *et al.* 1997; Seiwa 1998), por lo tanto toda perturbación que disminuya las tasas de supervivencia puede promover la compensación o incremento de alguna otra característica de la planta (Gross y Werner 1983, Davis *et al.* 1991; Buckley *et al.* 1998; Davis *et al.* 1998) Otros autores han señalado la existencia de una disyuntiva (trade-off) entre asignar recursos para el crecimiento o para la supervivencia. Por ejemplo, se ha encontrado que los individuos que crecen en ambientes con alta cantidad de luz, crecen a una mayor velocidad que aquellos bajo condiciones de sombra, aunque en esta última situación, la tasa de supervivencia es mayor (Seiwa y Kikuzawa 1991; Hubbell y Foster 1992; Kitajima 1994; Kobe *et al.* 1995; Pacala *et al.* 1996; Seiwa 1998, Quintana-Ascencio *et al.* 1999)

Para ambas especies, la condición sin exclusión (SE), representó la condición más perturbada en la cual la cantidad de radiación solar, temperatura y humedad del suelo fueron más severas para el establecimiento de las plántulas, por esta razón aquellos individuos que no estuvieron rodeados de hierbas presentaron las tasas de mortalidad más altas, aunque los pocos sobrevivientes alcanzaron tallas mayores comparadas con el menor incremento de tallas en la condición CE.

En cuanto al efecto de las herbáceas, el trabajo de Myster y McCarthy (1989), da evidencia de una mayor tasa de mortalidad en plántulas cuando estas no se encuentran bajo algún vecindario; ya que el vecindario compuesto de herbáceas u otras leñosas proporciona sombra a las plántulas a la vez que mitiga las condiciones de estrés hídrico y de sobrecalentamiento (Eldridge *et al.* 1991). Aún cuando podría esperarse que existiera un proceso de competencia por humedad y luz entre las plántulas y las herbáceas (Nilsson y Orlander 1995; Davis *et al.* 1998; Gordon *et al.* 1989; Gordon y Rice 1993; Örlander *et al.* 1996), en este estudio no se tiene la evidencia concreta que apoye el argumento de que la muerte de plántulas se atribuya a la supresión del recurso por parte de las herbáceas ni como una respuesta de aclimatación de los individuos a las condiciones de los sitios, tal y como ha sido señalado en otros sistemas ecológicos (Noland *et al.* 1995)

Tomando en cuenta la estimación de las causas probables de muerte de plántulas, ya

se mencionó que la principal causa fue el déficit de humedad en el suelo; aquí se debe mencionar que el desarrollo limitado de raíces de las plántulas de *P. chiapensis* en las etapas iniciales de su crecimiento, provocó su desecación siendo probablemente la causa principal de su muerte ya sea por efecto de alta radiación en ausencia de hierbas o a que probablemente estuvieron bajo competencia en presencia de herbáceas. La inspección de las plántulas muertas demostró que éstas no desarrollaron un sistema radical más allá de unos pocos centímetros por debajo de la superficie, que en conjunto con la estructura arenosa del suelo superficial (J. Mendoza-Vega, comunicación personal) provocaron un débil afianzamiento al suelo y por lo tanto la desecación en la mayoría de los individuos.

Dentro de la condición SE las plántulas que se registraron vivas hasta el final del estudio, se encontraron establecidas debajo de algún arbusto o debajo de otro pino de mayor tamaño; esta observación podría indicar el efecto de "plantas nodrizas" las cuales actúan como facilitadoras al amortiguar las condiciones extremas de temperatura y humedad, además de que sirven como refugio contra depredadores (Callaway y D'Antonio 1991, Ramírez-Marcial 1994; Callaway 1995).

8.3.2. Crecimiento

El incremento de las variables registradas para ambas especies fue significativamente diferente. En general, la primera interpretación puede hacerse en términos de las tasas de crecimiento diferenciales reconocidas para angiospermas vs. gimnospermas (Richardson y Rundell 1998). Por ejemplo, después de ocho meses de evaluación, la altura de *A. acuminata* tuvo una relación de 9:1 con respecto al valor inicial, mientras que la relación para *P. chiapensis* fue de aproximadamente 2:1 (Figs. 9 y 10). Esta tendencia se mantuvo casi constante para el resto de las demás variables.

A pesar de que el interés inicial era probar el efecto de la interacción condición-tratamiento y no se encontraron diferencias significativas, el efecto de cada factor fue más significativo para explicar la variación en el crecimiento de las plántulas.

Para ambas especies los mayores incrementos en las variables de crecimiento se registraron en SE. Esta respuesta de mayor incremento se atribuye a la mayor disponibilidad de radiación solar, aunque este mismo factor provocó una mayor mortalidad

sobre todo en la época más seca. Nuevamente, la respuesta observada especialmente en *A. acuminata* apoya la idea de la existencia de un "compromiso (trade-off)" entre el crecimiento y la supervivencia. Esta disyuntiva entre sobrevivir o crecer ante situaciones ambientales adversas, constituye una de las características del ciclo de vida que determinan las tasas de establecimiento de las especies en ambientes heterogéneos (Welden *et al.* 1991, Bazzaz 1996; Kobe *et al.* 1998, Quintana-Ascencio *et al.* 1999).

En cambio *P. chiapensis* al igual que otras especies intolerantes a la sombra, la falta de luz incrementó la tasa de mortalidad, sin una clara evidencia de que las pocas plántulas supervivientes incrementaran su tasa de crecimiento en alguna variable con respecto a los individuos que se encontraron bajo condiciones de mayor radiación. Esta misma tendencia ha sido observada en otras especies de bosques neotropicales, (Welden *et al.* 1991) y sobre todo para otras especies de pinos en Chiapas (Ramírez-Marcial *et al.* 1996; Quintana-Ascencio *et al.* 1999).

Considerando únicamente el efecto de las hierbas sobre las diferentes variables de crecimiento, en *A. acuminata* se observó un efecto significativo en todas las variables a excepción del número de hojas; mientras que en *P. chiapensis*, solo el incremento en el diámetro se vio afectado de manera negativa por el efecto de las hierbas. Este resultado, refleja en alguna medida que el efecto de la cubierta herbácea sobre una misma variable puede diferir en función de la especie, de modo que no puede generalizarse una respuesta única (Barton y Teeri 1993; Miller *et al.* 1995; Wagner *et al.* 1996; Wagner y Radosevich 1998).

A pesar de que las plántulas de *A. acuminata* tuvieron un mayor crecimiento en presencia de pastoreo, en muchos individuos se registró un alto grado de remoción de follaje por parte del ganado. Así la respuesta de esta especie al alto grado de remoción apical fue la formación de ramas laterales muy cercanas a la base del tallo, lo que al mismo tiempo provocó un incremento diamétrico y en cobertura. Generalmente en esta condición, las plántulas que fueron ramoneadas por el ganado, correspondieron a aquellas en las cuales se retiró la cubierta herbácea (observación personal). Como consecuencia de la pérdida o disminución en el crecimiento de alguna variable, se ha documentado que las plantas tienen la habilidad de compensar la pérdida de alguna variable de crecimiento como la altura e

incrementar alguna otra, como en este caso el incremento en el diámetro y ramas laterales (p. ej. Wilson 1992; Edenius *et al.* 1993; Ramírez-Marcial 1994; Chamberlin y Aarssen 1996). Esta respuesta de crecimiento "compensatorio" se ha documentado como un cambio en la influencia de hormonas de crecimiento (P. Huante, comunicación personal), como respuesta adaptativa a la herbivoría, sin embargo, puede considerarse también como una consecuencia indirecta de presiones de selección como habilidad en la competencia intraespecífica ante altas densidades de individuos adultos de esta misma especie (Hjaltén *et al.* 1993; Strauss y Agrawal 1999)

Para el caso de *A. acuminata*, únicamente en la condición CE se observaron insectos que consumieron aproximadamente entre 1 - 50 % del total de la superficie foliar (observación personal, datos no presentados). Bajo esta misma condición (CE) todas las plántulas de esta especie perdieron sus hojas en la época de secas mientras que el crecimiento en su altura y diámetro fue mínimo.

8.3.3. Proporciones y tasas relativas de crecimiento

El análisis del comportamiento de las variables de crecimiento absolutas descritas con anterioridad permite hacer una comparación entre las especies estudiadas. Esta comparación es válida en algún sentido ya que al momento del trasplante, todas los individuos tenían la misma edad (7 meses) y de esta manera la respuesta final puede atribuirse al efecto de las condiciones experimentales impuestas.

Para obtener la proporción de crecimiento total alcanzado después de ocho meses de establecimiento de las plántulas se emplearon las PC, ya que son buenos estimadores de la respuesta global de todas las variables de crecimiento de las especies a las condiciones y tratamientos de estudio (De Steven 1991a, b; MacDonald y Weetman 1993).

Aplicando este enfoque se encontró que *A. acuminata* presentó mayores proporciones de crecimiento relativo para todas las variables que *P. chiapensis* (Fig. 11) En general el análisis de las PC mostró la misma tendencia que con los valores absolutos de crecimiento.

Las especies demandantes de luz tienden a incrementar sus tasas de crecimiento a lo largo del tiempo en mayor medida que las especies consideradas como tolerantes a la

sombra, de modo que se considera que cambios en el micrositio que incluyen disponibilidad y distribución de luz, disponibilidad de agua, temperatura, así como la producción de semillas y la frecuencia e intensidad de herbivoría son factores que afectan las tasas de crecimiento de numerosas especies arbóreas (Peters y Poulson 1994; Felfili 1995; Bazzaz 1996). El incremento poco notorio en las variables de crecimiento de *P. chiapensis* podría sugerir además de un efecto de las condiciones experimentales impuestas, el resultado del efecto del tamaño de las plántulas de esta especie (8 meses) al tiempo del trasplante. Es práctica común que en viveros forestales el tiempo de permanencia de plántulas de *Pinus* es mayor a un año antes de llevarlas a los sitios de reforestación (Carrillo-Anzures, 1986).

8.3.4. Índice de desarrollo

Para integrar la contribución de las respuestas demográficas individuales de supervivencia y crecimiento de las especies estudiadas con el índice de desarrollo que se proporcionó es posible estimar el éxito obtenido por cada especie bajo los factores en los cuales se establecieron (De Steven 1991b)

A. acuminata fue la especie más exitosa en todas las condiciones y tratamientos, ya que la contribución de su supervivencia y crecimiento fueron determinantes para su establecimiento. Bajo la condición SE *A. acuminata* tuvo un establecimiento exitoso en interacción con herbáceas (Fig. 12a). En *P. chiapensis*, el éxito de su establecimiento no fue tan notable como el de *A. acuminata*; ya que presentó una alta tasa de mortalidad que se vio reflejada en sus índices de desarrollo. Para *P. chiapensis* no se observaron diferencias significativas entre condiciones, aunque visualmente podría esperarse que bajo la interacción CECH se hubiera obtenido un mejor establecimiento (véase la escala en Fig. 12b). Bajo esta interacción, el porcentaje de plántulas supervivientes para esta especie fue el componente de mayor peso al índice de desarrollo.

Con este trabajo, podemos afirmar que el establecimiento natural o por introducción de plántulas de *P. chiapensis* tiene una etapa crítica cuando las plántulas son muy pequeñas; por esta razón, el reclutamiento natural de esta especie es muy limitado ya que son varios los factores que actúan proporcionando diversas condiciones ambientales. No

existen trabajos que incluyan otros ensayos de repoblación de esta especie en la región de estudio, por lo que no puede medirse por ahora el éxito de establecimiento observado en este trabajo. Únicamente se conoce el resultado de un ensayo de germinación de *P. chiapensis* en condiciones de campo, donde se encontró que el 100% de las plántulas murieron solo después de 2.5 meses de germinadas (Martínez-Carrasco 1998).

8.4. Variables ambientales

Aunque no se puede relacionar directamente el crecimiento individual de las plántulas con la información ambiental, si es posible analizar el comportamiento general de las variables de crecimiento a una escala mayor a nivel de condición. Para todas las variables ambientales consideradas, el sitio menos perturbado (CE), presentó una menor oscilación en la distribución temporal de las variables. La interpretación directa de esto es atribuible a la presencia de una cubierta arbórea densa, que actúa como filtro reduciendo la disponibilidad de luz, que a la vez incrementa la humedad del ambiente y la cantidad de humedad en el suelo además de que reduce las oscilaciones de temperatura del ambiente (Callaway 1995; Messier *et al.* 1998; Camacho-Cruz 1999). A pesar de que la temperatura no se considera por algunos autores como un recurso en sí para las plantas, si se considera que junto con la cantidad de luz condicionan la actividad fotosintética (Odum 1992, Ehleringer 1993; Callaway 1995). La variación en los niveles de radiación solar que penetran al interior del dosel en cualquier tipo de vegetación influye directamente en el establecimiento y crecimiento de plantas del sotobosque (Chazdon y Pearcy 1991; Watling *et al.* 1997, Messier *et al.* 1998)

En general, de la radiación solar total que penetra al interior de un bosque templado conservado y que es recibida por la vegetación del sotobosque, entre 40 - 80 % se presenta en forma de haces lumínicos (Terborgh 1985). Se ha reconocido que a niveles por debajo de 20 % de la radiación solar total, el crecimiento de varias especies del sotobosque se ve limitado, por lo que la actividad de los haces lumínicos en algunos sitios puede ayudar a predecir el crecimiento de las plantas (Chazdon 1988)

En el presente estudio *A. acuminata* y *P. chiapensis*, como especies intolerantes a la sombra presentaron consistentemente un incremento poco notorio en la altura y diámetro y

en el número total de hojas en *A. acuminata* bajo los sitios sombreados. Bajo condiciones de alta radiación solar, se ha encontrado que el crecimiento de plantas, es mucho mayor que en sitios que tiene un mínimo aporte de luz (Chazdon 1988; van Auken y Bush 1991, Welden *et al.* 1991; Cregg *et al.* 1993; Messier *et al.* 1998).

Recordando que en los sitios con un dosel muy abierto la temperatura a lo largo del día fue contrastante, al mismo tiempo se asoció con cambios en la humedad atmosférica. Un incremento en la temperatura normalmente se correspondió con una baja cantidad de humedad del ambiente, situación que condiciona los cambios en las tasas de evapotranspiración (D'Antonio *et al.* 1998). Bajo estas condiciones ambientales se esperaba que la humedad disponible en el suelo fuera mucho menor. En nuestro caso, en la condición SE se registraron valores más extremos en la cantidad de humedad del suelo y la disponibilidad de humedad en algunos meses fue mucho mayor que en la condición CE, donde el contenido de agua fue más uniforme a lo largo del año. Una posible interpretación de mayor disponibilidad de humedad en el suelo en SE durante la época fría (enero-febrero) es que la mayor cobertura vegetal de CE, demandó cantidades considerables de agua por parte del follaje que aún no se había perdido, a diferencia que en SE en esta época la demanda de humedad por la vegetación fue menor debido a que esta había perdido prácticamente todo su follaje.

Para las plántulas reintroducidas, la humedad del suelo jugó probablemente un papel importante en su establecimiento; durante la época de lluvias, se registraron encharcamientos alrededor de las plántulas que no presentaban una cubierta herbácea, por lo que las plántulas principalmente las de *P. chiapensis* pudieron morir por ahogamiento. Posteriormente, durante la época de sequía, la disponibilidad de agua para todas las plántulas fue mínima (aunque los valores promedio registrados durante enero y febrero fueron altos debido a que la toma de muestra ocurrió posterior a la caída de lluvias), lo que a su vez ocasionó que las plántulas ya establecidas se desecaran y solamente sobrevivieran las de mayor tamaño. A pesar de la poca disponibilidad de humedad en el suelo, el crecimiento de las plántulas supervivientes de ambas especies fue mucho mayor en la condición SE aunque no para la supervivencia que fue más alta en CE.

En este contexto, existen trabajos que confirman que la existencia de un estrato

ecológica debe ser tomada como un intento de imitación de la sucesión a fin de controlar dicho proceso (Ashby 1987; Stork *et al.* 1997). En los sitios altamente perturbados es donde es prioritario introducir en primer lugar especies que sirvan como "nucleadoras" o colonizadoras tempranas de modo que vayan modificando adecuadamente las condiciones ambientales del sitio y las relaciones de competencia para un establecimiento posterior de especies sucesionalmente tardías (Ashby 1987; Pilarsky 1994). Sin embargo, la restauración de un sitio no involucra únicamente la plantación de árboles, sino que además debe darse un seguimiento y cuidados a las plántulas introducidas a fin de que el éxito de las mismas sea el esperado. Así, por ejemplo algunos de los cuidados que deben presentarse en una plantación están el de plantar en el tiempo preciso cuando las condiciones ambientales no sean desfavorables para el crecimiento y/o supervivencia de cada especie en particular; como por ejemplo la humedad, estructura y fertilidad del suelo, entre otros factores que son necesarios para el éxito de la plantación (Pilarsky 1994).

En general, los sitios estudiados pertenecen a una comunidad sucesional derivada del patrón de perturbación del bosque mesófilo de montaña y se consideran como sitios altamente pinarizados, ya que *Pinus oocarpa* es la especie arbórea dominante en el dosel y con una pobre o incluso ausente representación de otros componentes leñosos como *Quercus*, *Arbustus*, *Liquidámbar* o *Cornus* que son más comunes en condiciones de baja perturbación (Ramírez-Marcial *et al.* 1999). El hecho de que existan rodales en los cuales los pinos son el componente principal ha traído como consecuencia una disminución en la complejidad estructural de los sitios, al menos en términos de especies arbóreas. Se ha registrado una reducción en la diversidad de hasta 75 % de árboles del interior y 50 % de arbustos y de helechos pero un aumento considerable en la densidad de herbáceas, principalmente gramíneas y compuestas (Quintana-Ascencio y González-Espinosa 1993; González-Espinosa *et al.* 1995b). Sin embargo, esta observación no parece necesariamente aplicable a las condiciones del Norte. Los resultados evidencian que *P. chiapensis* no tiene el potencial para establecerse bajo condiciones de alta perturbación a diferencia de otras especies de *Pinus* de la meseta Central de Chiapas (Ramírez-Marcial *et al.* 1996; Galindo-Jaimes *et al.* 1999; Quintana-Ascencio *et al.* 1999).

Como uno de los objetivos principales de la tesis es evaluar el potencial de establecimiento de plántulas de *P. chiapensis* y *A. acuminata* (7 meses de edad), a partir de

la tendencia observada entre estas especies solo *A. acuminata* parece tener un alto potencial para establecerse bajo un sistema de plantación, tal y como ha sido implementado en algunas regiones neotropicales (p. ej. Chaverri *et al.* 1997; Murillo *et al.* 1993; Cavelier 1995) Para evaluar si *A. acuminata* pueda servir como facilitadora para el establecimiento de otras especies arbóreas nativas se requiere necesariamente de más estudios que cubran diversos aspectos relacionados con su capacidad de fijación de nitrógeno en sitios perturbados, la capacidad de regeneración natural o establecimiento a partir de semillas en vez de plántulas trasplantadas, así como el monitoreo de las tasas de reclutamiento de otras especies nativas bajo su cobertura.

9. CONCLUSIONES

Con todo lo expuesto, cabe señalar que los resultados que aquí se presentan deben considerarse como preliminares; ya que representan únicamente el crecimiento adquirido por las plántulas reintroducidas durante 8 meses.

Sin embargo, hasta el momento se puede concluir que:

a) Las actividades de pastoreo y perturbación constante del bosque, por los pobladores de la región, son los factores que más influyen en el establecimiento de plántulas de árboles en comunidades derivadas del bosque mesófilo de montaña.

b) La presencia de una cubierta arbórea densa actúa como filtro que reduce la disponibilidad de luz, incrementa la humedad del ambiente y del suelo además de que reduce las oscilaciones en la temperatura ambiental.

c) Para la reintroducción de plántulas de *Pinus strobus* var. *chiapensis*, el estudio realizado no mostró un crecimiento significativo bajo las condiciones y tratamientos asignados, como consecuencia de las altas tasa de mortalidad de la especie.

d) *Alnus acuminata* ssp. *arguta* presentó un crecimiento y supervivencia mayor en sitios que presentan un dosel abierto sin importar la condición del estrato herbáceo, así para fines de restauración, esta especie es recomendable para sitios degradados que presenten alta insolación

Este trabajo ha pretendido probar y proponer bajo que patrones de intervención del bosque y manejo de la cubierta herbácea es posible promover el establecimiento e incremento del desarrollo de plántulas de especies arbóreas. Sin embargo, reconoce la necesidad de continuar con una serie de experimentos tanto en el campo como en el laboratorio que incluyan una mayor cantidad de especies y condiciones sucesionales que permitan así la protección, uso y manejo de la diversidad florística local del bosque mesófilo en el Norte de Chiapas.

10. LITERATURA CITADA

- Acenolaza, P. G., J. F. Gallardo-Lancho y P. Cuenya. 1995. Importancia del aliso andino en la conservación de ecosistemas montanos sudamericanos. II International Symposium on Sustainable Development, Huarina, Bolivia.
- Adams, T. E., P. B. Sands, W. H. Weitkamp and N. K. McDougald. 1992. Oak seedling establishment on California rangelands. *Journal of Range Management* 45: 93-98.
- Alvarez-Solís, J. D. y N. S. León-Martínez. 1997. Fertilidad del suelo y sistemas simbióticos. Páginas 43-64 en M. R. Parra-Vázquez y B. M. Díaz-Hernández editores. Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural. El Colegio de la Frontera Sur San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- Arthur, M. A., R. D. Paratley and B. A. Blankenship. 1998. Single and repeated fires affect survival and regeneration of woody and herbaceous species in an oak-pine forest. *Journal of Torrey Botanical Society* 125:225-236
- Ashby, W. S. 1987. Forest. Páginas 89-108 en W. R. Jordan III., M. E. Gilpin and J. D. Aber editores. Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research. Cambridge University Press. United Kingdom.
- Augsburger, C. K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings. a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72:777-795.
- Barton, A. M. and J. A. Teeri. 1993. The ecology of elevational positions in plants: drought resistance in five montane pine species in southeastern Arizona. *American Journal of Botany* 80: 15-25.
- Bazzaz, F. A. 1996. Plants in changing environments. Cambridge University Press. United Kingdom.
- Berkowitz, A. R., C. D. Canham and V. R. Kelly. 1995. Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* 76: 1156-1168.
- Berlin, B., D. E. Breedlove and P. H. Raven. 1974. Principles of tzeltal classification. An

- introduction to the botanical ethnography of a mayan-speaking people of Highland Chiapas. Academic Press. New York, U. S. A.
- Bierregaard, R. O., T. E. Lovejoy, V. Kapos, A. A. dos Santos and R. W. Hutchings. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *BioScience* 42: 859-866.
- Blake MacDonald, G. and G. F. Weetman. 1993. Functional growth analysis of conifer seedling responses to competing vegetation. *The Forestry Chronicle* 69: 64-70
- Breedlove, D. E. 1981. Flora of Chiapas. Part I: Introduction to the Flora of Chiapas. The California Academy of Sciences. San Francisco, California, U. S. A.
- Breedlove, D. E. 1986. *Listados florísticos de México IV. Flora de Chiapas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Brown, J. R., J. C. Scanlan and J. C. McIvor. 1998. Competition by herbs as limiting factor in shrub invasion in grassland: a test with different growth forms. *Journal of Vegetation Science* 9: 829-836.
- Brown, V. K. and T. R. E. Southwood. 1987. Secondary succession: patterns and strategies. Páginas 315-337 en A. G. Gray, M. J. Crawley and P. J. Edwards editores. *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, United Kingdom.
- Bubb, P. 1991. The current situation of the cloud forest in northern Chiapas, México. Reporte final ECOSFERA / PRONATURA / The Percy Sladen Memorial Fund / Fauna and Flora Preservation Society Edinburgo, United Kingdom.
- Buckley, D. S., T. L. Sharik and J. G. Isebrands. 1998. Regeneration of northern red oak. positive and negative effects of competitor removal. *Ecology* 79: 65-78.
- Bush, J. K. and O. W. van Auken. 1989. Soil resource levels and competition between a woody and herbaceous species. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 116: 22-30.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349
- Callaway, R. M. and C. D'Antonio. 1991. Shrub facilitation of coast live oak establishment in central California. *Madroño* 38: 158-169.

- Camacho-Cruz, A. 1999. Germinación y sobrevivencia de especies arbóreas en bosques perturbados en Los Altos de Chiapas, México. Tesis de maestría en ciencias El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- Campbell, B. D., J. P. Grime, J. M. L. Mackey and A. Jalili. 1991. The quest for a mechanistic understanding of resource competition in plant communities: the role of experiments. *Functional Ecology* 5: 241-253
- Carlson, M. C. 1954. *Floral elements of the pine-oak-liquidambar forest of Montebello*, Chiapas, México. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 81: 387-399.
- Carrillo-Anzures, F. 1986. Época y sistema de plantación, edad de la planta y preparación del terreno en la regeneración artificial de *Pinus montezumae* Lamb. en el campo experimental forestal San Juan Tetla, Puebla. Tesis de maestría en ciencias Colegio de Postgraduados, Montecillos, México.
- Cavelier, J. 1995. Reforestation with the native tree *Alnus acuminata*. effects of phytodiversity and species richness in an upper montane rain forest area of Colombia. Páginas 125-137 en L. S. Hamilton, J. O., Juvik and F. N. Scatena editores *Tropical Montane Cloud Forest*. Springer-Verlag, Inc New York, U. S. A.
- Cavelier, J. and A. Tobler. 1998. The effect of abandoned plantations of *Pinus patula* and *Cupressus lusitanica* on soils and regeneration of a tropical montane rain forest in Colombia. *Biodiversity and Conservation* 7: 335-347.
- Clements, F. E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Publication 424. Carnegie Institute of Washington. Washington, U. S. A.
- Clüsener Godt, M. and M. Hadley. 1993. *Ecosystem rehabilitation and forest regeneration in the humid tropics: case studies and management insights*. Páginas 25-36 en H. Lieth and M. Lohmann editores. *Restoration of tropical forest ecosystems* Kluwer Academic Publishers The Netherlands.
- Collins, S. L. and R. E. Good. 1987. The seedling regeneration niche: habitat structure of tree seedlings in an oak-pine forest. *Oikos* 48: 89-98.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.

- Connell, J. H. and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Cregg, B. M., R. O. Teskey and P. M. Dougherty. 1993. Effect of shade stress on growth, morphology and carbon dynamics of loblolly pine branches. *Trees* 7: 208-213.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México Pasado, presente y futuro. CONABIO/IB UNAM/Sierra Madre, A. C. México, D. F.
- Chamberlin, E. A. and L. W. Aarssen. 1996. The cost of apical dominance in white pine (*Pinus strobus* L.): Growth in multi-stemmed versus single-stemmed trees. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 123: 268-272.
- Chaverri, A., E. Zúñiga y A. Fuentes. 1997. Crecimiento inicial de una plantación mixta de *Quercus*, *Cornus*, *Alnus* y *Cupressus* en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 45: 777-782.
- Chazdon, R. L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. Páginas 1-63 en M. Begon, A. H. Fitter, E. D. Ford and A. MacFadyen editores. 1988 *Advances in Ecological Research*. Academic Press, Londres. Great Britain.
- Chazdon, R. L. and R. W. Pearcy. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience* 41: 760-766.
- Chiariello, N. R., H. A. Mooney and K. Williams. 1989. Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. Páginas 327-365 en R. W. Pearcy, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney and P. W. Rundel editores. *Plant physiological ecology*. Chapman y Hall. Great Britain.
- D'Antonio, C. M., R. F. Huges, M. Mack, D. Hitchcock and P. M. Vitousek. 1998. The response of native species to removal of invasive exotic grasses in a seasonally dry Hawaiian woodland. *Journal of Vegetation Science* 9: 699-712.
- Davis, M. A., K. J. Wragge and P. B. Reich. 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology* 86: 652-661.

- Davis, M. A., J. Villinski, S. McAndrew, H. Scholtz and E. Young. 1991. Survivorship of *Penstemon grandiflorus* in an oak woodland: combined effects of fire and pocket gophers. *Oecologia* 86: 113-118.
- Day, R. W. and G. P. Quinn. 1989. *Comparisons of treatments after an analysis of variance* in Ecology. *Ecological Monographs* 59: 433-463.
- De Steven, D. 1991a. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology* 72: 1066-1075.
- De Steven, D. 1991b. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology* 72: 1076-1088.
- Dzwonko, Z. 1993. Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. *Journal of Vegetation Science* 4: 693-698
- Edenius, L., K. Danell and R. Bergstrom. 1993. Impact of herbivory and competition on compensatory growth in woody plants: winter browsing by moose on Scots pine. *Oikos* 66: 286-292.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts: initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4: 412-417.
- Eguiluz, P. T. 1985. Descripción botánica de los pinos mexicanos. *División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Chapingo*. Chapingo, México.
- Ehleringer, J. R. 1993. Temperature and energy budgets. Páginas 117-135 en R. W. Pearcy, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney and P. W. Rundel editores *Plant physiological ecology*. Chapman y Hall Great Britain.
- Eldridge, D. J., M. Westoby and K. G. Holbrook. 1991. Soil-surface characteristics, microtopography and proximity to mature shrubs: effects on survival of several cohorts of *Atriplex vesicaria* seedlings. *Journal of Ecology* 78: 357-364
- Evans, J. 1992. *Plantation forestry in the tropics*. Tree planting for industrial, social, environmental and agroforestry purposes. Clarendon Press. Oxford, Gran Bretaña
- Farjon, A. and B. T. Styles. 1997. *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotropica*. Monograph 75. Published for Organization for Flora Neotropica by New York Botanical Garden.

New York, U. S. A.

- Felfili, J. M. 1995. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over a six-year period (1985-1991). *Journal of Tropical Ecology* 11: 67-83
- Fenner, M. 1987. Seed characteristics in relation to succession. Páginas 103-114 en A. G. Gray, M. J. Crawley and P. J. Edwards editores. *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publications Oxford, Gran Bretaña.
- Fernández-Alés, R., J. M. Laffarga and F. Ortega. 1993. Strategies in Mediterranean grassland annuals in relation to stress and disturbance *Journal of Vegetation Science* 4: 313-322.
- Ferraz, J. B. S. 1993. Soil factors influencing the reforestation on mining sites in Amazonia. Páginas 47-52 en H. Lieth and M. Lohmann editores. *Restoration of tropical forest ecosystems*. Kluwer Academic Publishers The Netherlands.
- Finegan, B. 1984. Forest Succession. *Nature* 312: 109-114.
- Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994 Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. CONABIO y UNAM México, D. F.
- Galindo-Jaimes, L. 1999. Estructura y composición de rodales dominados por *Pinus* spp. en Los Altos de Chiapas, México. Tesis de maestría en ciencias. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, U.N.A.M. México, Distrito Federal, México.
- Gibson, D. J., S. L. Collins and R. E. Good 1988. Ecosystem fragmentation of oak-pine forest in the New Jersey Pinelands. *Forest Ecology and Management* 25. 105-122.
- Gill, D. S. and P. L. Marks. 1991. Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York. *Ecological Monographs* 61: 183-205
- Gilliam, F. S., N. L. Turrill and M. B. Adams 1995. Herbaceous-layer and overstorey species in clear-cut and mature Central Appalachian hardwood forests. *Ecological Applications* 5: 947-955
- Gleason, H. A. 1917. The structure and development of the plant association *Bulletin of*

the Torrey Botanical Club 43: 463-481.

- Glenn-Lewin, D. C., R. P. Peet and T. T. Veblen. 1992. Plant succession. Chapman y Hall Great Britain.
- Gobierno del estado de Chiapas. 1988. Los municipios de Chiapas. Chiapas, México.
- Goldberg, D. E. 1987. Neighborhood competition in an old-field plant community. *Ecology* 68: 1211-1223.
- González-Espinosa, M., P. F. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial and P. Gaytán-Guzmán. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forest in the highlands of Chiapas, México. *Journal of Vegetation Science* 2: 351-360.
- González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, P. F. Quintana-Ascencio y M. Martínez-Icó. 1992. La utilización de los encinos y la conservación de la biodiversidad en los Altos de Chiapas. Memorias del III Seminario Nacional sobre utilización de encinos. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares N. L., 4-6 de noviembre. Reporte Científico. Número especial 15.
- González-Espinosa, M., S. Ochoa-Gaona, N. Ramírez-Marcial and P. F. Quintana-Ascencio. 1995a. Current land-use trends and conservation of old-growth forest habitats in the highlands of Chiapas, México. Páginas 190-198 en M. A. Wilson and S. A. Sader editores. Conservation of neotropical migrant birds in México. Maine Agricultural and Forest Experiment Station. Miscellaneous Publication 727.
- González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, P. F. Quintana-Ascencio y M. Martínez-Icó. 1995b. La utilización de los encinos y la conservación de la biodiversidad en los Altos de Chiapas. Memorias del III Seminario nacional sobre utilización de encinos. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, México. Reporte científico. Número especial 15: 183-197.
- González-Espinosa, M., S. Ochoa-Gaona, N. Ramírez-Marcial y P. F. Quintana-Ascencio. 1997. Contexto vegetacional y florístico de la agricultura. Páginas 85-117 en M. Parra-Vázquez y B. M. Díaz-Hernández editores. Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural. Tomo I. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.

- González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, S. Ochoa-Gaona and B. H. J. de Jong. 1998. Human disturbance and tree diversity in the highlands of Chiapas, México. En revisión en *Journal of Vegetation Science*.
- Gordon, D. R. and K. J. Rice. 1993. Competitive effects of grassland annuals on soil water and blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings. *Ecology* 74: 68-82.
- Gordon, D. R., J. M. Welker, J. W. Wenke and K. J. Rice. 1989. Competition for soil water between annual plants and blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings. *Oecologia* 79: 533-541.
- Grime, J. P. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Limusa, México, D. F.
- Gross, R. S. and P. A. Werner. 1983. Probabilities of survival and reproduction relative to rosette size in the common burdock (*Arctium minus*: Compositae). *American Midland Naturalist* 109: 184-193.
- Hamilton, L. S., J. O. Juvik and F. N. Scatena. 1995. The Puerto Rico Tropical Cloud Forest Symposium: Introduction and workshop synthesis. Páginas 1-23 en L. S. Hamilton, J. O., Juvik and F. N. Scatena editores. *Tropical Montane Cloud Forest*. Springer-Verlag, Inc. New York, U. S. A.
- Harrison, J. S. and P. A. Werner. 1984. Colonization by oak seedlings into a heterogeneous successional habitat. *Canadian Journal of Botany* 62: 559-563.
- Hill, J. D., C. D. Canham and D. M. Wood. 1995. Patterns and causes of resistance to tree invasion in rights-of-way. *Ecological Applications* 5: 459-470.
- Hjältén, J., K. Danell and L. Ericson. 1993. Effects of simulated herbivory and intraspecific competition on the compensatory ability of birches. *Ecology* 74: 1136-1142.
- Horn, H. S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 25-37.
- Hubbell, S. P. and R. B. Foster. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos* 63: 48-61.

- Jardel, P. E. J. 1986. Efecto de la explotación forestal en la estructura y regeneración del bosque de coníferas de la vertiente oriental del Cofre de Perote, Veracruz, México Biotica 11. 247-270
- Jardel, P. E. J. y L. R. Sánchez-Velásquez. 1989. La sucesión forestal: fundamento ecológico de la silvicultura. Ciencia y Desarrollo 84: 33-43.
- Jardel, P. E. J., A. L. Santiago y M. M. E. Muñoz. 1993. El bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. Tiempos de Ciencia 30. 20-28
- Jones, R. H., B. P. Allen and R. R. Sharitz. 1997. Why do early-emerging tree seedlings have survival advantages? a test using *Acer rubrum* (Aceraceae). American Journal of Botany 84: 1714-1718
- Jordan III, W. R., M. E. Gilpin and J. D. Aber editores. 1987. Restoration ecology. ecological restoration as a technique for basic research Páginas 151-161 en Restoration Ecology. A synthetic approach to ecological research. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. Oecologia 98: 419-428.
- Kobe, R. K., S. W. Pacala, J. A. Silander, Jr. and C. D. Canham. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. Ecological Applications 5: 517-532
- Kok, K., P. A. Verwij and H. Beukema. 1995. Effects of cutting and grazing on andean treeline vegetation. Páginas 527-239 en S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero and J. L. Luteyn editores. Biodiversity and conservation of neotropical montane forest. The New York Botanical Garden. New York, U. S. A.
- Lamb, D. and P. Lawrence. 1993. Mixed specie plantations using high value rainforest trees in Australia. Páginas 101-108 en H. Lieth and M. Lohmann editores. Restoration of tropical forest ecosystems. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands.
- MacDonald, G. B. and G. F. Weetman. 1993. Functional growth analysis of conifer seedling responses to competing vegetation. The Forestry Chronicle 69: 64-70.
- Maguire, D. A. and R. T. T. Forman. 1983. Herb cover effects on tree seedling patterns in a

- mature Hemlock-hardwood forest. *Ecology* 64: 1367-1380
- Martínez-Carrasco, N. 1998. Atributos poblacionales y reproductivos de *Pinus chiapensis* en Chiapas, México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica* 69: 119-134.
- Meier, A. J., S. P. Bratton and D. C. Duffy 1995. Possible ecological mechanisms for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forests *Ecological Applications* 5: 935-946.
- Messier, C., S. Parent and Y. Bergeron. 1998. Effects of overstory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forest *Journal of Vegetation Science* 9: 511-520
- Miller, J. H., B. R. Zutter, S. M. Zedaker, M. B. Edwards and R. A. Newbold. 1995. Early plant succession in loblolly pine plantations as affected by vegetation management *Southern Journal of Applied Forestry* 19: 109-126.
- Miranda, F. 1952. *La vegetación de Chiapas*. Consejo Estatal para la Cultura y las Artes de Chiapas 3a. edición. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Montagnini, F. and R. O. Mendelsohn. 1997. Managing forest fallows: improving the economics of swidden agriculture. *Ambio* 26: 118-123.
- Mueller-Dombois, D. and H. Ellenberg 1974. *Aims and methods of vegetation ecology* John Wiley and Sons, Inc. E. U. A
- Murillo-Gamboa, O., B. Vilchéz-Alvarado y E. Rojas-Cruz. 1993. Poblaciones naturales de *Alnus acuminata* ssp. *arguta* (Schlectendal) Furlow en Costa Rica. *Boletín No. 7. Mejoramiento genético y semillas forestales*. CATIE, Costa Rica.
- Müllerried, F. K. G. 1957. *Geología de Chiapas*. Gobierno Constitucional del Estado Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Myster, R. W. and B. C. McCarthy. 1989. Effects of herbivory and competition on survival of *Carya tomentosa* (Juglandaceae) seedlings. *Oikos* 56: 145-148.
- Narave, F. H. y K. Taylor. 1997. Pinaceae. *Flora de Veracruz* 98. 20-21.
- Nee, M. 1981. Betulaceae. *Flora de Veracruz* 20: 4-7.

- Nilsson, U. and G. Örlander. 1995. Effects of some regeneration methods on drought damage of newly planted Norway spruce seedling. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 790-802.
- Noland, T. L., G. H. Mohammed and R. G. Wagner. 1995. Early indicators of herbaceous competition effects on Jack pine, Eastern white pine and Black spruce. Second International Conference on forest vegetation management, Rotorua, New Zealand, 20-24 March. FRI Bulletin No. 192
- Noland, T. L., G. H. Mohammed and R. G. Wagner. 1998. Competition tolerance of bareroot and container seedlings of Jack pine, White pine and Black spruce. Páginas 233-235 en R. G. Wagner and D. G. Thompson compiladores. Third international conference on forest vegetation management: popular summaries. Ont. Mi. Nat. Resour., Ontario Forestry Research Institute, Forest research information paper No 141.
- Odum, E. P. 1992. La energía. Páginas 69-108 en: E. P. Odum *Ecología: bases científicas para un nuevo paradigma*. Barcelona, España.
- Oosterheld, M. and O. E. Sala. 1990. Effects of grazing on seedling establishment: the role of seed and safe-site availability. *Journal of Vegetation Science* 1: 353-358.
- Örlander, G., U. Nilsson and J. E. Hällgren. 1996. Competition for water and nutrients between ground vegetation and planted *Picea abies*. *New Zealand of Forestry Science* 26: 99-117.
- Pacala, S. W., C. D. Canham, J. Saponara, J. A. Silander, Jr., R. K. Kobe and E. Ribbens. 1996. Forest models defined by field measurements: Estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66: 1-43.
- Parra-Vázquez, M. R. y B. M. Díaz-Hernández editores. 1997. Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- Parrotta, J. A. 1993. Secondary forest regeneration on degraded tropical lands. The role of plantations as "foster ecosystems". Páginas 63-73 en H. Lieth and M. Lohmann editores. *Restoration of tropical forest ecosystems*. Kluwer Academic Publishers. The

Netherlands.

- Peters, R. and T. L. Poulson. 1994. Stem growth and canopy dynamics in a world-wide range of *Fagus* forests. *Journal of Vegetation Science* 5: 421-432
- Pickett, S. T. A. and P. S. White. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Inc Nueva York, E. U. A.
- Pickett, S. T. A. and R. S. Ostfeld. 1995. The shifting paradigm in ecology. Páginas 261-278 en R. L. Knight and S. F. Bates editores. A new century for natural resources management. Island Press Washington, U. S. A.
- Pickett, S. T. A., S. L. Collins and J. J. Armesto. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review* 53: 335-371.
- Pilarsky, M. 1994. Reforestation and tree planting: a resource guide. Páginas 148-151 en M. Pilarsky editor. Restoration forestry. An international guide to sustainable forestry practices. Kivaki Press. U. S. A.
- Pool-Novelo, L. 1997. Intensificación de la agricultura tradicional y cambios en el uso del suelo. Páginas 1-22 en M. R. Parra-Vázquez y B. M. Díaz-Hernández editores. Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- Quintana-Ascencio, P. F. y M. González-Espinosa. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 21: 43-57.
- Quintana-Ascencio, P. F., N. Ramírez-Marcial and M. González-Espinosa. 1999. Sapling survival and growth of conifers and broad-leaves species in successional forests of the highlands of Chiapas, Mexico. Manuscrito para Forest Ecological Management.
- Ramírez-Marcial, N. 1994. Supervivencia y crecimiento de árboles en matorrales y pastizales de los Altos de Chiapas. Tesis de maestría en ciencias. Colegio de Postgraduados, México.
- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa y P. F. Quintana-Ascencio. 1992. Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosques de pino-encino de los

- Altos de Chiapas, México Acta Botánica Mexicana 20: 59-75.
- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa y E. García-Moya. 1996. Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de los Altos de Chiapas, México Agrociencia 30: 249-257.
- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa y G. Williams-Linera 1999. Disturbio humano del bosque mesófilo en las montañas del norte de Chiapas, México Manuscrito inédito. 39 p.
- Ramírez-Marcial, N., S. Ochoa-Gaona, M. González-Espinosa y P. F. Quintana-Ascencio. 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. Acta Botánica Mexicana 44. 59-85.
- Ratliff, R. D. and R. G. Denton 1991. Site preparation + 1 year: Effect on plant cover and soil properties. USDA Forest Service. Research Note PSW-RN-412: 1-5.
- Richardson, D. M. and P. W. Rundell. 1998. Ecology and biogeography of *Pinus*: an introduction. Páginas 3-40 en D. M. Richardson editor. Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press. United Kingdom.
- Richardson, D. M. and S. Y. Higgins. 1998. Pines as invaders in the southern hemisphere. Páginas 450-473 en: D. M. Richardson editor. Ecology and biogeography of *Pinus* Cambridge University Press. United Kingdom.
- Richardson, D. M. and W. J. Bond. 1991. Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions. The American Naturalist 137: 639-668.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D. F., México
- 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. y L. Vela. 1966. *Pinus strobus* var. *chiapensis* en la Sierra Madre del Sur de México. Ciencia 24: 211-216.
- Saldaña-Acosta, A. y E. J. Jardel, P. 1991. Regeneración natural del estrato arbóreo en bosques subtropicales de montaña en la Sierra de Manantlán, México: Estudios preliminares. Biotam 3: 36-50.

- Santiago-Vera, T. 1995 Estudio sistemático del género *Pinus* en la Meseta Central de Chiapas Tesis de licenciatura. ICACH, Escuela de Biología. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Sarmiento, F. O. 1995. Human impacts on the cloud forest of the upper Guayllabamba river basin, Ecuador and suggested management responses. Páginas 284-295 en L. S Hamilton, J. O., Juvik and F. N. Scatena editores. Tropical Montane Cloud Forest. Springer-Verlag, New York, Inc. Nueva York, E. U. A.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs and C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Savage, M. 1997. The role of anthropogenic influences in a mixed-conifer forest mortality episode. *Journal of Vegetation Science* 8: 95-104.
- Secretaría de Hacienda. 1997. Agenda estadística del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- SEDESOL. 1994. Norma Oficial Mexicana NOM-ECOL-059, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial y que establece especificaciones para su protección. *Diario Oficial*, 16 de mayo, México, Distrito Federal, México
- Seiwa, K. 1998. Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different overstorey phenologies in deciduous broad-leaves forest *Journal of Ecology* 86: 219-228.
- Seiwa, K. and K. Kikuzawa. 1991. Phenology of tree seedlings in relation to seed size. *Canadian Journal of Botany* 69: 532-538.
- Siebel, H. N. and I. M. Bouwma. 1998 The occurrence of herbs and woody juveniles in a hardwood floodplain forest in relation to flooding and light. *Journal of Vegetation Science* 9: 623-630.
- Sokal, R. R. and F. J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3rd ed. W. H. Freeman and Company. New York, U S. A.
- Spurr, S H. y B. V. Barnes. 1982. *Ecología forestal*. AGT Editor, S. A. México, D. F.,

México.

- Stadtmuller, T 1987. Los bosques nublados en el trópico húmedo. Una revisión bibliográfica. Universidad de las Naciones Unidas, CATIE Costa Rica
- Steel, R. G. D. y J. H. Torrie. 1988. Bioestadística: Principios y Procedimientos. 2a edición. McGraw-Hill. México, D. F. México.
- Stork, N. E , T. J. B. Boyle, V. Dale, H. Eeley, B. Finegan, M. Lawes, N. Manokaran, R. Prabhu and J Soberón. 1997. Criteria and indicators for assesing the sustainability of forest management: conservation of biodiversity. Working paper No. 17 Center for international forestry research, Indonesia.
- Strauss, S. Y. and A. A. Agrawal. 1999. The ecology and evolution on plant tolerance to herbivory. TREE 14: 179-185.
- Terborgh, J 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forest. The American Naturalist 126: 760-776
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princenton University Press. Princenton, U S. A.
- Tilman, D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. Oikos 58: 3-15.
- Titus, J. H. 1990. Microtopography and woody plant regeneration in a hardwood floodplain swamp in Florida. Bulletin of the Torrey Botanical Club 117: 429-437.
- Toledo, V. M. and M. J. Ordóñez. 1993. The biodiversity scenario of México: A review of terrestrial habitats. Páginas 757-777 en T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa editores. Biological diversity of México: Origins and distribution. Oxford University Press. New York, U. S. A.
- Trujillo, L. y C. Guadarrama. 1994. Conservación integral de sistemas agroforestales y relictos de bosque mesófilo. Páginas 407-418 en A. Licona Vargas, J. Duch Gary y J. Larios Romero editores. Aprovechamiento de los recursos naturales en la agricultura mexicana. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México.
- van Auken, O. W. and J. K. Bush. 1987. Influence of plant density on the growth of

- Prosopis glandulosa* var. *glandulosa* and *Buchloe dactyloides*. Bulletin of the Torrey Botanical Club 114: 393-401.
- van Auken, O. W. and J. K. Bush. 1988. Competition between *Schizachyrium scoparium* and *Prosopis glandulosa*. American Journal of Botany 75: 782-789.
- van Auken, O. W. and J. K. Bush. 1991. Influence of shade and herbaceous competition on the seedling growth of two woody species. Madroño 38: 149-157.
- van Reeuwijk, J. 1995. Procedures for soil analysis. International soil reference and information center. Technical paper No. 9. ISRIC-FAO, Wageningen.
- Vilà, M. 1997. Effect of root competition and shading on resprouting dynamics of *Erica multiflora* L. Journal of Vegetation Science 8: 71-80.
- Wagner, R. G. and S. R. Radosevich. 1998. Neighborhood approach for quantifying interspecific competition in coastal Oregon forest. Ecological Applications 8: 779-794.
- Wagner, R. G., T. L. Noland and G. H. Mohammed. 1996. Timing and duration of herbaceous vegetation control around four northern coniferous species. New Zealand Journal of Forestry Science 26: 36-52.
- Walter, K. S. and H. J. Gillet (editores). 1998. 1997 IUCN. Red list of threatened plants. Compiled by the World Conservation Monitoring Centre. IUCN - The World Conservation Union, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 862 pp.
- Watling, J. R., M. C. Ball and I. E. Woodrow. 1997. The utilization of lightflecks for growth in four Australian rain-forest species. Functional Ecology 11: 231-239
- Welden, C. W., S. W. Hewett, S. P. Hubbel and R. B. Foster. 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. Ecology 72: 35-50.
- Werner, P. A. and A. L. Harbeck. 1982. The pattern of tree seedling establishment relative to staghorn sumac cover in Michigan old fields. American Midland Naturalist 108: 124-132.
- Whitney, G. G. and D. R. Foster. 1988. Overstorey composition and age as determinants of the understorey flora of woods of central New England. Journal of Ecology 76: 867-

- Wilson, B. E. 1992. Compensatory growth in shoot populations of young pine trees. *Trees* 6: 204-209.
- Wilson, S. D. and D. Tilman. 1991. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* 72. 1050-1065.
- 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. 1993. Soil seed bank in four lower montane forest of Mexico *Journal of Tropical Ecology* 9: 321-337.
- Yeaton, R. I. 1981. Seedlings characteristics and elevational distributions of pines (Pinaceae) in the Sierra Nevada of central California. a hypotesis. *Madroño* 28: 67-77.
- Zamora, C. y V. Velasco. 1977. *Pinus strobus* var. *chiapensis*, una especie en peligro de extinción en el estado de Chiapas *Ciencia Forestal* 2. 3-23.
- Zuill, H. A. and E. W. Lathrop. 1975. The structure and climate of a tropical montane rain forest and an associated temperate pine-oak-liquidambar forest in the Northern Highlands of Chiapas, Mexico. *Anales del Instituto de Biología, UNAM* 46: 73-118.

Apéndice I. Porcentaje relativo de aporte de las especies de herbáceas y de elementos dominantes no vegetales registrados en condiciones de ocurrencia y ausencia de fuego. Las especies se presentan en orden taxonómico a partir de clase, familia, género y especie

Especie	CE	SE
	No quemado	Quemado
Hojarasca	82.020	35.498
Piedra	2.366	7.979
Suelo desnudo	0.610	14.607
PTERIDOPHYTA		
POLYPODIACEAE		
<i>Polypodium plesiosorum</i>	0.459	-
<i>Pteridium aquilinum</i>	0.422	0.590
ANGIOSPERMAE: Dicotyledoneae		
ANACARDIACEAE		
<i>Toxicodendron sp.</i>	0.179	0.381
CARYOPHYLLACEAE		
<i>Drymaria cordata</i>	0.000	9.351
COMPOSITAE		
<i>Elephantopus sp</i>	0.275	0.209
<i>Eupatorium karwinskianus</i>	0.174	-
<i>Hieracium irazuense</i>	0.037	-
<i>Melampodium montanum</i>	0.101	-
<i>Stevia ovata</i>	0.408	-
<i>Stevia serrata</i>	1.518	2.342
CRUCIFERAE		
<i>Brassica campestris</i>	-	0.190
EUPHORBIACEAE		
<i>Euphorbiaceae</i>	-	1.676
<i>Chamaesyce hypericifolia</i>	-	1.047
GERANIACEAE		1.028
<i>Geranium goldmani</i>	-	-
<i>Geranium sp.</i>	0.018	-
LEGUMINOSAE		
<i>Cologania broussonettii</i>	0.028	1.047
<i>Cologania procumbens</i>	0.995	3.066
<i>Crotalaria quercetorum</i>	0.005	-
<i>Desmodium sp.</i>	0.972	2.952
Leguminosa 1	0.000	1.828
<i>Phaseolus sp</i>	1.697	-
OXALIDACEAE		
<i>Oxalis corniculata</i>	-	0.609
PHYTOLACCACEAE		0.381
<i>Phytolaca icosandra</i>	-	-
PLANTAGINACEAE	0.046	-
<i>Plantago australis</i>	-	-
RANUNCULACEAE		
<i>Ranunculus petolaris</i>	0.303	-
RUBIACEAE		
<i>Borreria laevis</i>	0.055	-
<i>Crusea calocephala</i>	0.624	1.695

<i>Crusea sp.</i>	0.000	1.657
UMBELLIFERAE		
<i>Eryngium gracile</i>	0.073	-
<i>Hydrocotyle umbellata</i>	0.523	-
<i>Micropleura renifolia</i>	0.064	-
VIOLACEAE		
<i>Viola sp</i>	0.055	-
ANGIOSPERMAE: Monocotyledoneae		
COMMELINACEAE		
<i>Commelina erecta</i>	-	0.190
CYPERACEAE		
<i>Cyperaceae</i>	0.009	-
GRAMINEAE		
<i>Arthraxon quartianus</i>	0.963	3.123
<i>Panicum aff trichoides</i>	0.202	6.018
<i>Panicum laxiflorum</i>	2.417	0.667
<i>Panicum sp.</i>	1.674	-
LILIACEAE		
<i>Hypoxis decumbens</i>	0.692	1.866
SMLACACEAE		
<i>Smilax lanceolata</i>	0.018	-
TOTAL	100	100
Total de especies	30	22

Apéndice II. Promedio (media + error estándar) de las TRC calculadas para cada variable de crecimiento evaluadas en las plántulas de *A. acuminata* durante septiembre a abril de 1999 en las interacciones: CECH = con exclusión con hierbas, CESH = con exclusión sin hierbas, SECH = sin exclusión con hierbas y SESH = sin exclusión sin hierbas. Los promedios representan la agrupación de las tres repeticiones de cada interacción.

	oct-sep		nov-oct		dic-nov		ene-dic		feb-ene		mar-feb		abr-mar								
n	x	± ee	n	x	± ee	n	x	± ee	n	x	± ee	n	x	± ee							
<i>Altura</i>																					
CECH	42	0.439	0.006	41	0.316	0.003	38	0.114	0.004	38	0.077	0.003	38	0.055	0.003	34	0.100	0.007	21	-0.048	0.015
CESH	43	0.505	0.008	43	0.371	0.004	40	0.128	0.003	39	0.096	0.004	33	0.058	0.003	26	0.113	0.004	21	-0.033	0.007
SECH	43	0.561	0.008	41	0.227	0.008	40	0.127	0.007	39	0.125	0.008	37	-0.001	0.010	32	0.131	0.004	24	-0.081	0.018
SESH	36	0.603	0.009	36	0.302	0.007	33	0.112	0.006	29	0.063	0.009	25	0.089	0.003	24	0.100	0.003	18	0.049	0.003
<i>Díámetro</i>																					
CECH	42	0.051	0.004	41	0.226	0.004	38	0.093	0.004	38	0.183	0.003	38	0.046	0.004	34	-0.046	0.005	21	-0.047	0.011
CESH	43	0.060	0.004	43	0.291	0.003	40	0.102	0.003	39	0.198	0.003	33	0.053	0.005	26	-0.027	0.011	21	0.043	0.012
SECH	43	0.336	0.004	41	0.433	0.005	40	0.141	0.006	39	0.255	0.009	37	0.083	0.003	32	0.047	0.004	24	0.070	0.009
SESH	36	0.394	0.005	36	0.402	0.005	33	0.126	0.004	29	0.241	0.010	25	0.046	0.020	24	0.174	0.016	18	0.041	0.005

Apéndice II. (Continuación)

Cobertura

CECH	42	0.690	0.011	41	0.550	0.012	38	0.159	0.009	38	-0.054	0.023	38	-0.356	0.025	34	-1.021	0.037	21	-1.557	0.057
CESH	43	0.732	0.013	43	0.521	0.013	40	0.117	0.011	39	-0.044	0.017	33	-0.166	0.031	26	-0.755	0.042	21	-1.640	0.072
SECH	43	0.676	0.019	41	0.455	0.016	40	0.250	0.010	39	0.100	0.022	37	-0.084	0.030	32	0.147	0.015	24	-0.548	0.085
SESH	36	0.805	0.015	36	0.537	0.017	33	0.122	0.017	29	0.186	0.022	25	0.117	0.009	24	-0.022	0.012	18	0.041	0.022

Hojas

CECH	42	0.254	0.008	41	0.139	0.006	38	-0.053	0.007	38	-0.109	0.009	38	-0.594	0.013	34	-0.358	0.015	21	-0.722	0.026
CESH	43	0.301	0.007	43	0.206	0.007	40	-0.114	0.009	39	-0.205	0.017	33	-0.238	0.020	26	-0.240	0.011	21	-0.719	0.041
SECH	43	0.360	0.014	41	0.360	0.011	40	0.265	0.010	39	-0.019	0.016	37	-0.299	0.023	32	0.306	0.017	24	-0.405	0.010
SESH	36	0.415	0.015	36	0.387	0.016	33	0.118	0.018	29	0.166	0.017	25	0.018	0.015	24	0.068	0.013	18	0.048	0.024

Apéndice III Promedio (media + error estándar) de las TRC calculadas para cada variable de crecimiento evaluadas en las plántulas de *P. chiapensis* durante septiembre a abril de 1999 en las interacciones: CECH = con exclusión con hierbas, CESH = con exclusión sin hierbas, SECH = sin exclusión con hierbas y SESH = sin exclusión sin hierbas. Los promedios representan la agrupación de las tres repeticiones de cada interacción.

	oct-sep		nov-oct		dic-nov		ene-dic		feb-ene		mar-feb		abr-mar								
n	x	± ee	n	x	± ee	n	x	± ee	n	x	± ee	n	x	± ee							
Altura																					
CECH	87	0.048	0.001	81	0.050	0.001	79	0.023	0.001	75	0.047	0.001	69	0.016	0.001	50	0.027	0.004	12	0.019	0.008
CESH	80	0.016	0.001	72	0.068	0.002	62	0.032	0.001	57	0.074	0.001	47	0.015	0.002	27	0.043	0.004	4	0.001	0.016
SECH	74	0.025	0.002	61	0.043	0.002	50	0.024	0.002	42	0.094	0.003	28	-0.016	0.005	15	0.116	0.010	3	-0.038	0.012
SESH	72	0.026	0.002	61	0.059	0.002	51	0.036	0.004	38	0.028	0.005	26	0.055	0.004	13	0.088	0.006	2	-0.026	0.018
Diámetro																					
CECH	87	-0.030	0.002	81	0.057	0.002	79	-0.041	0.001	75	0.144	0.002	69	-0.096	0.002	50	-0.147	0.005	12	-0.008	0.019
CESH	80	-0.021	0.002	72	0.014	0.002	62	-0.008	0.002	57	0.155	0.002	47	-0.125	0.003	27	-0.101	0.009	4	0.104	0.065
SECH	74	-0.013	0.002	61	0.067	0.002	50	0.034	0.003	42	0.043	0.003	28	-0.030	0.004	15	-0.090	0.006	3	0.043	0.042
SESH	72	0.011	0.002	61	0.063	0.003	51	0.038	0.002	38	0.050	0.003	26	-0.052	0.006	13	-0.092	0.016	2	-0.125	0.108
Cobertura																					
CECH	87	0.024	0.004	81	0.099	0.004	79	0.053	0.003	75	-0.076	0.005	69	0.216	0.005	50	-0.243	0.011	12	0.054	0.070
CESH	80	0.106	0.004	72	0.017	0.004	62	0.035	0.004	57	-0.110	0.006	47	0.285	0.007	27	-0.379	0.020	4	-0.167	0.061
SECH	74	-0.030	0.004	61	0.277	0.006	50	0.082	0.006	42	0.097	0.013	28	0.069	0.010	15	-0.205	0.015	3	0.464	0.121
SESH	72	-0.049	0.004	61	0.271	0.005	51	0.045	0.007	38	-0.020	0.008	26	0.203	0.013	13	-0.016	0.022	2	0.106	0.127