

00361



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

20

**DINÁMICA Y PATRONES DE ESTABLECIMIENTO
DE ESPECIES DE BOSQUE MESÓFILO DE
MONTAÑA EN LA SIERRA DE MANANTLÁN,
JALISCO.**

287939

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRÍA EN CIENCIAS (Biología)

PRESENTA:

MA. DE LOS ÁNGELES SALDAÑA ACOSTA

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET

MÉXICO, D. F.

ENERO 2001



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A la memoria de mi hija Sofía:
A ella que al abrir sus ojos a la vida fugazmente
se fue, arrebatando un pedazo de la mía;
a esa pequeñita que donde esté le mando mi amor
pidiéndole fuerzas para continuar mi vida diaria;
siempre recordaré a mi niña-ángel que al volar
se convirtió en estrella, dedico mi tesis.

AGRADECIMIENTOS

El apoyo que tuve de mi director de tesis Alfonso Valiente, fue fundamental para poder iniciar esta tesis. Vali me enseñó a ordenar mis ideas y sobre todo a plantear las preguntas, que como él me señaló en su momento “son el 50% de tu tesis”. La subida al “Chaparral” y sus consejos sobre aprender a observar en campo son inolvidables. Así como la cena allá arriba y de su receta del espagueti al “pesto”.

Ahora si creo de las buenas relaciones de trabajo surgen las buenas amistades. Durante este tiempo tuve la oportunidad de conocer mejor a mis asesores Jorge Meave del Castillo y a Víctor Jaramillo Luque. A ellos les agradezco profundamente el haberme tenido tanta paciencia en los momentos mas críticos del tortuoso camino de escribir y terminar mi tesis.

A mis sinodales Tere Valverde Valdes, Guillermo Ibarra Marquez, Lauro López Mata y Lázaro Sánchez Velásquez, gracias por haber revisado esta tesis tan rápido y con tan buenos comentarios. Traté de plasmar todas sus sugerencias en ella.

A Exequiel Ezcurra le agradezco todo el tiempo que le dedico al análisis de los datos, y en su casa, así como, por su amistad y paciencia en todo momento. Sus cursos fueron de los mejores que tomé y por los únicos que me levantaba temprano los sábados con gusto. Además de ser un placer escuchar a alguien con una gran simpatía y cultura general.

Desde que inicie mi tesis los directores del IMECBIO cambiaron varias veces. Quiero agradecer especialmente a Enrique Jardel ex-director del entonces Laboratorio Natural Las Joyas por haberme convencido y empujado fuera de El Grullo para ir al D.F. a estudiar la maestría. Sin su apoyo en todo momento tanto logístico, como moral esta “vaca se hubiera echado”. A Bruce Benz que fue director interino, también le tocó apoyarme y gracias a él me pude quedar mas tiempo en el D.F para terminar mi curso de estadística con Exequiel Ezcurra. Rosario Pineda me brindó todo su apoyo también como directora del IMECBIO y como mi “hermana de Manantlán” y siempre dio solución a la cantidad de “piedras en el camino” que surgieron durante este tiempo. A Luis Eugenio Cervantes actual director del IMECBIO le tocó apoyarme para mi titulación. Fiu !!! casi, casi me toca otro director.

A la Universidad de Guadalajara y a Juan Sarquis y Angela Acosta de Sarquis les agradezco el apoyo financiero para llevar a cabo esta tesis.

A todo el personal de la Estación Científica Las Joyas y en especial a Rubén Ramírez (ex jefe de la estación), Alfredo Aragón "Ferruco", José Aragón David "Palillo", Francisco Hernández y Doña Ofelia les agradezco su apoyo desinteresado y cariñoso. En especial a Don José (q.e.p.d.) que me enseñó a querer a Las Joyas, además de legarme un poco de su gran sabiduría sobre el conocimiento de las plantas.

Claudia Ortiz y David Hernández fueron mi amiga y colaborador inseparables durante todo este tiempo. Sin su apoyo, amistad y gran paciencia a mis neurosis no "nos" hubiéramos titulado.

Un grupo de estudiantes de la Universidad de Puebla y de Guadalajara me ayudaron en los muestreos de campo: Auxilio Barrios, Gabriela Zavala y Hugo Orozco. Raquel Álvarez, Citlali Cortés y Susana Zuloaga me ayudaron en la elaboración de material gráfico. Raquel además me ayudó con la edición del documento final de la tesis. Y a todos aquellos que colaboraron de alguna manera les expreso mi agradecimiento.

"Mis reyes" Lalo Pérez y Polo García amigos y compañeros del mismo dolor, estuvieron siempre dispuestos a ayudarme en los hoyos negros de mi tesis y en especial con las hipótesis y predicciones. Además claro, de haber sobrevivido juntos al curso de Evolución.

Mi amigo Lázaro Sánchez fue mi asesor externo "no oficial" de tiempo completo, su ayuda en los análisis y en la discusión de la tesis fue fundamental para finalizar el documento. Lázaro, Rosario Pineda y sus adorables hijas Lorena y Frida, son entrañables para mí y estoy en deuda con ellos por ser mis amigos y haberme ayudado a sobrevivir durante todo este tiempo.

Tenían razón Luis Manuel Martínez y Minerva Avendaño al decirme que con carácter y tenacidad iba a salir adelante. Gracias amigos por sus palabras y amistad. Minerva en su calidad de Administradora del IMECBIO apoyó todas mis salidas y bomberazos autorizando la salida de viáticos "extemporáneos".

Sin duda, sin mis amigas Betty Bermejo, Tere García y las personas que me ayudaron a cuidar a mi hijo Felipe durante todo este tiempo, hubiera sido imposible salir al campo y finalizar la tesis.

Dice "Don Juan" que en esta vida nada es coincidencia. Jorge y Margarita Sauza llegaron en el momento preciso para iniciar y terminar la tesis. Ellos me apoyaron y aconsejaron durante todo este tiempo.

De nuevo le agradezco a mi amigo Jorge Meave por todo su apoyo, su amistad y su confianza en mi.

A mi primo Paquín le agradezco por su gran ayuda con todos los trámites para poder titularme, creo que él es mas conocido que yo en la UNAM, ya hasta le dicen "maestro".

Quise dejar hasta el final a los imprescindibles: a mi madre Angela, su esposo Juan, a mi abuela Angela (q.e.p.d), a mi compañero Enrique, mi hijo Felipe, mis hermanos Tony, Enrique y Carlos, a todos mis sobrinos, a mi cuñada Diana y a mi ex-cuñada Reneé. Ellos saben el esfuerzo que implicó terminar la tesis. A todos sólo puedo decirles que están en mi corazón.

En especial, gracias a todos los que me ayudaron a sobrevivir después de la muerte de mi hija Sofia y que me animaron para seguir adelante.

CONTENIDO

Resumen

Introducción

- CAPITULO I Regeneración de árboles latifoliados bajo el dosel de bosques de *Pinus douglasiana* en Las Joyas, Sierra de Manantlán, México.
- CAPITULO II. Mecanismos de sucesión y el efecto del dosel de pinos en la sobrevivencia de especies latifoliadas del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco.
- CAPITULO III Conclusiones

RESUMEN

Este trabajo analiza el patrón de establecimiento de especies latifoliadas del bosque mesófilo de montaña en el sotobosque de rodales de pino secundarios en la Estación Científica Las Joyas, ubicada en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Varios estudios han descrito patrones semejantes donde coexisten manchones de pinos y de especies latifoliadas y en general estos estudios apuntan hacia la conclusión de que el establecimiento de especies latifoliadas del bosque mesófilo de montaña, en el sotobosque de pinares parece depender de modificaciones micro ambientales inducidas por el dosel de los pinos, fundamentalmente en las condiciones de luz y en la variación en la profundidad de la hojarasca. Este estudio se centra en contestar la siguiente pregunta: ¿Cuáles son los factores que afectan los patrones y la dinámica de establecimiento de especies pinos y de especies de latifoliadas de bosque mesófilo en el área de estudio? Para ello, se llevaron a cabo dos tipos de actividades. En la primera, el objetivo fue fundamentar si existe un proceso sucesional en donde el bosque de pino será reemplazado por especies latifoliadas del bosque mesófilo de montaña. Para lo cual, se caracterizó el patrón de establecimiento de especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña bajo el dosel de pinares en rodales de pino con diferente edad y tiempo desde la última perturbación. En cada rodal se establecieron cinco parcelas de muestreo de 500 m y se tomaron datos de altura y diámetro normal (DN, medido a 1.3 m de altura) para individuos arbóreos de especies latifoliadas mayor o igual a 5 cm de diámetro normal. Además, se extrajeron cilindros epidemiométricos para cuatro árboles de *Pinus* de diferentes clases de diámetro por parcela para inferir la edad del arbolado. Para plántulas y juveniles de especies latifoliadas se determinó la especie y la altura de cada individuo. Se obtuvo la distribución de frecuencias de clases de alturas para cada especie y se elaboraron histogramas de frecuencias de la estructura poblacional de cada especie por clases de tamaño. La segunda etapa se enfocó a analizar experimentalmente cuáles son los factores y mecanismos que condicionan el patrón de establecimiento de especies latifoliadas del bosque mesófilo y de pinos, utilizando los modelos propuestos por Connell y Slatyer (1977) sobre mecanismos de sucesión. Para lo cual, se llevó a cabo un experimento de campo para evaluar la germinación y sobrevivencia de una especie de latifoliada, *Persea hintonii* C.K. Allen y una especie de pino, *Pinus douglasiana* Martínez bajo diferentes condiciones. El

experimento siguió un diseño factorial incompleto considerando tres ambientes diferentes: tres condiciones de luz (espacio abierto, sombra artificial y sombra bajo el dosel de pino), depredación con dos niveles (con y sin exclusión de depredadores vertebrados) y hojarasca con dos niveles (con y sin hojarasca). Los tratamientos se replicaron tres veces. La unidad experimental consistió de cuadros de 40 x 40 cm de largo y ancho, y en cada unidad se sembraron nueve semillas de cada una de las dos especies seleccionadas. La germinación se registró cuando estuvieron expuestos los cotiledones en el caso de *Pinus douglasiana* y el epicotilo en el caso de *Persea hintonii*. Las unidades experimentales fueron censadas semanalmente durante tres meses hasta que emergieron todas las plántulas, y se siguió la sobrevivencia por un período de tres años. Los resultados mostraron que *P. douglasiana* domina en las primeras etapas de desarrollo del rodal y que su incorporación decrece conforme aumenta la edad del rodal y el tiempo desde la última perturbación, de modo que sólo persiste el arbolado adulto en los rodales con mayor edad de desarrollo. La abundancia de especies latifoliadas fue mayor en los rodales con mayor edad de desarrollo y en general mostraron estructuras poblacionales características de especies tolerantes a la sombra que presentan regeneración de avanzada y que están creciendo hacia el dosel. Los resultados de los análisis de similitud indicaron que la composición del renuevo de todos los sitios de bosques de pino fue muy similar a la composición del renuevo y el dosel del bosque mesófilo de montaña y difirió de la composición de su propio dosel. Con base a la clasificación de las especies de acuerdo a los síndromes de regeneración se identificaron cuatro grupos. En el primero se incluyen a las especies que colonizan sitios perturbados y abiertos como por ejemplo *Pinus douglasiana* y *Quercus scytophylla* Liebm. El segundo grupo está formado por especies latifoliadas con semillas pequeñas, como *Carpinus tropicalis* Furlow subsp. tropicalis. Al tercer grupo corresponden especies latifoliadas con semillas grande que se establecen en sitios con mayor edad como *Magnolia iltisiana* Vázquez y por último existe un grupo de especies latifoliadas que principalmente se establece en el rodal con mayor edad como por ejemplo *Symplocarpon purpusii*.

Los resultados del experimento de campo mostraron que el mayor número de semillas germinadas de *Pinus douglasiana* ocurrió en el tratamiento abierto, con exclusión y sin hojarasca. Se observó una remoción alta de las semillas en los sitios sin excluir. La mayor

sobrevivencia al final del experimento ocurrió en el tratamiento dosel de pino, con exclusión y sin hojarasca. Al igual que en el caso de *P. douglasiana*, las semillas de *Persea-hintonii* fueron fuertemente removidas en los sitios sin exclusión. Los tratamientos que presentaron mayor éxito de germinación fueron con sombra artificial, con exclusión y sin hojarasca; y dosel de pino, con exclusión y con hojarasca. El mayor número de plántulas vivas al final del experimento fue en los sitios con sombra artificial, con exclusión y sin hojarasca.

La modificación del ambiente físico producido por el dosel de bosque de pino puede ser importante para el establecimiento y sobrevivencia de especies arbóreas de bosque mesófilo de montaña, lo que sugiere que la facilitación puede ser un mecanismo importante para el establecimiento de especies latifoliadas en los bosques de la Estación Científica Las Joyas.

INTRODUCCIÓN

En la Estación Científica Las Joyas, ubicada en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco, la vegetación está constituida por manchones de bosque mesófilo de montaña que se intercalan con manchones ocupados por bosques de *Pinus douglasiana* Martínez y *Pinus herrerae* Martínez (Jardel, 1991).

En esta región diversos trabajos han reportado la presencia de regeneración de avanzada de especies latifoliadas típicas del bosque mesófilo de montaña, tales como *Carpinus tropicalis* Furlow subsp. *tropicalis*, *Dendropanax arboreus* (L.) Decne & Planchon, *Magnolia iltisiana* Vázquez y *Persea hintonii* C.K. Allen, bajo el dosel de bosque de pino. Estas observaciones sugieren que existe una tendencia al reemplazo de los pinos por las especies latifoliadas, y que en sitios húmedos con suelos fértiles el bosque de pino puede ser una etapa seral en el desarrollo del bosque mesófilo de montaña (Pineda-López, 1988; Anaya, 1989; Jardel, 1991; Saldaña-Acosta y Jardel, 1992; Sánchez-Velásquez y García-Moya, 1993).

Los bosques se caracterizan también por tener una larga historia de influencia antrópica a través de desmontes agrícolas, incendios forestales, extracción comercial de madera y ganado, lo que se ve reflejado en las condiciones actuales de la vegetación (Jardel, 1991). Considerando la estructura de edades y tamaños y el historial de manejo del área de estudio, se ha demostrado que los bosques de pino en esta región son secundarios (Pineda-López, 1988; Anaya, 1989; Jardel, 1991; Olvera y Moreno, 1993; Hernández, 1996).

A partir de estas observaciones y trabajos previos, se ha hipotetizado que este patrón puede ser el producto de perturbaciones antrópicas que derivaron en el establecimiento de *Pinus douglasiana* y *Pinus herrerae* los cuales pudieron verse favorecidos por las perturbaciones que han abierto claros grandes.

Algunos trabajos publicados como los de Thoreau (1860), Spurr (1952), Odum (1953, 1969), Lorimer (1980), Peet y Christensen (1980), Oliver (1981), Peet (1981), McCune y Cottam (1985), Takenaka (1986), Barnhardt *et al.* (1987), Schoonmaker y McKee (1988), Schibig y Chester (1989), Clebsh y Busing (1989), Whitney (1990), Glenn-Lewin y van der Maarel (1992) han descrito patrones semejantes donde coexisten manchones de pinos y de especies latifoliadas (Tabla 1). La hipótesis de reemplazo de pinos por encinos y otras especies latifoliadas en los bosques de

Las Joyas está fundamentada por los estudios sobre este patrón en bosques deciduos del este de Estados Unidos (Oosting, 1942; Quaterman y Keever, 1962; Christensen y Peet, 1981), los cuales albergan géneros comunes con el bosque mesófilo de montaña, e.g. *Carpinus*, *Magnolia*, *Persea*, *Ilex*, *Acer* y *Fraxinus*. Esta relación florística fue también señalada desde hace mucho tiempo por Miranda y Sharp (1950).

En un gran número de estudios se ha relacionado la dominancia de los pinos con perturbaciones que abren claros grandes, como los incendios y la tala intensiva (Heinselman, 1981; Oliver, 1981; Romme y Knight, 1981; Mooney y Godron, 1983; Jardel, 1985, 1986; Sánchez-Velásquez, 1986), y con la alta capacidad de dispersión de los pinos como un atributo importante para su rápido establecimiento en etapas tempranas de la sucesión (Bormann, 1953; Lorimer, 1980). Por otra parte, las especies latifoliadas se mantienen en áreas donde las perturbaciones provocan la apertura de claros pequeños, como la caída de árboles por viento o tala selectiva (Forcier, 1975; Runkle, 1981, 1982; Arriaga, 1989). Sin embargo, otros factores como las condiciones edáficas y la profundidad de la hojarasca (Oliver y Larson, 1990) así como y las diferencias en los puntos de compensación y las tasas fotosintéticas de pinos y especies latifoliadas, han sido utilizadas para explicar la dominancia de estas especies (Kramer y Decker, 1944; Oosting y Kramer, 1946; Kramer, Oosting y Korstian, 1952).

Por otro lado, se han propuesto un gran número de modelos para describir a la sucesión (Davis, 1909; Clements, 1916, 1936; Gleason, 1926; Tansley, 1935; Egler, 1954; Watt, 1947; Drury y Nisbet, 1973). Connell y Slatyer (1977) propusieron que existen tres mecanismos involucrados, dando mayor énfasis a las interacciones entre poblaciones de plantas, las cuales contribuyen al cambio florístico durante la sucesión directamente o a través de modificaciones ambientales. Los mecanismos son: (1) facilitación, en el que las especies pioneras modifican las condiciones ambientales, aumenta la disponibilidad de recursos y amortiguan los efectos estresantes en algunos ambientes, facilitando el establecimiento de otras especies, pero no su propia permanencia; (2) tolerancia, que consiste en que diferentes especies pueden establecerse después de una perturbación, pero su comportamiento en la sucesión dependerá de su capacidad para tolerar las condiciones ambientales existentes, así como la presencia de otras especies, y (3) la inhibición, en la cual las especies dominantes en una etapa seral, o las que se establecen y ganan dominancia

primero, pueden inhibir el establecimiento y desarrollo de poblaciones de otras especies, hasta que éstas se debilitan o mueren por algún factor, permitiendo así la entrada de otras especies. Estos modelos han sido objeto de varios experimentos de campo, principalmente en campos agrícolas abandonados. En el piedemonte en Carolina del Norte, Christensen y Peet (1981) encontraron que los mecanismos de tolerancia e inhibición propuestos por Connell y Slatyer (1977) operan simultáneamente durante la invasión de especies latifoliadas en el sotobosque de pinares. Barnhardt et al. (1987) sugieren que la gran abundancia de *Pseudotsuga menziesii* en el sotobosque de los bosques de encino en California está correlacionada con la profundidad de la hojarasca y la humedad del suelo, y que las plántulas pueden establecerse bajo condiciones apropiadas de humedad en el sotobosque, pero que la sobrevivencia del estadio juvenil requiere la presencia de arbolado adulto. Son comunes las asociaciones positivas entre plántulas de una especie y árboles protectores; lo que se conoce como "el síndrome de plantas nodrizas" (Callaway y Walker, 1997). Se estudió el establecimiento de especies arbóreas tempranas en el piedemonte en Carolina del Norte por medio de experimentos de campo para determinar los mecanismos de la sucesión involucrados en esta etapa (De Steven, 1991 a,b). *Pinus taeda* fue un invasor exitoso de campos agrícolas abandonados, pero algunas especies arbóreas latifoliadas también se establecen y desarrollan una comunidad en el sotobosque de los pinares. Estos estudios demostraron que la cobertura vegetal facilita la germinación en la mayoría de las especies de árboles a través de modificaciones en las condiciones de humedad y de la incidencia de depredadores de semillas. En contraste, la cobertura vegetal puede tener efectos negativos en el establecimiento de las plántulas. La importancia de estos modelos radica en que pueden estar actuando simultáneamente y en combinación en las diferentes etapas de desarrollo del bosque. Al parecer, las modificaciones microclimáticas provocadas por especies que se establecen después de una perturbación (facilitación) pueden ser el factor crítico para la fase de germinación y establecimiento de las especies latifoliadas, así como los atributos propios de estas especies (Noble y Slatyer, 1980; De Steven, 1991 a,b). La dificultad se presenta al tratar de identificar cuáles son los mecanismos que están determinando los patrones de cambio en la vegetación, ya que éstos pueden estar interactuando, como en los casos descritos sobre tolerancia e inhibición en las diferentes etapas de desarrollo de la vegetación. Por lo tanto, estos procesos se deben analizar en conjunto con otros

factores, como por ejemplo el tipo de perturbación, la disponibilidad de propágulos, o el desempeño de las diferentes especies en el sitio (Armesto y Pickett, 1985; Pickett, Collins y Armesto, 1987; De Steven, 1991 a,b).

Las evidencias obtenidas en otros lugares muestran que los cambios microambientales inducidos por algunas especies son los mecanismos de sucesión críticos, ya que aumentan la probabilidad de un establecimiento exitoso de otras especies. Algunos de los beneficios que las especies nodrizas pueden añadir son: protección contra depredadores (McAuliffe, 1984), supresión de herbáceas (Archer, Schihes y Basham, 1988), aporte de nutrimentos al suelo (García-Moya y McKell, 1969), protección contra la radiación solar y la desecación (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991) y temperaturas extremas (Carlsson y Callagan, 1991).

En las montañas mexicanas, donde existen extensos bosques de pino mezclados con bosques conformados por especies latifoliadas, se han realizado pocos estudios sobre el proceso de sucesión ecológica y sus mecanismos (c.g. Zuill y Lathrop, 1975; Negreros y Snook, 1984; Jardel, 1986; Arriaga, 1989; Quintana-Ascencio, González-Espinoza y Ramírez-Marcial, 1992; González-Espinoza *et al.*, 1991; Sánchez-Velásquez y García-Moya, 1993), a pesar de la importancia de este fenómeno para una silvicultura sostenible (Jardel, 1985; Jardel y Sánchez-Velásquez, 1989).

Un estudio con resultados generales fue el de Sánchez-Velásquez y García-Moya (1993), analizaron exclusivamente la secuencia de reemplazo florístico entre las especies de bosque de pino y de bosque mesófilo de montaña en la Estación Científica Las Joyas. Los resultados de un estudio en bosques de pino-encino en los Altos de Chiapas (González-Espinoza *et al.*, 1991) son particularmente ilustrativos de los procesos de sucesión en estas comunidades, ya que se encontró que la regeneración de pinos sólo ocurrió en claros grandes, y que la abundancia de éstos disminuyó con la edad del rodal. Algunas especies típicas de bosques perennifolios de las zonas templadas y subtropicales como por ejemplo, *Magnolia sharpii*, *Oreopanax xalapensis*, *Rapanea jurgensenii* y *Symplocos limoncillo* fueron encontradas en el sotobosque de bosques de pino-encino maduros. La reducción del pastoreo en esta zona ha promovido el rápido establecimiento y crecimiento de especies leñosas que facilitan la regeneración de otras especies arbóreas intermedias o tardías (Quintana-Ascencio, González-Espinoza y Ramírez-Marcial, 1992).

En general, estos estudios apuntan hacia la conclusión de que el establecimiento de especies latifoliadas del bosque mesófilo de montaña en el sotobosque de los pinares parece depender de modificaciones microambientales provocadas por el dosel de los pinos en las condiciones de luz, humedad, temperatura y profundidad de hojarasca, las cuales producen un ambiente más adecuado para que las especies latifoliadas se establezcan y crezcan hasta la madurez. Parece existir entonces un cambio direccional en la composición de especies de este tipo de bosques, cuyas causas pueden estar asociadas las preferencias de ambientes lumínicos de las especies, modificación de las condiciones microclimáticas producidas por los pinos (luz, temperatura, humedad), las características de dispersión de las diferentes especies, la profundidad de hojarasca, así como al efecto de las perturbaciones tanto naturales como antrópicas.

Con base en estas consideraciones, en este trabajo se desea contestar las siguientes preguntas: ¿Cuáles son los factores que afectan los patrones y la dinámica de establecimiento de especies de pino y de especies latifoliadas del bosque mesófilo de montaña? ¿Necesitan las especies latifoliadas la presencia de otras especies (pinos) para su germinación y sobrevivencia?, ¿Son la luz, la depredación y la hojarasca los principales factores que determinan el establecimiento de especies de pino en áreas abiertas, y al mismo tiempo son estos factores limitantes para el establecimiento de especies latifoliadas?, ¿La presencia de especies latifoliadas bajo dosel de pino indica una tendencia de reemplazo?

Para contestar estas preguntas, en este estudio se desarrollaron dos tipos de investigación. En el primero se caracterizó el patrón de establecimiento de especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña bajo el dosel de los pinares, lo que permitió comparar detalladamente la consistencia del patrón entre rodales con diferente edad y tiempo desde la última perturbación, dentro de la misma unidad ambiental. Además, se presenta evidencia que refuerza los estudios anteriores realizados en el área de estudio, de sí lo que se está dando es un proceso sucesional en donde los pinares serán reemplazados por especies de latifoliadas. El segundo estudio se enfocó a determinar experimentalmente cuáles son los factores y mecanismos que condicionan el patrón de establecimiento de especies latifoliadas del bosque mesófilo y de pino, utilizando los modelos propuestos por Connell y Slatyer (1977) sobre mecanismos de sucesión.

El trabajo concluye con recomendaciones y conclusiones generales sobre los resultados y sus implicaciones para su aplicación al manejo de bosques en la Reserva de la Biosfera de la Sierra de Manantlán.

REFERENCIAS

- Anaya, M. (1989). El fuego en la regeneración natural del bosque de *Pinus-Quercus* en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad de Guadalajara, 76 p.
- Archer, S; Schihes, C. y Basham, C.R. (1988). Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. Ecological Monographs 58:111-127.
- Armesto, J.J. y Pickett, S.T.A. (1985). Experimental studies of disturbance in oldfield plant communities: impact on species richness and abundance. Ecology 66:230-240.
- Arriaga, L. (1989). Gap dynamics of a tropical cloud forest in northeastern Mexico. Biotropica 21:178-184.
- Barden, L.S. (1989). Repeatability in forest gap research: studies in the Great Smoky Mountains. Ecology 70:558-559.
- Barnhardt, S.J; McBride, J.R; Cicero, C; da Silva, P. y Warner, P. (1987). Vegetation dynamics of the Northern Oak woodland. General Technical Report PSW-100. Berkeley, California. Forest Service, U.S. Department of Agriculture. pp. 53-58.
- Billings, W.D. (1938). The structure and development of old field shortleaf pine stands and certain associated properties of the soil. Ecological Monographs 8:437-499.
- Bormann, F.H. (1953). Factors determining the role of loblolly pine and sweetgum in early old field succession in the Piedmont of North Carolina. Ecological Monographs 23:339-358.
- Bormann, F.H. (1965). Changes in the growth pattern of white pine trees undergoing suppression Ecology 46:269-277.
- Bormann, F.H. y Likens, G.E. (1981). Pattern and Process in a Forested Ecosystem, Springer Verlag, New York, 253 p.
- Callaway R.M. (1992). Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. Ecology 73:2118-2128.
- Callaway, R.M. y Walker, L.R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities Ecology 78:1958-1965.
- Carlsson, B.A. y Callagan, T.V. (1991). Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. Journal of Ecology 79:973-983.

- Christensen, N.L. y Pect, E. (1981). Secondary forest succession on the North Carolina Piedmont. En: West, D.C; H.H. Shugart y D.B. Botkin (Eds). Forest Succession: Concepts and Application Springer Verlag, New York. pp.230-245.
- Clason, T.R. (1991). Thinned loblolly pine stand growth improved by early hardwood suppression. Southern Journal of Applied Forestry. 15:22-27.
- Clebsch, E.E.C. y Busing, R.T. (1989). Secondary succession, gap dynamics and community structure in a Southern Appalachian cove forest. Ecology 70:728-735.
- Clements, F.E. (1916). Plant Succession: An analysis of the development of vegetation Carnegie Inst. Washington Publ. No.242.
- Clements, F.E. (1936). Nature and structure of the climax. Journal of Ecology 24:252-284.
- Connell, J.H; y Slatyer, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist 111:1119-1144.
- Crow, T.P. y Johnson, W.C. (1992). Recruitment patterns for *Quercus* in old-field forest succession, Bulletin of the Ecological Society of America 73 (2 suppl).
- Davis, W.M. (1909). The Geographical Cycle. Reprinted from pp.254-256 of Geographical Essays. 12-14.
- 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.
- Drury, W.H. y Nisbet, I.C.T. (1973). Succession. Journal of the Arnold Arboretum 54:331-368.
- Egler, F.E. (1954). Vegetation science concepts. Initial floristic composition, a factor in old-field development. Vegetatio 4:412-417.
- Forcier, L.K. (1975). Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. Science 189:808-809.
- Franco, A.C. y Nobel, P.S. (1989). Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. Journal of Ecology 77:870-886.
- García-Moya, E. y McKell, M.C. (1969). Contribution of shrubs in economy of a desert-wash plant community. Ecology 51:81-88.

- Gleason, H.A. (1926). The individualistic concept of plant association. Bulletin of the Torrey Botanical Club 53:7-26.
- Gleason, D.C. y van der Maarel, E. (1992). Patterns and processes of vegetation dynamics. In: Plant succession: Theory and Prediction (eds. D.C. Glenn-Lewin; R.K. Peet; T.T. Veblen). Chapman and Hall, 2-6 Boundary Row, London SE1 8HN.
- González-Espinosa, M.; Quintana-Ascencio, P.F.; Ramírez-Marcial, N. y Gaytán-Guzmán, P. (1991). Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the Highlands of Chiapas, Mexico. Journal of Vegetation Science 2:351-360.
- Grubb, P.J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche Biological Reviews 52:107-145.
- Heinselman, M.I. (1981). Fire and succession in the conifer forests of Western North America. In: D.C. West; H.H. Shugart. y D.B. Botkin (eds) Forest Succession: Concept and Application. Springer Verlag, New York, pp. 374-405.
- Hernández, F. (1996). Estructura de edades de bosque de pino y su relación con el historial de aprovechamiento forestal en la Sierra de Manantlán. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad de Guadalajara, 47 p.
- Horn, H.S. (1974). The ecology of secondary succession. Annual Review of Ecology and Systematics 5:25-37.
- Jardel, E.J. (1985). Una revisión crítica del Método Mexicano de Ordenación de Bosques desde el punto de vista de la ecología de poblaciones. Ciencia Forestal 58:3-16.
- Jardel, 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. Biótica 3:247-270.
- Jardel, E.J. y Sánchez-Velásquez, L.R. (1989). La sucesión forestal: fundamento ecológico de la silvicultura. Ciencia y Desarrollo 4:33-43.
- Jardel, E.J. (1991). Perturbaciones naturales y antropogénicas y su influencia en la dinámica sucesional de los bosques de Las Joyas, Sierra de Manantlán. Tiempos de Ciencia 22:9-6.
- Kramer, P.J.; y Decker, J.P. (1944). Relation between light intensity and rate of photosynthesis of loblolly pine and certain hardwoods. Plant Physiology 19:350-358.
- Kramer, P.J.; Oosting, H.J. y Korstian, C.F. (1952). Survival of pine and hardwood seedlings in forest and open. Ecology 33:427-430.

- Koop, H. (1990). Forest Dynamics. Springer Verlag, New York. 229 p
- Lorimer, C.G. (1980). Age structure and disturbance history of a Southern Appalachian virgin forest. Ecology 61:1169-1184.
- McAuliffe, J.R. (1984). Prey refugia and the distribution of two Sonoran desert cacti. Oecologia 65:82-85.
- McCune, B. y Cottam, G. (1985). The successional status of a Southern Wisconsin oak woods. Ecology. 66:1270-1278.
- Miranda, F. y Sharp, A.J. (1950). Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of Eastern Mexico. Ecology 31:313-333.
- Mooney, H.A. y Godron, M. (1983). Disturbance and Ecosystems. Springer Verlag, Nueva York, 292 p.
- Negreros, P. y Snook, L. (1984). Análisis del efecto de la intensidad de corta sobre la regeneración natural de pinos en un bosque mixto de pino-encino. Ciencia Forestal 9:48-61.
- Noble, I.R y Slatyer, R.O. (1980). The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. Vegetatio 43:5-21.
- Odum, E.P. (1953). Fundamentals of Ecology. W.B. Saunders, Philadelphia. 384 p.
- Odum, E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. Science 164:262-270.
- Oliver, C.D. (1981). Forest development in North America following major disturbances. Forest Ecology and Management 3:153-168.
- Oliver, C.D. y Larson, B.C. (1990). Forest Stand Dynamics. Biological Resource Management Series. McGraw Hill, Inc. 467 p.
- Olvera, M. y S. Moreno. (1993). El proceso de autoclareo y la estructura de rodales de *Pinus oocarpa*, en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Agrociencia. Serie Recursos Naturales 3:37-48.
- Oosting, H.J. (1942). An ecological analysis of the plant communities of Piedmont, North Carolina. American Midland Naturalist 28:1-126.
- Oosting, H.J. y Kramer, P.J. (1946). Water and light in relation to pine reproduction. Ecology 27:47-53.

- Peet, R.K. (1981). Forest dynamics of the Colorado Front Range: Composition and dynamics. Vegetatio 45:3-75.
- Peet, R.K. y Christensen, N.L. (1980). Succession: a population process. Vegetatio. 43:131-140.
- Pickett, S.T.A.; Collins, S.L y Armesto, J.J. (1987). Models, mechanisms and pathways of succession. Botanical Review 53:335-371.
- Pineda-López, M.R. (1988). Efecto de las perturbaciones en la estructura y composición de los bosques templados en Las Joyas, Sierra de Manantlán. Tesis de Maestría en Ciencias. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos (INIREB). Xalapa, Veracruz. 56 p.
- Pineda-López, M.R.; Jardel, E; Rico-Gray, V. y Sánchez-Velásquez, L.R. (2000). Impacto de la explotación maderera y los incendios forestales en la estructura de bosques de Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Foresta Veracruzana 2(2):13-20.
- Quaternan, E. y Keever, C. (1962). Southern mixed hardwood forest: climax in the Southeastern Coastal Plains. Ecological Monographs 32:167-185.
- Quintana-Ascencio, P.F; González-Espinosa, M. y Ramírez-Marcial, N. (1992). Acorn removal, seedling survivorship, and seedling growth of *Quercus crispipilis* in successional forests of highlands of Chiapas, México. Bulletin of the Torrey Botanical Club 119:6-18.
- Romme, W.H. y Knight, D.H. (1981). Fire frequency and subalpine forest succession along a topographic gradient in Wyoming. Ecology 62:319-326.
- Runkle, J.R. (1981). Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United State. Ecology 62:1041-1051.
- Runkle, J.R. (1982). Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. Ecology 63:1533-1546.
- Saldaña-Acosta, A. y Jardel, E.J. (1992). Regeneración natural de especies subtropicales de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Biotam 3:36-50.
- Sánchez-Velásquez, L.R. (1986). Estudio de la sucesión forestal en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, después de un incendio forestal superficial. Biótica 11:219-232.
- Sánchez-Velásquez, L.R. y García-Moya, E. (1993). Sucesión forestal en el bosque mesófilo de montaña y bosque de *Pinus* de la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Agrociencia Serie Recursos Naturales Renovables 3:7-26.

- Schibig, J. y Chester, E.W. (1989). Vegetational and floristic characterization of a mixed hardwoods shortleaf pine stand in Stewart County Tennessee USA. Journal of the Tennessee Academy of Science 63:83-88.
- Schoonmaker, P. y McKee, A. (1988). Species composition and diversity during secondary succession of coniferous forests in the Western Cascade Mountains of Oregon USA. Forest Science 34:960-979.
- Spies, T.A. y Franklin, J.F. (1989). Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. Ecology 70:543-545.
- Spurr, S.H. (1952). Origin of the concept of forest succession. Ecology 33:426-427.
- Takenaka, A. (1986). Comparative Ecophysiology of Two Representative *Quercus* Species Appearing in Different Stages of Succession. Ecological Research 1:129-140.
- Tansley, A.G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16:284-307.
- Thoreau, H.D. (1860). Succession of forest trees. Massachusetts Board Agriculture Report Report VIII.
- Valiente-Banuet, A y Ezcurra, E. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. Journal of Ecology 79:961-971.
- Watt, A.S. (1947). Pattern and process in the plant community. Journal of Ecology 35:1-22.
- Wells, B.W. (1928). Plant communities of the coastal plain of North America and their successional relations. Ecology 9:320-342.
- Wells, B.W. (1932). Natural Gardens of North Carolina. University of North Carolina Press, Chapel Hill. 458 p.
- Whitmore, T.C. (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70:536-538.
- Whitney, G.G. (1990). Multiple pattern analysis of an old-growth hemlock-white pine-northern hardwood stand. Bulletin of the Torrey Botanical Club 117:39-47.
- Zuill, H.A. y Lathrop, E.W. (1975). The structure and climate of a tropical montane rain forest and an associated pine-oak-liquidambar forest in the northern highlands of Chiapas, México. Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México 46, Ser. Botánica 1:73-118.

Tabla 1. Estudios consultados donde se analiza el patrón de establecimiento de especies latifoliadas y coníferas

Fuente	Especies	Localidad
Arriaga (1989)	Varias	Bosques lluviosos NE de México
Barden (1989)	Varias	Great Smoky Mountain, EU
Barnhard <i>et al.</i> , (1987)	Coníferas, encinos	Annadel, California
Billings (1938)	Latifoliadas, pinos	Carolina del Norte, EU
Bormann (1953)	Latifoliadas, pinos	Carolina del Norte, EU
Bormann (1965)	Pinos	New Hampshire, EU
Bormann y Likens (1981)	Varias	New Hampshire, EU
Callaway (1992)	Latifoliadas	California, EU
Christensen y Peet (1981)	Varias	NW Pacífico, EU
Clason (1991)	Latifoliadas, pinos	Homer, LA, EU
Clebsch y Busing (1989)	Varias	S Apalaches, EU
Clements (1916)	<i>Quercus-Carya</i>	Carolina del Norte, EU
Crow y Johnson (1992)	Encinos	Wisconsin, EU
Forcier (1975)	Varias	Bosques NE, EU
González-Espinoza <i>et al.</i> , (1991)	Pinos, encinos	Altos de Chiapas México
Grubb (1977)	Varias	Univ. Cambridge (una revisión).
Horn (1974)	Latifoliadas	New Jersey, EU.
Jardel (1986)	Coníferas	Cofre de Perote, Ver. México
Koop (1990)	Encinos, coníferas	Yaduz, Alemania
Kramer, Oosting y Korstian., (1952)	Pinos, latifoliadas	Carolina del Norte, EU
Kramer y Decker (1944)	Pino-encino	S Apalaches, EU
Lorimer (1980).	Varias	S Apalaches, EU
Negreros y Snook (1984)	Pinos, latifoliadas	Cofre de Perote, Veracruz, México
Oliver (1981)	Pinos, latifoliadas.	Bosques templados EU
Oliver y Larson (1990)	Varias	Bosques templados EU
Oosting y Kramer (1946)	Pinos, latifoliadas	Carolina del Norte, EU
Peet y Christensen (1980)	Pinos, latifoliadas	Carolina del Norte, EU
Quarterman y Kecer (1962)	Latifoliadas	SE, Estados Unidos
Quintana-Ascencio (1989)	Encinos	Altos de Chiapas, México
Runkle (1981, 1982)	Varios	Bosques E, EU
Saldaña-Acosta y Jardel (1992)	Latifoliadas, pinos	ECLJ, Jalisco, México
Sánchez-Velásquez y García-Moya (1993)	Latifoliadas, pinos	ECLJ, Jalisco, México
Schibig y Chester (1989)	Latifoliadas, pinos	Tennessee, EU
Schoonmaker y McKee (1988)	Coníferas	Oregon, EU
Spies y Franklin (1989)	Coníferas	NW Pacífico, EU
Spurr (1952)	Coníferas, latifoliadas	revisión sucesión forestal
Thoreau (1860)	Latifolidas, coníferas	Costas del N Pacífico, EU
Wells (1928, 1932)	Varias	Carolina del Norte, EU
Whitmore (1989)	Varias	Carolina del Norte, EU
Whitney (1990)	Varias	Petersham, Mass
Zuill y Lathrop (1975)	Pinos, latifoliadas	Altos Chiapas, México

CAPITULO I



Capítulo I

Regeneración de árboles latifoliados bajo el dosel de bosques de *Pinus douglasiana* en Las Joyas, Sierra de Manantlán, México.

INTRODUCCIÓN

Los bosques son sistemas dinámicos cuya estructura y composición cambia continuamente como consecuencia de las interacciones bióticas o de factores de perturbación (Lorimer, 1977, 1980; White, 1979; Oliver y Larson, 1990). El reemplazo sucesional de especies arbóreas pioneras, intolerantes a la sombra, por especies tolerantes que dominan en etapas serales avanzadas, es un fenómeno característico de la sucesión en los ecosistemas forestales (Whitmore, 1989), y que ha sido aplicado a la silvicultura desde tiempos remotos (Spurr, 1954). Por ejemplo, la elaboración de "tablas de tolerancia" de las especies arbóreas (e.g. Baker, 1950) ha sido utilizada para la selección de métodos de regeneración y la aplicación de tratamientos silvícolas en la producción forestal (Daniels, Helms y Baker, 1982).

El entendimiento de los patrones de reemplazo sucesional de las especies arbóreas es esencial, tanto para la producción sostenible de madera, como para la conservación biológica y la restauración o rehabilitación de los bosques (Lorimer, 1980; Jardel y Sánchez-Velásquez, 1989). Estos conceptos son centrales para el manejo de los bosques en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jardel, 1991), donde se realizó el presente estudio. Trabajos anteriores realizados en la Estación Científica Las Joyas, en la parte central de la Reserva, presentan evidencias de que existe un proceso de reemplazo sucesional de los pinos, que dominan en los bosques secundarios, por especies de árboles latifoliados característicos del bosque mesófilo de montaña (Jardel, 1991; Saldaña-Acosta y Jardel, 1992; Sánchez-Velásquez y García-Moya, 1993). Algunos estudios de largo plazo en bosques templados de Norteamérica han demostrado que los árboles del género *Pinus*, dominantes en las etapas tempranas de la sucesión, son reemplazados por especies de latifoliadas típicas de los bosques deciduos templados (Quaterman y Keever, 1962; Lorimer, 1980; Christensen y Peet, 1981; Oliver, 1981; Peet, 1981; McCune y Cottam, 1985; Schoomaker y McKee, 1988; Clebsh y Busing, 1989; Schibig y Chester, 1989, Oliver y Larson, 1990; Whitney, 1990). Otros estudios realizados en bosques de México, en los estados de Chiapas (Zuill y Lathrop, 1975; Quintana-Ascencio, 1989; González-Espinoza *et al.*, 1991), Oaxaca

(Negreros y Snook, 1984; Sánchez-Velásquez, 1986; Pineda y Sánchez-Velásquez, 1992) y Veracruz (Jardel, 1986) muestran que los pinos son dominantes en los bosques secundarios originados después de perturbaciones como incendios, desmontes o tala intensiva, y que poco a poco tienden a ser remplazados por encinos (*Quercus*), otras latifoliadas, o coníferas (e.g. *Abies*) tolerantes a la sombra.

En este trabajo se aportan evidencias sobre el proceso de regeneración natural de especies de árboles latifoliados en el sotobosque de pinares secundarios en Las Joyas, y las tendencias de reemplazo sucesional del bosque de pino por el bosque mesófilo de montaña. Se proporciona información que permite evaluar las siguientes hipótesis: (1) si los pinos forman parte de estados serales iniciales, entonces sus poblaciones deberían estar decreciendo conforme aumenta la edad del rodal y el tiempo desde la última perturbación, tendiendo hacia una estructura diamétrica normal, con muy poca incorporación de individuos jóvenes y un aumento proporcional de arbolado maduro; (2) el establecimiento y la abundancia de especies latifoliadas serán mayores en el sotobosque de pinares de mayor edad y que han permanecido libres de perturbación por más tiempo y (3) la composición de especies latifoliadas en el sotobosque de los pinares diferirá del estrato arbóreo y tenderá a ser más similar al arbolado del bosque mesófilo de montaña conforme aumenta la edad del arbolado y el tiempo desde la última perturbación.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de Estudio

La Estación Científica Las Joyas (ECLJ) se localiza en la parte centro-oeste de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, en el estado de Jalisco, a los 19°35' de latitud N y 104°17' de longitud Oeste. El presente estudio se realizó en la cuenca del arroyo Las Joyas (Fig. 1) que ocupa la porción sur de la ECLJ, entre los 1800 y 2270 m de altitud. El clima es templado subhúmedo (Cw de Köppen modificado por García; Martínez-Rivera, Sandoval y Guevara, 1993), con una precipitación promedio anual de 1609 mm y temperatura media anual 17°C.

La cobertura vegetal está formada por bosques de pino-encino, bosque mesófilo de montaña, matorrales y pastizales secundarios (Jardel, 1991). Los trabajos realizados sobre la historia de manejo del área indican que el desmonte agrícola, la explotación maderera y los incendios forestales han jugado un papel determinante en la configuración del paisaje actual

(Jardel, 1991, 1998; Pineda-López et al., 2000). Los bosques de pino son secundarios, con una distribución de diámetros y edades coetánea o de dos edades (Jardel, 1991), y la edad media de los rodales es menor a 45 años (Hernández, 1996). Los rodales de bosque mesófilo de montaña muestran características estructurales que permiten considerarlos como maduros (Jardel, 1991; Santiago, 1992, Santiago y Jardel, 1993) y presentan menores evidencias de perturbación antropogénica que los pinares (Jardel, 1998).

En los rodales de bosque de pino-encino que se encuentran en laderas medias o bajas con alfisoles (los suelos relativamente más fértiles del área de estudio; Martínez-Rivera, Delgado y Flores, 1995) es común observar un denso sotobosque compuesto por individuos juveniles y plántulas de especies arbóreas típicas del bosque mesófilo de montaña (e.g. *Carpinus tropicalis* Furlow subsp. *tropicalis*, *Clethra vicentina* D.C., *Magnolia iltisiana* Vázquez, *Persea hintonii* C.K. Allen, *Quercus salicifolia* Née, *Rapanea jurgensenii* Mez, entre otras; Jardel, 1991, Saldaña-Acosta y Jardel, 1992). La altura y densidad de este sotobosque son mayores en sitios que fueron cercados en 1986 para protección contra el ganado antes del establecimiento de la ECLJ (E. Jardel, observación personal) y que no han sido afectados por incendios en los últimos 20 años (Jardel, 1991). Es en estas condiciones donde se considera que existe una tendencia de reemplazo sucesional de los pinos por las latifoliadas (Saldaña-Acosta y Jardel, 1992; Sánchez-Velásquez y García-Moya, 1993).

Para establecer los sitios de muestreo se seleccionaron cinco rodales de bosque de pino-encino con sotobosque de especies latifoliadas (Fig. 1), con diferente edad e historia de perturbación antropogénica, pero ubicados dentro de la misma unidad de relieve (laderas medias) y suelo (alfisoles) según Martínez-Rivera, Delgado y Flores (1995), y en el mismo piso altitudinal (1900 a 2000 m). *Pinus douglasiana* Martínez es la especie dominante en todos los rodales, donde representa el 80% o más de la cobertura del dosel. Los rodales (designados por la toponimia reconocida por los pobladores del área) se describen a continuación:

1. *Puerto de San Campús* (Sitio I). Es un rodal joven establecido después de un incendio de copa en 1983 (Anaya, 1989). Desde 1987 está protegido del pastoreo de ganado. Predominan árboles jóvenes de pino con una edad y altura media de 10 años y 5 m, respectivamente, aunque existen árboles aislados sobrevivientes del incendio, mayores de 20 años y con alturas de 15 a 20 m. La

especie dominante es *Pinus douglasiana* y se encuentran mezclados con *Arbutus xalapensis* H.B.K., *Pinus herrerae* Martínez y *Quercus scytophylla* Liebm.

2. *Cuatro Caminos* (Sitio II). Rodal talado alrededor de 1975, con pastoreo hasta 1987. Presenta una estructura de dos edades. La edad aproximada del estrato dominante es de 23 años. *Pinus douglasiana* es dominante casi absoluto, observándose sólo árboles aislados de *Arbutus xalapensis* y *Quercus candicans* Née.

3. *Cuchilla de la Tuna* (Sitio III). La historia del sitio es igual a la del rodal anterior. Presenta una estructura de dos edades, con un estrato denso de árboles de 24 años de edad y un estrato emergente de árboles mayores a 80 años, sobrevivientes de la tala de finales de los años sesenta (Hernández, 1996). Se encuentra dentro un área cercada en 1983. Además de *Pinus douglasiana*, se encuentra *Arbutus xalapensis*, *Pinus herrerae*, *Quercus candicans* y *Q. praineana* Trel.

4. *Puerto del Escobedo* (Sitio IV). Este rodal fue explotado intensivamente para la producción de madera entre 1965 y 1970, pero no ha sido afectado por incendios forestales durante más de 25 años (Jardel, 1991). Se encuentra dentro del área cercada en 1983. Presenta una estructura de dos edades, con una edad media del arbolado dominante de 28 años, y árboles emergentes de 50 a 170 años de edad, sobrevivientes de la corta. *Pinus douglasiana* cubre más del 80% del dosel y se encuentran árboles maduros de *Arbutus xalapensis* y *Quercus candicans*.

5. *Charco de los Perros* (Sitio V). Este rodal fue explotado entre 1955 y 1960; sufrió un incendio superficial en 1983 y fue sometido al pastoreo hasta 1987 (Jardel, 1991). Tiene una estructura de edades coetánea, con una edad media de 38 años (Hernández, 1996). En este rodal se presenta una mayor abundancia de especies latifoliadas en el estrato arbóreo, como *Ilex brandegeana* Loes, *Magnolia iltisiana* y *Quercus candicans*.

Para determinar si hay similitud de plántulas y juveniles de los cinco sitios con el estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña, se utilizaron datos de cinco parcelas permanentes de 50 x 10 m cada una ubicadas en un rodal de bosque mesófilo. Todos los rodales de pino considerados en este estudio son contiguos a rodales de bosque mesófilo de montaña. Las características de los sitios de muestreo aparecen resumidas en la Tabla 1.

Métodos

Muestreo de vegetación.

En el centro de cada rodal se establecieron aleatoriamente cinco parcelas de muestreo de 50 m x 10 m (500 m²). Los sitios de muestreo se ubicaron tomando primero un número aleatorio entre 0 y 360° para obtener el azimuth, seguido de otro número aleatorio para el número de pasos. Se midieron diámetros (con cinta diamétrica) y alturas (con clinómetro) de todos los tallos con diámetro normal (DN, medido a 1.3 m de altura) mayor o igual a 5 cm. Se determinó la especie, (de acuerdo con el trabajo de Vázquez *et al.*, 1995) colectando ejemplares de respaldo para corroborar la identificación en el Herbario Zea del Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad de la Universidad de Guadalajara. Para corroborar y complementar los datos de los estudios que sirvieron de base para la selección de los rodales, se registró la edad de los árboles del género *Pinus*. Para ésto, en cada parcela se extrajeron cilindros epidiométricos con taladro de Pressler a 1.3 m de altura en el tallo de cuatro árboles de *Pinus* de diferentes clases de diámetro, y se contaron los anillos de crecimiento con ayuda de una lupa. Para cada especie se obtuvo la distribución de frecuencias de clases de alturas y se elaboraron histogramas de frecuencias de la estructura poblacional por clases de tamaño, con el fin de averiguar si las diferentes especies presentan una incorporación activa de individuos en las diferentes clases de tamaño. Los rodales de bosque de pino del área de estudio presentan dos tipos de estructura de edades y tamaño: coetánea con una distribución normal, o de dos edades con una distribución bimodal (Jardel, 1991; Hernández, 1996). Los rodales establecidos después de la apertura de un claro por una perturbación fuerte, se consideran coetáneos cuando los árboles que los componen se establecieron en una misma etapa de regeneración, es decir, corresponden a una misma cohorte. Se considera que existe una estructura de dos edades cuando es muy evidente la separación de dos cohortes de acuerdo a su edad (Oliver y Larson, 1990), lo que en el área de estudio es resultado del efecto de aprovechamientos forestales en los que se dejaron árboles residuales de la corta (primera cohorte) que sirvieron como fuente de semilla para la regeneración de la segunda cohorte (Jardel, 1991).

Para describir el proceso de colonización de las diferentes especies después de una perturbación, se realizó una caracterización de los síndromes de regeneración de las especies arbóreas con base en: sus características reproductoras de su fenología, frutos y semillas como unidad de dispersión (van der Pijl, 1972).

Análisis

Estructuras de diámetro y edad

Se utilizaron las estructuras de diámetro y edad como indicador del estado sucesional de los rodales de pino (Lorimer, 1980; Oliver, 1981; Peet y Christensen, 1987; Jardel, 1986, 1991). Los rodales coetáneos de una especie arbórea intolerante a la sombra tienden a presentar una estructura de diámetros del tipo de una distribución normal, que con el tiempo tiende a desplazarse hacia la derecha, conforme se da el proceso de autoaclareo (Yoda *et al.*, 1963) y los árboles disminuyen en número por la mortalidad de los individuos suprimidos, mientras que los dominantes aumentan en tamaño. La estructura de rodales de edades múltiples, donde predominan especies tolerantes a la sombra, tiende a presentar una forma de "J invertida", compuesta por la combinación de la estructura de tamaños de las especies individuales que puede ser de distribución normal o irregular, con picos que corresponden a etapas de incorporación, depresiones o vacíos que corresponden a etapas sin incorporación, o a períodos en los que ocurrió mortalidad (Christensen, 1977; Lorimer, 1980, 1983; Oliver y Larson, 1990).

Estructura poblacional de la incorporación de especies latifoliadas

Se aplicaron pruebas de χ^2 para determinar si existían diferencias significativas entre las distribuciones de frecuencias por categorías de altura de las especies latifoliadas más abundantes entre los diferentes rodales (H_0 : la frecuencia de individuos de diferentes alturas no diferente entre sitios) por medio del procedimiento CATMOD de SAS ver. 6.03 (1988).

Para calcular el coeficiente de similitud entre el renuevo y juveniles de los cinco rodales de bosque de pino y el arbolado de bosque de pino y bosque mesófilo de montaña, se utilizó el índice de Similitud de Sorensen (Magurran, 1988):

$$C_s = 2j/(a + b)$$

en donde j es el número de especies encontradas en ambos sitios, a es el número de especies en el sitio A y b el número de especies en el sitio B, utilizando el programa PCORD (McCune, 1991).

RESULTADOS

Composición de especies y abundancia

Un total de 41 especies arbóreas fueron registradas en el sotobosque de los diferentes rodales de pino (Tabla. 2). Se observaron diferencias en la composición de especies en los sitios de acuerdo con su edad y tiempo transcurrido desde el último incendio. En el sitio I, 26 especies latifoliadas estuvieron presentes en el sotobosque, de las cuales tres especies fueron muy abundantes (*Arbutus xalapensis*, *Calliandra anomala* (Kunth) Macbr. var. *longipedicellata* McVaugh y *Quercus scytophylla*) y una especie de pino (*Pinus douglasiana*), mientras que las plántulas de especies latifoliadas típicas de bosque mesófilo, como *Carpinus tropicalis* y *Persea hintonii* fueron poco abundantes en este sitio. En el sitio II se encontraron 23 especies latifoliadas, siendo *Clethra vicentina* y *Persea hintonii* las especies con el mayor número de individuos. Veinti nueve especies latifoliadas fueron registradas en el sitio III y las más abundantes fueron *Magnolia iltisiana*, *Persea hintonii* y *Rapanea jurgensenii*. En el sitio IV se registraron 28 especies, siendo *Calliandra anomala*, var. *longipedicellata*, *Cornus disciflora* Sessé & Mociffo ex. D.C., *Quercus salicifolia* y *Rapanea jurgensenii* las especies que presentaron el mayor número de individuos. En el sitio V se encontraron 29 especies latifoliadas y el sotobosque estuvo dominado por *Clethra vicentina*, *Ilex brandegeana*, *Rapanea jurgensenii* y *Symplocarpon purpusii* (Brandegge) Kobuski. El estrato arbustivo incluyó a *Parathesis villosa* Lundell y con menor abundancia a *Eugenia culminicola* McVaugh. *Ostrya virginiana* (Miller) K. Koch, considerada como una especie rara dentro de Las Joyas, solamente se encontró en este sitio.

Con base en la clasificación de las especies de acuerdo a los síndromes de regeneración se identificaron cuatro grupos (Tabla. 3). Al primer grupo corresponden las especies que colonizan los sitios perturbados y abiertos (Sitio I), y son consideradas heliófilas o intolerantes a la sombra (Saldaña-Acosta y Jardel, 1992). Las especies de este grupo se caracterizan pueden tener semillas aladas o pequeñas y que se dispersan por viento como *Pinus douglasiana*, cuyos estróbilos se abren durante el período de secas. En este grupo se incluyen también a los encinos, como *Quercus scytophylla*, cuyos frutos son dispersados por gravedad y animales al principio de las lluvias. El segundo grupo está formado por especies latifoliadas con semillas pequeñas, dispersadas por el viento o por animales durante la época de secas o a principios de las lluvias, como *Carpinus tropicalis* y *Fraxinus uhdei* (Wenzing) Lingelsh. Al tercer grupo corresponden

especies latifoliadas con semillas grandes que se dispersan durante la época de lluvias, por gravedad y por animales, como *Magnolia iltisiana* y *Quercus salicifolia*. Por último se identificó, un grupo de especies latifoliadas, como *Parathesis villosa* y *Symplocarpon purpusii*, cuyas semillas se dispersan por gravedad o por animales y que principalmente se encuentran en el sitio con mayor edad (Sitio V). Los datos muestran un aumento en la densidad de plántulas y juveniles de especies latifoliadas en el sotobosque de los pinares conforme aumentó la edad de los rodales y el tiempo desde la última perturbación, con una disminución en el número de individuos de especies que colonizan sitios perturbados (Grupo I) en el sitio V (Fig. 2). La densidad de las especies latifoliadas difirió significativamente entre los sitios (Fig. 3) ($\chi^2 = 353.93$, g.l = 4, $p < 0.0001$). Especies latifoliadas como *Cornus disciflora*, *Magnolia iltisiana* y *Rapanea jurgensenii* fueron poco abundantes en los sitios con menor edad y tiempo desde la última perturbación (Sitio I y II) y el número de individuos tendió a aumentar en los sitios con mayor edad de desarrollo. Por el contrario, el número de individuos de especies pioneras (*Arbutus xalapensis*, *Pinus douglasiana* y *Quercus scotyphylla*) disminuyó con relación a la edad de los rodales (Fig. 2).

En general, la composición florística del sotobosque de todos sitios de bosques de pino es muy similar a la del bosque mesófilo de montaña (renuevo y dosel), y difiere de la composición de su propio dosel (Fig. 4).

Estructuras poblacionales

Pinus douglasiana mostró indicios de una disminución de las plántulas y en individuos juveniles, con una tendencia hacia la presencia solamente de arbolado adulto conforme aumentó la edad y el tiempo desde la última perturbación de los rodales (Fig. 5). El sitio I presentó el mayor número de plántulas e individuos juveniles con alturas entre 6-10 m. El arbolado adulto es el sobreviviente del incendio de 1983, y presenta alturas que van de 21 a 26 m. El sitio II presentó pocas plántulas, y allí se encontró el mayor número de individuos en la clase de altura de 11 a 15 m, así como menos arbolado en las demás categorías. En el sitio IV aumentó el arbolado en la clase de altura de 21 a 25 m, y también el arbolado adulto fue mayor en las demás clases de altura en el sitio III y V.

La estructura de diámetros de las poblaciones de *Pinus douglasiana* en los sitios de estudio (Fig. 6) corresponde a la esperada de acuerdo con el proceso de autoclareo en especies

arbóreas intolerantes a la sombra (Oliver y Larson, 1990). En el sitio I se observa que el mayor número de árboles presenta diámetros menores a 15 cm y corresponde a individuos establecidos después del incendio de 1983, mientras que los árboles con diámetro mayor a 16 cm corresponden a los que sobrevivieron al efecto del fuego y a una población coetánea de 22 a 35 años de edad. El sitio II presenta una estructura típica de un rodal coetáneo (18 a 24 años) con algunos individuos menores (8 años) y otros mayores (32 años). En el sitio IV la estructura diamétrica es irregular por la explotación maderera, y el sitio III la estructura diamétrica es de dos edades: En el sitio V la estructura de edades es coetánea, sesgada a la derecha (clases diamétricas mayores mejor representadas).

Se analizaron las estructuras poblacionales de las especies más abundantes y se pudieron diferenciar los siguientes patrones: (a) un grupo de especies que tienen el mayor número de individuos en las primeras clases de altura, mostrando una disminución gradual hacia las clases mayores. Este grupo está ejemplificado por *Cinnamomun pachypodum* (Nees) Kosterm, *Rapanea jurgensenii* y *Xylosma flexuosum* (H.B.K) Hemsl. Las frecuencias del número de individuos entre sitios mostraron diferencias significativas (en todos los casos $\chi^2 < 304.01$, $p < 0.001$) (Fig. 7). Otras especies dentro de este grupo fueron *Dendropanax arboreus* (L.) Decne & Planchon y *Persea hintonii*. Existe otro grupo de especies con pocas plántulas y con un mayor número de individuos en las clases de altura mayores a un metro de altura. *Arbutus xalapensis*, *Pinus douglasiana* y *Quercus scytophylla* ejemplifican este grupo de especies el cual comprende taxones que se establecen preferentemente en sitios abiertos, como es en el sitio I (Fig. 8). Las frecuencias del número de individuos entre sitios mostraron diferencias significativas (en todos los casos $\chi^2 < 108.57$, $p < 0.001$) (Fig. 8). Otras especies dentro de este grupo son *Alnus jorullensis* H.B.K. subsp. *lutea* Furlow, *Quercus elliptica* Née y *Zinowiewia concinna* Lundell. También se detectó un grupo de especies cuyas clases intermedias están mejor representadas que las clases mayores y menores, como es el caso de *Magnolia iltisiana* y *Styrax ramirezii* Greenm. s.l., en este caso la distribución de frecuencias del número de individuos difirió también significativamente entre sitios (en todos los casos $\chi^2 < 388.50$, $p < 0.001$) (Fig. 9). Finalmente, especies típicas de los estratos arbóreo y arbustivo de bosque mesófilo de montaña que se establecen preferente en sitios con mayor edad y tiempo desde la última perturbación (Sitio V), con el mayor número de plántulas en las clases de altura menores e.g. *Eugenia culminicola*,

Citharexylum mocinnii D. Don, *Ostrya virginiana*, *Parathesis villosa* y *Symplococarpon purpusii* (Fig. 10).

DISCUSIÓN

Los estudios de sucesión forestal en bosques templados (Bormann y Likens, 1979; Lorimer, 1980; Oliver, 1981) han mostrado que las especies intolerantes a la sombra, como los pinos, se establecen después de perturbaciones, etapa que se caracteriza por un establecimiento masivo de plántulas de pino y un crecimiento rápido en altura. Posteriormente hay una disminución en la densidad de árboles intolerantes a la sombra por mortalidad y el reclutamiento de pinos disminuye; mientras tanto, los árboles de especies tolerantes a la sombra forman bancos de plántulas en el sotobosque de los pinares. Los resultados de este estudio mostraron que *Pinus douglasiana* domina en las primeras etapas del desarrollo del rodal de San Campús establecido después de un incendio de copa, y posteriormente ocurre una disminución en su tasa de incorporación y disminuye la densidad de individuos juveniles, de modo que sólo persiste el arbolado adulto en los rodales con mayor edad y tiempo desde la última perturbación (Charco de los Perros), característica propia de rodales más viejos y sin incorporación de pinos (Peet y Christensen, 1987; West, Shugart y Botkin, 1981). Los rodales dominados por *Pinus douglasiana* en Las Joyas son secundarios y coetáneos o de dos edades, ya que se originaron después de incendios forestales que formaron claros grandes en el área de estudio (Anaya, 1989; Jardel, 1991; Hernández, 1996).

En todos los rodales hubo una incorporación activa de especies latifoliadas y su abundancia fue mayor en los rodales que han permanecido libres de perturbación por más tiempo. Esto puede indicar una tendencia al reemplazo de pinos por especies latifoliadas. Al parecer, la variación en el historial y características del arbolado de los sitios de estudio-edad, tiempo desde la última perturbación- dio como resultado los diferentes patrones observados en las estructuras poblacionales de pinos y especies latifoliadas. Las estructuras poblacionales mostradas por el grupo ejemplificado por *Rapanea jurgensenii* son características de especies tolerantes a la sombra que presentan regeneración de avanzada y que están creciendo hacia el dosel (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1995), y que posiblemente reemplazarán al arbolado al abrirse claros en el dosel, como se ha observado en otros sitios (Watt, 1947; Pickett y White,

1985; Martínez-Ramos, 1985; Arriaga, 1989; Martínez-Ramos, 1989). El grupo de especies con individuos mejor representados en las clases intermedias (e.g. *Magnolia iltisiana*) nos indica que la etapa de establecimiento es crítica, con mayor mortalidad en esta fase y que dependen de eventos episódicos como la presencia de claros pequeños para su establecimiento (Bongers *et al.*, 1988; Martínez-Ramos, 1994; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). *Pinus douglasiana* ejemplifica al grupo de especies con mayor número de individuos en las clases de altura mayores a un metro y con un buen reclutamiento en sitios con menor edad y tiempo desde la última perturbación (sitio I) lo que indica que requiere de claros grandes para su establecimiento.

Especies latifoliadas demandantes de luz (e.g. *Arbutus xalapensis*, *Quercus scytophylla*, *Zinowiewia concinna*) fueron muy abundantes en el sitio I (sitio con menor tiempo desde la última perturbación y menor edad), lo que indica que hay especies que después de una perturbación pueden establecerse tempranamente en el sitio o poco después que los pinos lo han hecho, en conjunto (codominando) con los pinos, aunque éstos suelen ser generalmente más dominantes por sus mejores habilidades competitivas en sitios abiertos. Un patrón similar ha sido encontrado en varios estudios sobre la sucesión (Bormann, 1953; Spurr, 1954; Niering y Egler, 1955; Henry y Swan, 1974; Lorimer, 1980; Veblen, Schlegel y Escobar, 1980; Christensen y Peet, 1981; Oliver, 1981; Spies y Franklin, 1989; Whitmore, 1989; Oliver y Larson, 1990). La presencia de especies de encinos en sitios más cerrados como en el sitio II sugiere que las especies de este género son más tolerantes a la sombra que los pinos. Sin embargo, estudios realizados sobre la regeneración de los encinos en otros sitios han mostrado que éstos no son exitosos en la sombra, y que especies más tolerantes los reemplazan (Jardel, 1986; Crow y Johnson, 1992; Olvera, 1995; Quintana-Ascencio, 1989; Figueroa, 1995; Jardel, Santiago y Muñoz, 1995).

En el sitio II, la alta densidad de árboles de pino puede estar limitando el establecimiento de especies latifoliadas, ya que los individuos ocupan el espacio, se expanden (ramas y copas), reduciendo las tasas de crecimiento de otras especies, e impidiendo el establecimiento de nuevos individuos. Este fenómeno corresponde a lo que Oliver y Larson (1990) llamaron "fase de exclusión". Sin embargo, en el sitio III y sitio IV, con condiciones similares pero con mayor edad, más de 15 años de protección contra el pastoreo y sin incendios desde hace 24 años, a habido un buen establecimiento y crecimiento de especies latifoliadas. Aunque Charco de los

Perros es un rodal más viejo, el establecimiento de especies latifoliadas fue probablemente retrasado por el incendio superficial de 1983 y el pastoreo de ganado hasta 1987 (Saldaña-Acosta y Jardel, 1992; Sánchez-Velásquez y García-Moya, 1993). Cabe destacar que censos en rodales que sufrieron incendios superficiales en el área de estudio muestran que el renuevo de latifoliadas es poco abundante, y en el sotobosque son comunes leguminosas como *Calliandra anomala* var. *longipedicellata* (Jardel, 1991).

Es probable que algunas especies de latifoliadas, como *Carpinus tropicalis*, *Clethra vicentina*, *Fraxinus uhdei* y *Zinowiewia concinna*, las cuales poseen semillas pequeñas, se comporten como "pioneras" del bosque mesófilo, y que una vez establecidos los pinos, se dispersen y crezcan en el sotobosque en las primeras etapas de establecimiento de las especies latifoliadas. Subsecuentemente, especies con semillas comparativamente más grandes, que son más tolerantes a la sombra y dispersadas por gravedad o por animales, pueden establecerse, como es el caso de *Cinnamomun pachypodum*, *Dendropanax arboreus*, *Magnolia iltisiana* y *Rapanea jurgensenii*.

La composición florística del estrato de regeneración en el sitio III, IV y V, es muy similar al arbolado de bosque mesófilo, posiblemente indica que efectivamente se dará el reemplazo del bosque de pino por mesófilo de montaña. El renuevo del sitio II es más similar al estrato arbóreo del sitio III y IV lo que indicaría que existe una tendencia al reemplazo hacia un bosque mixto de pino con especies latifoliadas. El renuevo del sitio I fue más parecido al arbolado de sitios de pino-encino, como el sitio III lo que sugiere que la sucesión podría desarrollarse hacia la conformación de un bosque de pino-encino.

La presencia de algunas especies latifoliadas desde el principio del desarrollo del rodal (sitio I) indica que sólo ciertas especies son capaces de crecer en sitios abiertos, y la composición del rodal dependerá de las especies que son capaces de tolerar las condiciones microclimáticas y de suelo después de una perturbación. Estas condiciones cambian ligeramente durante las primeras etapas de desarrollo del rodal hasta que algunas plantas las modifican, permitiendo que otras semillas germinen y crezcan en el sotobosque (Connell y Slatyer, 1977; Peet y Christensen, 1987). Entonces, las especies típicas del arbolado del bosque mesófilo con semillas grandes pueden establecerse y crecer lentamente, sin ser tan abundantes. Como consecuencia, estas no dominan el sitio al principio, ya que los pinos crecen más rápido y mantienen una posición

dominante (Oliver y Larson, 1990). Conforme van creciendo o muriendo los pinos, las especies de árboles y arbustos tolerantes a la sombra van creciendo hacia el dosel con cambios en la composición florística, estructura y condiciones ambientales.

Los resultados de este estudio muestran evidencias consistentes con la hipótesis de un patrón sucesional en el cual los pinos son las especies arbóreas pioneras, que dominan las primeras etapas sucesionales, y que tienden a ser reemplazados por especies latifoliadas tolerantes a la sombra, como se plantea en trabajos anteriores (Jardel, 1991, 1998; Saldaña y Jardel, 1992; Sánchez-Velásquez y García-Moya, 1993). *Pinus douglasiana* es la especie dominante en rodales establecidos después de perturbaciones que abren claros grandes, como aprovechamientos madereros con altas intensidades de corta en incendios forestales de copa (Tabla 1). Los datos de edades y diámetros indican estructuras coetáneas o de dos edades en las poblaciones de pinos, y que conforme aumenta la edad media del rodal, la forma de la curva de distribución de diámetros se desplaza de la izquierda a la derecha, lo que indica un patrón de autoaclareo (Fig. 6). Los datos sobre la abundancia de plántulas y juveniles de especies arbóreas establecidas bajo el dosel de los rodales estudiados, indican que predominan las latifoliadas y que los pinos son muy escasos (Figs. 7 y 8).

Estas observaciones sugieren un patrón general, que corresponde en términos generales al modelo de sucesión descrito por Oliver y Larson (1990). En la etapa de iniciación del rodal, después de que ocurre una perturbación que abre un claro grande (e.g. un incendio de copa), se lleva a cabo el establecimiento de pinos que forman rodales densos con encinos (e.g. *Quercus scytophylla*) y especies latifoliadas mezclados (e.g. sitio I), en los que la competencia es intensa, la mortalidad de los árboles que van quedando suprimidos da lugar a un proceso de aclareo, y los encinos y especies latifoliadas que crecen más lentamente son sobrepasados por los pinos (e.g. Sitio II). Esta etapa corresponde a la de "exclusión de tallos" de Oliver y Larson (1990), que es seguida por una etapa de establecimiento de una segunda cohorte de árboles de especies tolerantes a la sombra, en este caso especies latifoliadas, bajo el dosel de la primera cohorte, dominada por *Pinus douglasiana* lo que caracteriza a los sitios III, IV y V.

REFERENCIAS

- Anaya, M. (1989). El fuego en la regeneración natural del bosque de *Pinus-Quercus* en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad de Guadalajara, 76p.
- Arriaga, L. (1989). Gap dynamics of a tropical cloud forest in northeastern Mexico. Biotropica 21:178-184.
- Baker, F.S. (1950). The principles of silviculture. McGraw-Hill. New York, 502 p.
- Bongers, F., Popma, J., Meave del Castillo, J. y Carabias, J. (1988). Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Vegetatio 74:81-91.
- Bormann, F.H. (1953). Factors determining the role of loblolly pine and sweetgum in early old field succession in the Piedmont of North Carolina. Ecological Monographs 23:339-358.
- Bormann, F.H. y Likens, G.E. (1979). Pattern and Process in a Forest Ecosystem Springer Verlag, New York, 253 p.
- Christensen, N.L. (1977). Changes in structure, pattern and diversity associated with climax forest maturation in piedmont, North Carolina. American Midland Naturalist 97:176-188.
- Christensen, N.L. y Pect, F. (1981). Secondary forest succession on the North Carolina Piedmont. En: West, D.C; H.H. Shugart y D.B. Botkin (Eds). Forest Succession: Concepts and Application. Springer Verlag, Nueva York. pp. 230-245.
- Clebsch, E.E.C. y Busing, R.T. (1989). Secondary succession, gap dynamics and community structure in a Southern Appalachian cove forest. Ecology 70:728-735.
- Connell, J.H. y Slatyer, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. The American Naturalist 111:1119-1144.
- Crow, T.R. y Johnson, W.C. (1992). Recruitment patterns for *Quercus* in an old-field forest succession. Bulletin of the Ecological Society of America 73 (2 suppl).
- Daniels, P.W., Helms, U.E. y Baker, F.S. (1982). Principios de Silvicultura. Mac Graw Hill, México, D.F. 492 p.
- Figueroa, B. (1995). The effect of site conditions of species composition of mixed-oak forests in Cerro Grande Sierra de Manantlán, México. Thesis for the degree of Master of Science in Tropical Forestry. Wageningen Agricultural University Forestry Department, Wageningen, Holanda.

- González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F., Ramírez-Marcial, N. y Gaytán-Guzmán, P. (1991). Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, Mexico. Journal of Vegetation Science. 2:351-360.
- Henry, J.D. y Swan, J.M.A. (1974). Reconstructing forest history from live and dead plant material- An approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire. Ecology 55:772-783.
- Hernández, F. (1996). Estructura de edades de bosques de pino y su relación con el historial de aprovechamiento forestal en la Sierra de Manantlán. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad de Guadalajara, 47 p.
- Jardel, 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. Biótica 3:247-270.
- Jardel, E.J. (1991). Perturbaciones naturales y antropogénicas y su influencia en la dinámica sucesional de los bosques de Las Joyas Sierra de Manantlán, Jalisco. Tiempos de Ciencia. 22:9-26.
- Jardel, E.J. (1998). Efectos ecológicos y sociales de la explotación maderera de los bosques de la Sierra de Manantlán. Pp. 231-251 En: Ávila, J.P., Emphoux, L.G., Gastélum, S., Ramírez, O., Schondube, O. y Valdéz, F. (Eds). El Occidente de México: arqueología, historia y medio ambiente. Perspectivas regionales. Actas del IV Coloquio Internacional de Occidentalistas. Universidad de Guadalajara/Instituto Francés de Investigación Científica para el Desarrollo en Cooperación (ORSTOM). Guadalajara, Jal.
- Jardel, E.J. y Sánchez-Velásquez, L.R. (1989). La sucesión forestal: fundamento ecológico de la silvicultura. Ciencia y Desarrollo. 4:33-43.
- Jardel, E.J., Santiago P, A.L., y Muñoz M, M.E. (1995). Conservación y manejo de encinos en el bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán, Jalisco y Colima. Memorias del III Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Fac. Cienc. Forestales UANL, Serie Reporte Científico, No. Esp. 14.
- Jardel, E.J (com. pers.) Patrones del paisaje y sucesión en bosques de pino-encino y mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, México.
- Lorimer, C.G. (1977). The presettlement forest and natural disturbance cycle of north eastern Maine. Ecology 61:1169- 1184.
- Lorimer, C.G. (1980). Age structure and disturbance history of a Southern Appalachian virgin forest. Ecology 61:1169-1184.
- Lorimer, C.G. (1983). Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands, Forest Ecology and Management 6:343-360.

- Magurran, A.E. (1988). Ecological Diversity and Its Measurement. Princenton Univ. Press, Princenton, N.J. 179 pp.
- Martínez-Ramos, M. (1985). Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración de las selvas altas perennifolias. 191-239 p. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (Eds). Investigaciones sobre Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol II. INIREB-Alhambra, México D.F.
- Martínez-Ramos, M. (1989). The demography and gap dynamics in a tropical rain forest. Ecology 70:555-558.
- Martínez-Ramos, M. (1994). Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. Boletín de la Sociedad Botánica de México 54:179-224.
- Martínez-Ramos, M. y Álvarez-Buylla, E. (1995). Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 59:121-153.
- Martínez-Rivera, L.M., Sandoval, J.J. y Guevara, R.D. (1993). El clima de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México y su área de influencia. Agrociencia Serie Agua-Suelo-Clima 2:107-119.
- Martínez-Rivera, L.M., Delgado, R. y Flores, I. (1995). Suelos de la Estación Científica Las Joyas de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco. Agrociencia Serie Agua-Suelo-Clima 4:103-115.
- McCune, B. y Cottam, G. (1985). The successional status of a Southern Wisconsin oak woods. Ecology 66:1270-1278.
- McCune, B. (1991). Multivariate Analysis an the PC-ORD System. Oregon State University, Corvallis, Oregon, EEUU, 123 p.
- Negreros, P. y Snook, L. (1984). Análisis del efecto de la intensidad de corta sobre la regeneración natural de pinos en un bosque de pino encino. Ciencia Forestal 47:48-61.
- Niering, W.A. y Egler, F.E. (1955). A shrub community of *Viburnum lintage* stable for twenty-five years. Ecology 36:356-360.
- Oliver, C.D. (1981). Forest development in North America following major disturbances. Forest Ecology and Management. 3:153-168.
- Oliver, C.D. y Larson, B.C. (1990). Forest Stand Dynamics. Biological Resource Management Series. McGraw Hill, Inc. 467 p.

- Olvera, M. (1995). Growth model for mixed-oak stands in Cerro Grande Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Thesis Master of Science in Tropical Forestry. Wageningen Agricultural University Forestry Department, The Netherlands.
- Peet, R.K. (1981). Forest dynamics of the Colorado Front Range: Composition and dynamics. Vegetatio 45:3-75.
- Peet, R.K. y Christensen, N.L. (1980). Succession: a population process. Vegetatio. 43:131-140.
- Peet, R.K. y Christensen, N.L. (1987). Competition and tree death, BioScience. 37:586-595.
- Pickett, S.T.A. y White, P.S (Eds). (1985). The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, New York, 472 p.
- Pineda, M.R. y Sánchez-Velásquez, L.R. (1992). Efecto de la corta selectiva sobre la estructura de un bosque subtropical de pino-encino (*Pinus-Quercus*). Tiempos de Ciencia 27:69-77.
- Pineda-López, M.R; E. Jardel; V. Rico-Gray y L.R. Sánchez-Velásquez. (2000). Impacto de la explotación maderera y los incendios forestales en la estructura de los bosques de Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Foresta Veracruzana 2(2):13-20.
- Quaternian, E. y Keever, C. (1962). Southern mixed hardwoods forest: climax in the Southeastern Coastal Plains. Ecological Monographs. 32:167-185.
- Quintana-Ascencio, P.F. (1989). La condición sucesional de dos encinos dominantes (*Quercus laurina* Humb. y Bonpl. y *Quercus crispipilis* Trel.) de los bosques templados de los Altos de Chiapas, Msc. Thesis. Colegio de postgraduados, Chapingo.
- Saldaña-Acosta, A. y Jardel, E. (1992). Regeneración natural de especies subtropicales de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Biotam 3:36-50.
- Sánchez-Velásquez, L.R. (1986). Estudio de la sucesión forestal en la Sierra de Juárez, Oaxaca, después de un incendio forestal superficial. Biótica 11:219-232.
- Sánchez-Velásquez, L.R. y García-Moya, E. (1993). Sucesión forestal en la Sierra de Manantlán, Jal., México: bosque mesófilo de montaña y bosque de *Pinus*. Agrociencia Serie de Recursos Naturales 3:7-26.
- Santiago, A.L. (1992). Estudio fitosociológico del bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara 60 p.
- Santiago, A.L. y Jardel, E.J. (1993). Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima Biotam 5:13-26.

- SAS, (1988). SAS/STAT User's Guide, Release 6.03 edition, SAS Institute, Cary, North Carolina USA, 1082 p.
- Schibig, J. y Chester, E.W. (1989). Vegetational and floristic characterization of a mixed hardwoods shortleaf pine stand in Stewart County Tennessee USA. Journal of the Tennessee Academic Science 63:83-88.
- Schoonmaker, P. y McKee, A. (1988). Species composition and diversity during secondary succession of coniferous forests in the Western Cascade Mountains of Oregon USA. Forest Science 34:960-979.
- Spies, T.A. y Franklin, J.F. (1989). Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. Ecology 70:543-545.
- Spurr, S.H. (1954). The forests of Itasca in the nineteenth century as related to fire. Ecology 35:21-25.
- van der Pijl, L. (1972). Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer-Verlag, New York, 162 p.
- Vázquez, G., Cuevas, R., Cochrane, T.S., Iltis, H.H., Santana, F.J. y Guzmán, L. (1995). Flora de Manantlán. Universidad de Guadalajara-IMEC BIO, Universidad de Wisconsin-Madison. BRIT, USA 32 p.
- Veblen, T.T., Schlegel, F.M. y Escobar, B. (1980). Structure and dynamics of old-growth nothofagus forests in the Valdivian Andes, Chile. Journal of Ecology 68:1-31.
- Watt, A.S. (1947). Pattern and Process in the plant community. Journal of Ecology, 35:1-22.
- Waring, R.H. y Schlesinger, W.H. (1985). Forests Ecosystems: Concepts and Managements, Academic, New York, 340 p.
- West, D.C., Shugart, H.H. y Botkin, D.B., eds. (1981). Forest Succession: Concepts and Application Springer-Verlag, Berlin and New York.
- White, P.S. (1979). Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. Botanical Review 45:229-299.
- Whitney, G.G. (1990). Multiple pattern analysis of an old-growth hemlock-white pine-northern hardwood stand. Bulletin of Torrey Botanical Club. 117:39-47.
- Whitmore, T.C. (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70:536-538.

- Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H. y Hozumi, H. (1963). Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivation and natural conditions Journal of Biology Osaka City University. 14:107-129.
- Zuill, H.A. y Lathrop, E.W. (1975). The structure and climate of a tropical montane rain forest and an associated pine-oak-Liquidambar forest in the northern highlands of Chiapas, México. Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México 46, Ser. Botánica:73-118.

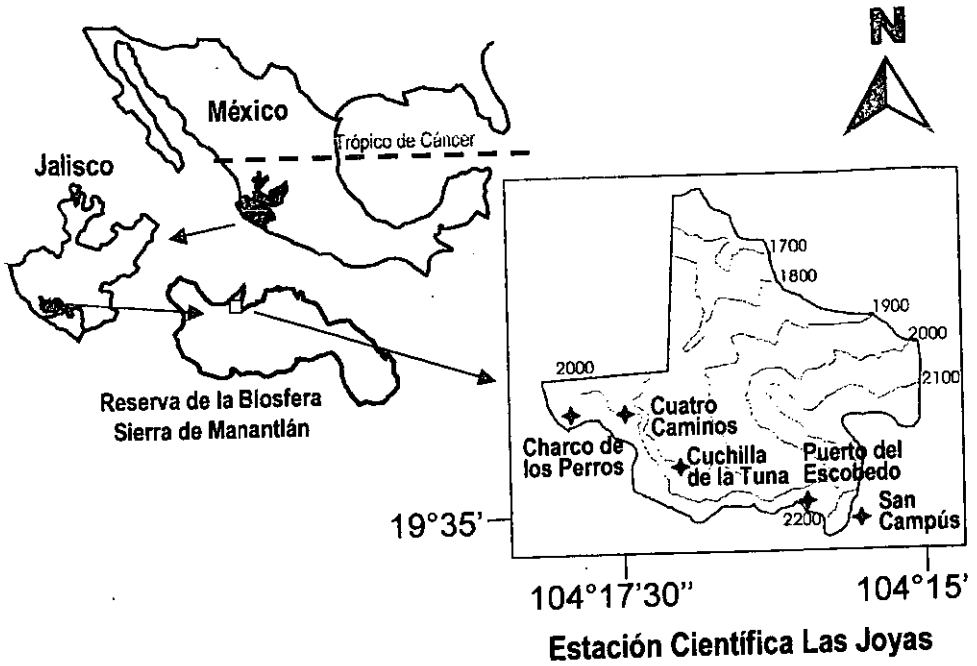


Figura 1. Ubicación de los cinco sitios de estudio en la Estación Científica Las Joyas Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, México.

Tabla 1. Características del arbolado y condiciones de sitio de los cinco rodales de bosque de *Pinus*.

VARIABLE	SITIOS				
	I	II	III	IV	V
Pendiente (%) ^a	50	19	33	20	22
Altitud (m.s.n.m.)	2045	1950	1950	1950	1990
Exposición	NW	NE	NW	NW	NW
Suelos ^b	Alfisoles	Alfisoles	Alfisoles	Alfisoles	Alfisoles
Vegetación	Bosque de pino	Bosque de pino	Bosque de pino-encino	Bosque de pino-encino	Bosque de pino
Edad del arbolado (años) ^a	14	23	24	28	38
Altura del arbolado (m)	7.1	16	23.6	20.0	27.1
Explotación maderera ^b	-	ca. 1975	ca. 1965	ca. 1965	ca. 1958
Incendios ^b (año y tipo)	1983, copa	-	1975, superficial	1975, superficial	1983, superficial
Exclusión del pastoreo	1987 ^c	1987 ^c	1983	1983	1987 ^c

^a Datos tomados de Hernández (1996).

^b Datos tomados de Jardel (1991).

^c En 1987 se cercó el área para excluir al ganado.

Tabla 2. Densidad (Número de tallos/2500m²) de plántulas y juveniles en los cinco sitios de muestreo. Los sitios están ordenados de acuerdo con su edad de desarrollo (la cual está indicada entre paréntesis).

ESPECIES	Familia	SITIOS (edad)				
		I (14)	II (23)	III (24)	IV (28)	V (38)
<i>Alnus</i> sp.	Betulaceae	3	0	0	0	0
<i>Arbutus xalapensis</i>	Ericaceae	107	19	4	22	6
<i>Calliandra anomala</i>	Leguminosae	181	0	136	259	4
<i>Carpinus tropicalis</i>	Betulaceae	17	3	4	62	107
<i>Chitaxexylum mocinnii</i>	Verbenaceae	0	0	0	0	6
<i>Cinnamomum puchypodum</i>	Lauraceae	3	4	81	102	7
<i>Clethra vicentina</i>	Clethraceae	54	201	66	144	280
<i>Cleyera integrifolia</i>	Theaceae	0	0	24	2	0
<i>Clusia salvinii</i>	Guttiferae	0	1	0	0	5
<i>Cornus disciflora</i>	Cornaceae	31	74	278	416	93
<i>Crataegus</i> sp.	Rosaceae	2	0	1	0	0
<i>Dendropanax arboreus</i>	Araliaceae	2	7	42	43	12
<i>Eugenia culminicola</i>	Myrtaceae	0	2	0	0	6
<i>Fraxinus uhdei</i>	Oleaceae	9	5	6	158	6
<i>Ilex brandegeana</i>	Aquifoliaceae	93	77	217	58	195
<i>Magnolia itisiana</i>	Magnoliaceae	9	39	339	106	55
<i>Ostrya virginiana</i>	Betulaceae	0	0	0	0	1
<i>Parathesis villosa</i>	Myrsinaceae	1	4	5	1	143
<i>Persea hintonii</i>	Lauraceae	17	768	431	134	252
<i>Pinus douglasiana</i>	Pinaceae	94	0	4	3	1
<i>P. herrerae</i>	Pinaceae	0	0	1	0	0
<i>P. oocarpa</i>	Pinaceae	1	0	0	0	0
<i>Prunus serotina</i>	Rosaceae	0	10	0	0	14
<i>Prunus</i> sp.	Rosaceae	2	0	1	2	0
<i>Quercus candicans</i>	Fagaceae	14	3	24	12	26
<i>Q. elliptica</i>	Fagaceae	18	0	8	1	4
<i>Q. laeta</i>	Fagaceae	0	0	0	0	4
<i>Q. praineana</i>	Fagaceae	20	0	0	2	0
<i>Q. salicifolia</i>	Fagaceae	12	0	0	179	0
<i>Q. scytophylla</i>	Fagaceae	183	66	41	0	0
<i>Q. xalapensis</i>	Fagaceae	0	0	5	19	0
<i>Rapanea jurgensenii</i>	Myrsinaceae	38	8	601	234	256
<i>Rhamnus</i> sp.	Rhamnaceae	18	10	79	22	4
<i>Styrax argenteus</i>	Styraceae	5	5	25	33	57
<i>Symplocos citrea</i>	Symplocaceae	0	8	29	2	16
<i>Symplococarpon purpusii</i>	Theaceae	0	51	11	54	345
<i>Symplococarpon</i> sp.	Theaceae	0	0	29	0	0
<i>Ternstroemia pentisepala</i>	Theaceae	38	43	37	55	21
<i>Turpintia occidentalis</i>	Staphyleaceae	0	0	14	2	3
<i>Xylosma flexuosum</i>	Flacourtiaceae	39	18	33	60	31
<i>Zinowiewia concinna</i>	Celastraceae	31	0	22	37	9
Total individuos/rodal		1042	1426	2598	2224	1969
Total de especies latifoliadas/rodal		26	23	29	28	29
Total especies/rodal		28	23	32	29	30

Tabla 3. Clasificación de especies arbóreas y arbustivas con base en los síndromes de regeneración en cuatro grupos. Grupo I: especies pioneras que se establecen en claros grandes (generalmente en claros donde se ha perturbado el suelo, esto es hay suelo mineral expuesto). Grupo II: especies con semillas pequeñas que se establecen en claros pequeños y bordes en el bosque o sotobosque de pinares. Grupo III: especies latifoliadas con semillas pequeñas y/o grandes que se establecen en sitios con edades entre 20 y hasta 40 años. Grupo IV: especies latifoliadas con semillas que se dispersan por animales y/o gravedad presentes solamente en sitios con mayor intervalo de edad.

ESPECIES	FRUTOS				SEMILLAS	
	Periodo fructificación	Tipo	Largo* (mm)	Color	Largo (mm)	Diáspora* Unidad de dispersión
Grupo I						
<i>Alnus jorullensis</i>	Sept-Ene	Estróbilos	10-14	Castaño	8-12	Fruto
<i>Arbutus xalapensis</i>	Mar-Jun	Baya	4-10	Castaño	1.5-2.5	Fruto
<i>Calliandra longipedicelata</i>	Oct-Ene	Vaina	8-12	Café	6-7	Semilla
<i>Pinus douglasiana</i>	Dic-Mar	Estróbilo	27-28	Castaño	4.5-5	Semilla
<i>Quercus scytophylla</i>	Jun-Jul	Nuez	15-20	Castaño	15-20	Fruto
Grupo II						
<i>Carpinus tropicalis</i>	Abr-Jun	Nuez	3-4	Castaño	3-4	Semilla
<i>Clethra vicentina</i>	Abr-Jun	Cápsula	1.4-3	Café	1.4-3	Semilla
<i>Cornus disciflora</i>	Dic-May	Drupa	0.8-1.5	Rojo	0.8-1.5	Fruto
<i>Fraxinus uhdei</i>	Ene-May	Sámara	25-30	Castaño	3-4	Fruto
<i>Xylosma flexuosum</i>	Feb-May	Cápsula	7-15	Negro	3-4.8	Fruto
<i>Zinowewia concinna</i>	Dic-Abr	Sámara	16-20	Castaño	7-8	Semilla
Grupo III						
<i>Cinammomum pachypodum</i>	Oct-Ene	Drupa	12-15	Morado a negro	12-15	Fruto
<i>Dendropanax arboreus</i>	Jun-Jul	Baya	3.8-8	Violáceo	7	Fruto
<i>Ilex brandegeana</i>	Mar-Jun	Drupa	8-12	Rojo	8-12	Fruto
<i>Magnolia iltisiana</i>	Feb-Mar	Folículo	10-15	Rojo	10	Fruto
<i>Ostrya virginiana</i>	May-Jul	Nuez	5.6	Castaño	4	Fruto
<i>Quercus salicifolia</i>	Jun_Ago	Nuez	12-15	Castaño	12-15	Fruto
<i>Rapanea jurgensenii</i>	Jun-Ago	Drupa	4-4.6	Morado	4-4.6	Fruto
Grupo IV						
<i>Citharexylum mocinnii</i>	Dic-Abr	Baya	8-12	Anaranjado	7-9	Fruto
<i>Eugenia culminicola</i>	AbrJul	Baya	6.3-13.8	Negro	3-5	Fruto
<i>Parathesis villosa</i>	Jul-Nov	Drupa	4-6	Rojo	4-6	Fruto
<i>Styrax argenteus</i>	Jul-Dic	Drupa	8-13	Verde	9-10	Fruto
<i>Symplococarpom purpusii</i>	Mar-Jul	Drupa	9-17	Negro	6-9	Fruto

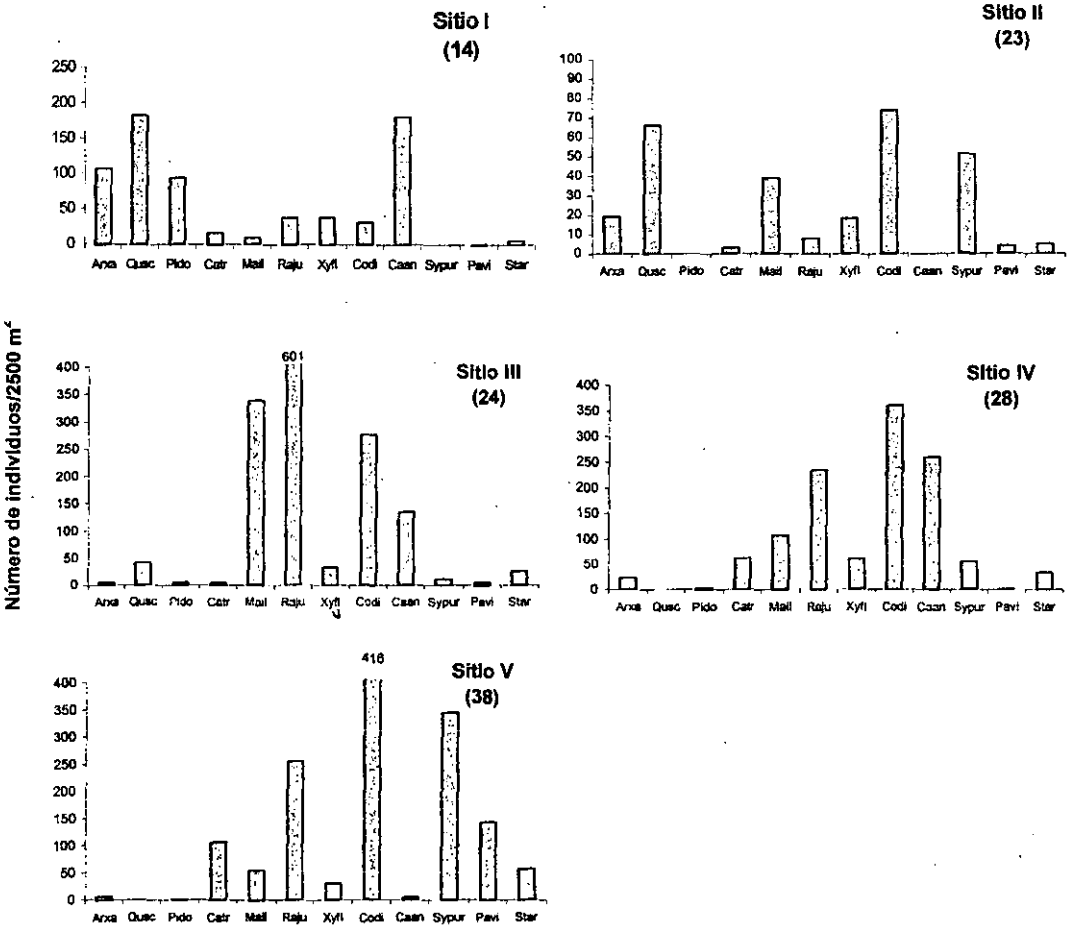


Figura 2. Densidad (número de tallos/2500m²) de plántulas por especie en los cinco sitios de bosque de *Pinus*. Los sitios están ordenados de acuerdo con su edad de desarrollo la cual está indicada en paréntesis. Especies: Arxa: *Arbutus xalapensis*, Mail: *Magnolia iltisiana*, Caan: *Calliandra anomala*, Qusc: *Quercus scytophylla*, Raju: *Rapanea jurgensenii*, Sypur: *Symplocarpon purpusii*, Pido: *Pinus douglasiana*, Xyfl: *Xylosma flexuosum*, Pavi: *Parathesis villosa*, Catr: *Carpinus tropicalis*, Codi: *Cornus disciflora*, Star: *Styrax ramirezii*.

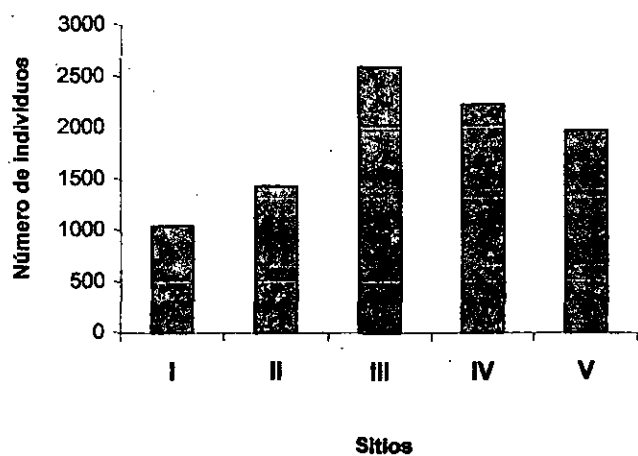


Figura 3. Densidad de árboles de especies latifoliadas (número de tallos/2500 m²). Los sitios son: I: San Campús, II: Cuatro Caminos, III: Cuchilla de la Tuna, IV: Puerto del Escobedo, V: Charco de los Perros. Los sitios están ordenados de acuerdo con su edad de desarrollo. La densidad de especies latifoliadas entre sitios difirió de manera significativa ($\chi^2 = 353.93$, g.l. = 4, $p < 0.001$).

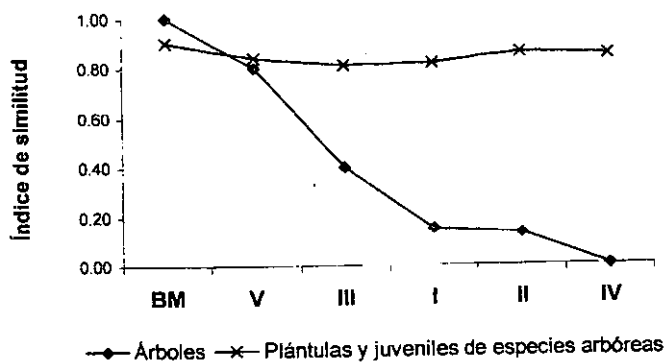


Figura 4. Similitud (utilizando el índice de Sorensen) entre la composición de especies del sotobosque del bosque de pino en los sitios muestreados y el estrato arbóreo de bosque mesófilo (BM). Los sitios muestreados son: I: San Campús, II: Cuatro Caminos, III: Cuchilla de la Tuna, IV: Puerto del Escobedo, V: Charco de los Perros.

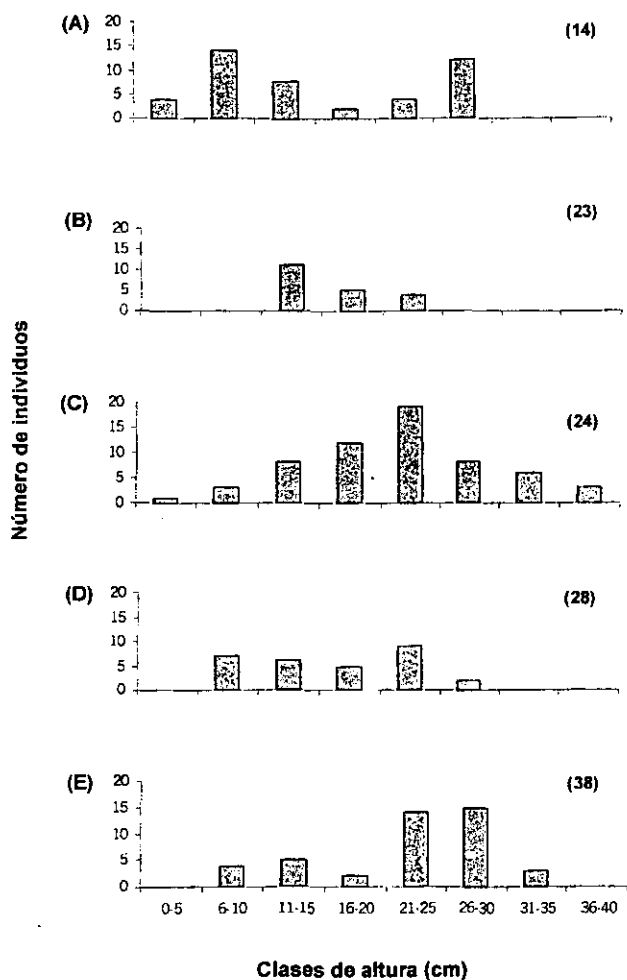


Figura 5. Distribución de frecuencias por clases de altura de *Pinus douglasiana* en los cinco sitios de muestreo. Los sitios son: (A): Sitio I; (B): Sitio II; (C): Sitio III; (D): Sitio IV; (E): Sitio V y están ordenados de acuerdo con la edad (cohorte más abundante) de desarrollo (entre paréntesis).

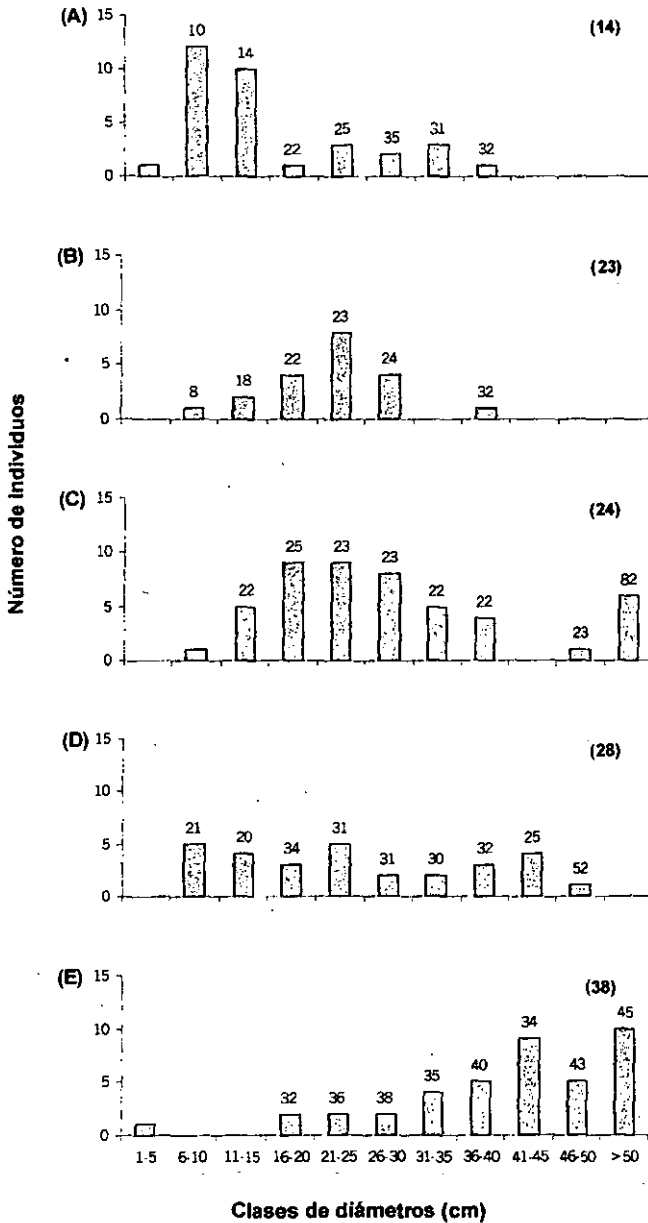


Figura 6. Distribución de diámetros de *Pinus douglasiana* en los cinco sitios de muestreo. Los sitios son: (A): Sitio I; (B): Sitio II; (C) Sitio III; (D) Sitio IV; (E) Sitio V y están ordenados de acuerdo con su edad de desarrollo (en paréntesis). Los valores arriba de las barras representan la edad media en años por clase diamétrica.

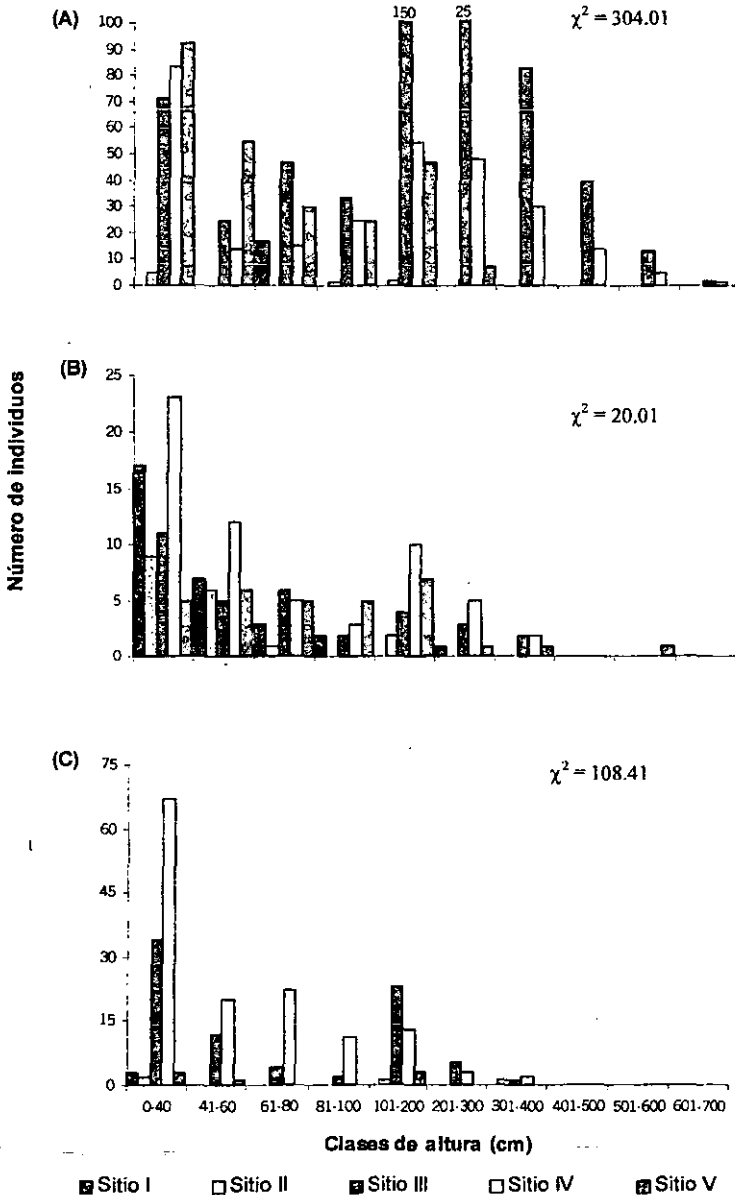


Figura 7. Distribución de frecuencias por clases de altura con el mayor número de plántulas y juveniles representados en las primeras clases de tamaño, mostrando una disminución gradual en el número de individuos hacia las clases mayores. (A): *Rapanea jurgensenii*; (B): *Xylosma flexuosum* y (C): *Cinnamomum pachypodum* ejemplifican este grupo. Otras especies en este grupo son: *Persea hintonii*, *Calliandra anomala* y *Dendropanax arboreus*. En todos los casos se encontraron diferencias significativas entre sitios con respecto a la distribución de frecuencias ($p < 0.001$).

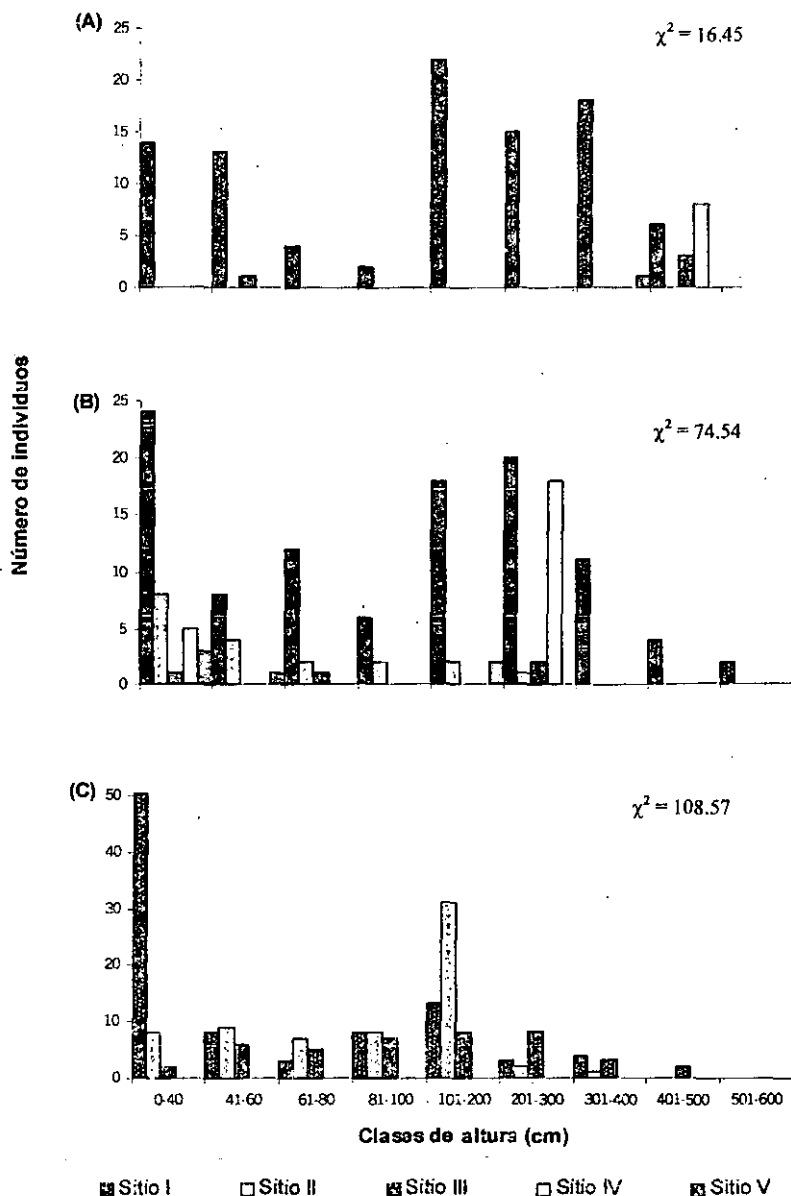


Figura 8. Distribución de frecuencias por clases de altura de especies con el mayor número de plántulas y juveniles representados en las clases de altura mayores de 1 metro. (A): *Pinus douglasiana*; (B): *Arbutus xalapensis* y (C): *Quercus scotyphylla* ejemplifican este grupo. Otras especies en este grupo son: *Zinowiewia concinna*, *Alnus* sp. y *Quercus xalapensis*. En todos los casos se encontraron diferencias significativas entre sitios con respecto a la distribución de frecuencias ($p < 0.001$).

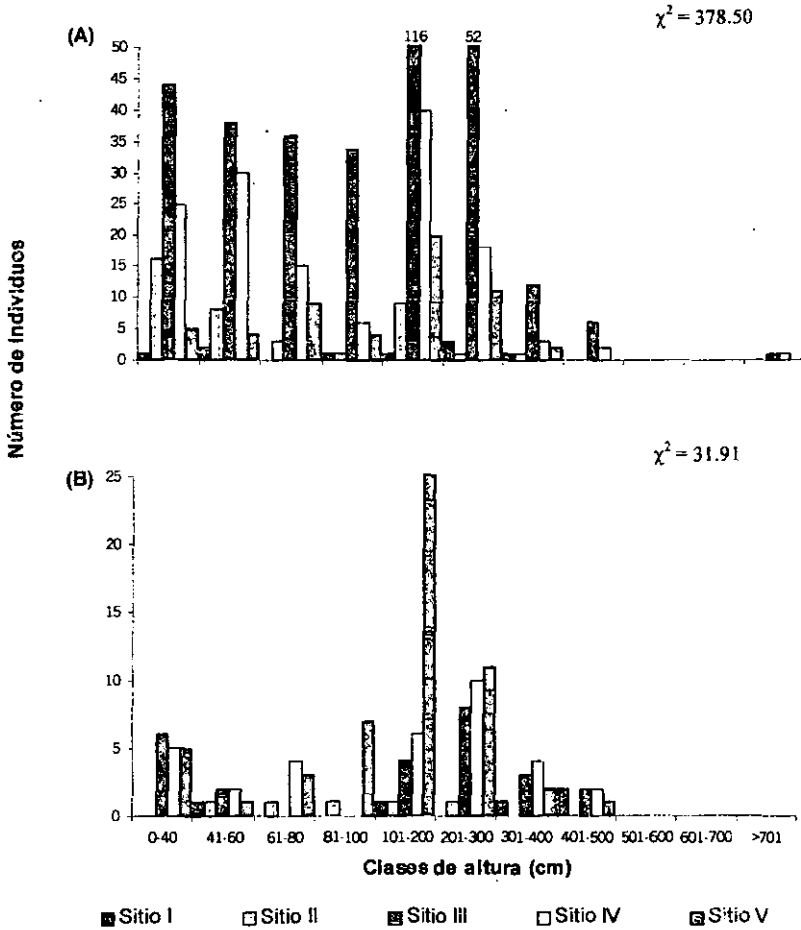


Figura 9. Distribución de frecuencia por clases de altura de especies con el mayor número de plántulas y juveniles representados en las clases intermedias. (A): *Magnolia iltisiana* y (B): *Styrax ramirezii* ejemplifican este grupo. Otras especies en este grupo son: *Cornus disciflora*, *Quercus salicifolia* y *Symplocos prionophylla*. En todos los casos se encontraron diferencias significativas entre sitios con respecto a la distribución de frecuencias ($p < 0.001$).

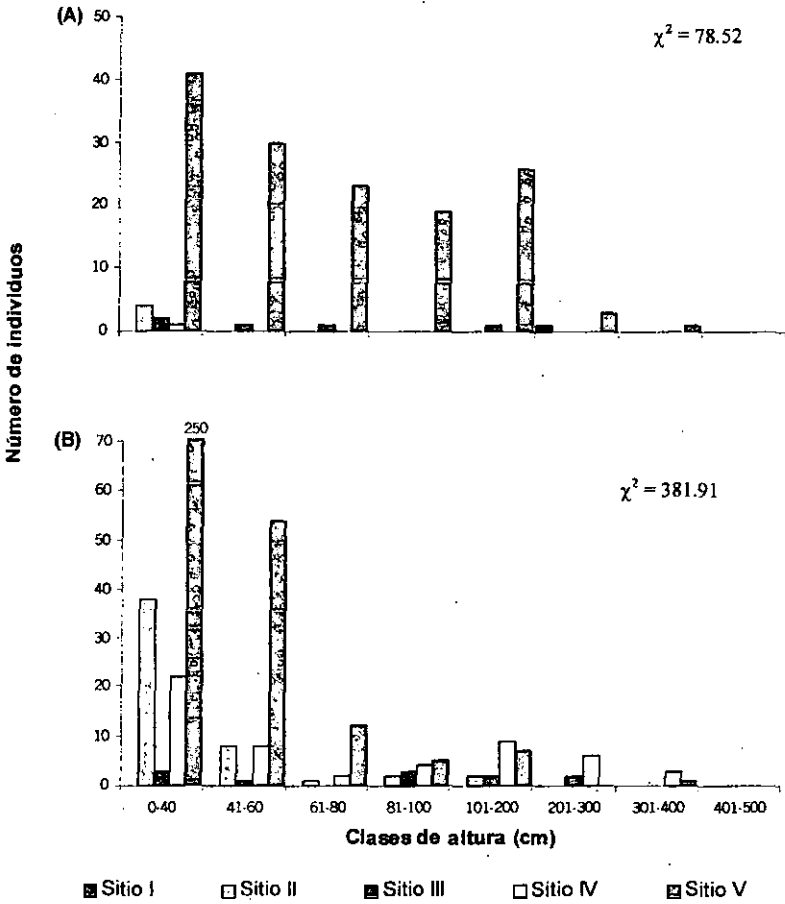


Figura 10. Distribución de frecuencias por clases de altura de especies con el mayor número de plántulas y juveniles representados en los sitios con mayor edad (Sitio V). (A): *Parathesis villosa* y (B): *Symplococarpon purpusii* ejemplifican este grupo. Otras especies en este grupo son: *Eugenia culminicola*, *Citharexylum mocinnii* y *Ostrya virginiana*. En todos los casos se encontraron diferencias significativas entre sitios con respecto a la distribución de frecuencias ($p < 0.001$).



CAPITULO II



Capítulo II

Mecanismos de sucesión y el efecto del dosel de pinos en el establecimiento y sobrevivencia de especies latifoliadas del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de los procesos y mecanismos que regulan la sucesión es imprescindible para el manejo forestal (Smith, 1986) y la conservación de la biodiversidad (Frankel, Brown y Burdon, 1995). Los cambios en la vegetación como resultado de los efectos directos intraespecíficos e interespecíficos a través de modificaciones ambientales ha sido un tema central en la sucesión. Connell y Slatyer (1977) propusieron un sistema amplio de opciones para probar el papel de las interacciones entre las plantas como mecanismos de cambio durante la sucesión. Estos mecanismos abordan las trayectorias de "relevo florístico" (Clements, 1916, 1936) y la influencia de la "composición florística inicial" (Egler, 1954, 1976).

Los distintos modelos propuestos sobre los mecanismos de la sucesión según Connell y Slatyer (1977) son: (1) facilitación (modelo Clementsiano de "relevo florístico"), por medio del cual las especies pioneras modifican las condiciones ambientales, incrementando las probabilidades de establecimiento de otras especies, pero no su propia incorporación, (2) tolerancia, en donde diferentes especies pueden establecerse después de una perturbación, pero su comportamiento en la sucesión (su dominancia en una etapa seral) dependerá de las diferencias en sus historias de vida y en su capacidad para tolerar las condiciones ambientales a lo largo del proceso de sucesión vegetal (e.g. baja fertilidad del suelo en etapas tempranas, sombra en etapas tardías), y (3) inhibición, en donde después de una perturbación se establecen individuos que inhiben el establecimiento y desarrollo de poblaciones de otras especies, hasta que estas se debilitan o mueren por algún factor ambiental.

Estos modelos han estimulado la realización de estudios que han evidenciado la dificultad para discriminar entre los diferentes mecanismos, principalmente entre el de tolerancia y el de inhibición, ya que estos interactúan en las diferentes etapas del ciclo de vida de las especies que invaden (Morris y Wood, 1989; Callaway, Nadkarni y Mahall, 1991; De Steven, 1991 a, b;

Callaway, 1992). Estos trabajos han indicado también la necesidad de llevar a cabo estudios demográficos a largo plazo, y experimentos de campo para identificar mecanismos de sucesión, pero en una fase de la sucesión como podría ser la fase de establecimiento, que es más factible y necesaria la obtención de información a corto plazo. Existe un consenso de lo recomendable que sería evaluar los modelos sobre mecanismos de sucesión en conjunto con otros factores, tales como perturbaciones, características de la historia de vida de las especies (e.g. dispersión de semillas), la depredación de semillas y cambios en los factores ambientales durante el proceso de sucesión (Armesto y Pickett, 1985; Huston y Smith, 1987; Pickett, Collins y Armesto, 1987; De Steven, 1991 a, b; Gleen-Lewin y van der Maarel, 1992).

En las montañas mexicanas existen extensos bosques de pinos mezclados con especies latifoliadas (Rzedowski, 1978). Pocos estudios han generado información sobre la dinámica y los mecanismos involucrados en este patrón (e.g. Zuill y Lathrop, 1975; Negreros y Snook, 1984; Sánchez-Velásquez, 1986; González-Espinoza *et al.*, 1991).

Observaciones realizadas en la Estación Científica Las Joyas, ubicada en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco, México, han mostrado que especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña se presentan en el sotobosque de los pinares y los resultados apuntan hacia los mecanismos de establecimiento de estas especies (Saldaña-Acosta y Jardel, 1992; Sánchez-Velásquez y García-Moya, 1993). Los rodales de *Pinus* del área son coetáneos y secundarios, y no presentan incorporación debajo de su propio dosel (Jardel, 1991; Hernández, 1996). Los pinos se establecen en claros grandes, abiertos por perturbaciones antropogénicas (e.g. fuego, tala) en conjunto con algunas especies de encinos. Subsecuentemente especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña se establecen en el sotobosque de los pinares, aumentando en abundancia y riqueza conforme aumenta la edad del rodal. Tomando en cuenta los resultados encontrados en otros tipos de vegetación, es posible inferir que el establecimiento de especies latifoliadas del bosque mesófilo de montaña en el sotobosque de los pinares podría depender de modificaciones que estos provocan en los niveles de radiación (García-Moya y McKell, 1969; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Kellman y Kading, 1992), protección contra vientos fuertes y fríos (Carlsson y Callagan, 1991), protección contra depredadores (McAuliffe, 1984) y herbívoros (Callaway, 1992), o como percha para aves que dispersan semillas (Archer, Schiess y Bassham, 1988). Por otro lado,

los pinares se pueden ver favorecidos por perturbaciones que generen claros relativamente grandes (White, 1979) en donde la diseminación de semillas por viento es el mecanismo más importante para su rápido establecimiento en las etapas tempranas de la sucesión (Bormann, 1953; Lorimer, 1980).

En este trabajo se presentan los resultados de un experimento de campo en el que se evaluó el desempeño de dos especies distintas en sus atributos (una especie de pino y una especie latifoliada no pionera) en condiciones diferentes.

Las hipótesis planteadas en este estudio fueron: (1) si la luz es el principal factor que determina el establecimiento diferencial de las especies, entonces los pinos se establecerán preferencialmente en los claros grandes y las latifoliadas debajo del dosel de los pinares, y se tendrá un reemplazamiento de especies que se puede explicar por el mecanismo de facilitación, y (2) si la germinación de las semillas depende de su protección contra depredadores por la vegetación, entonces las semillas grandes de *Persea hintonii* C.K. Allen serán más consumidas que las semillas más pequeñas de *Pinus douglasiana* Martínez en áreas abiertas y sin protección.

Se espera que: (1) los pinos germinarán y tendrán una mayor sobrevivencia que la especie de latifoliada en claros grandes y la especie latifoliada tendrá una mayor germinación y sobrevivencia que los pinos bajo el dosel de pinos, (2) si el mecanismo que se presenta es el de facilitación, se esperaría que el establecimiento de la especie latifoliada no ocurriría en áreas abiertas por perturbaciones, a menos que exista una modificación microambiental, la cual podría ser generada por los pinos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Estación Científica Las Joyas (ECLJ), con 1245 ha de extensión, forma parte de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Se ubica a los 19°35'27" latitud N y 104°17'00" longitud O, en el estado de Jalisco, a unos 52 km de distancia al norte de la costa del Océano Pacífico. El estudio se realizó en la cuenca del arroyo Las Joyas (Fig. 1). La precipitación promedio anual en esta zona es de 1609 mm y la temperatura media anual es de 14.9°C. El área donde se llevó a cabo el experimento presenta laderas con pendientes suaves (10-25%), predominantemente

cóncavas. El suelo es cambisol ferrálico de textura media, sobre material parental muy intemperizado de tipo pórfido basáltico (Quintero, Martínez-Rivera y Sponda, 1993). El suelo está poco desarrollado y presenta un contenido alto de hierro y aluminio. El horizonte B presenta inundaciones temporales y el horizonte superficial es rico en materia orgánica. Martínez-Rivera, Delgado y Flores (1995) describen a este tipo de suelo como paleudalf mólico, que es un tipo de suelo lixiviado característico de zonas forestales sobre roca madre sedimentaria, en donde el humus está combinado con arcillas. El paisaje en esta zona está formado por diferentes tipos de vegetación: 1) bosque de *Pinus* dominado principalmente por *Pinus douglasiana* y *P. herrerae* Martínez mezclado con *Quercus* spp. y otras especies latifoliadas; 2) bosque mesófilo de montaña, que se distribuye principalmente en las cañadas y laderas protegidas y 3) matorrales secundarios, dominados por *Rubus* spp., *Acacia angustissima* (Mill) Kuntze, *Senecio salignus* D.C. y una gran variedad de otras especies, entre las que destaca el teocintle endémico *Zea diploperennis* Iltis, Doebley y Guzmán (Jardel, 1991).

Métodos

Diseño experimental y su localización.

El estudio se inició en el mes de julio de 1994, en tres rodales de *Pinus*, ubicados en "Cuchilla de las Burras", "Plaza de Gallos" y "Puerto de la Moza", los cuales sufrieron incendios durante el mes de mayo de 1993, y tres áreas abiertas por esos incendios dentro de los mismos sitios (Fig. 1).

El experimento siguió un diseño con estructura factorial incompleto (Brown y Rothery, 1993) con tres factores: ambientes con distintos tipos de cantidad de luz (espacio abierto, sombra artificial y sombra bajo el dosel de pino), depredación (con y sin exclusión de depredadores vertebrados) y hojarasca (con y sin hojarasca) (Tabla 1). Las combinaciones entre los niveles de los tres factores fueron diez (no se incluyeron las combinaciones entre sombra artificial, con exclusión y con hojarasca; y entre sombra artificial, sin exclusión y con hojarasca). Para cada combinación se hicieron cinco repeticiones. Los tratamientos se replicaron tres veces lo que resultó en un total de 150 unidades experimentales.

La unidad experimental consistió de cuadros de 40 x 40 cm de largo y ancho. Las unidades experimentales se ubicaron tomando primero un número aleatorio entre 0 y 360° para obtener el azimuth, seguido de otro número aleatorio para el número de pasos. Nueve semillas de las dos especies seleccionadas: *Pinus douglasiana* y *Persea hintonii*, fueron sembradas dando un total de 135 semillas por tratamiento y 1350 semillas por especie. No se incluyó una tercera especie (*Rapanea jurgensenii*) debido a que las semillas no germinaron y no hubo más producción de semillas durante el período de los experimentos.

El criterio de selección de las dos especies fue la dominancia de *Pinus douglasiana* en el dosel de bosques de pino (Jardel, 1991), y la alta abundancia de *Persea hintonii* debajo del dosel de los pinares en el área de estudio. Las semillas de *P. douglasiana* se dispersan por viento y tienen una longitud del cuerpo de las semillas entre 4.5-5.3 mm y de 23 mm del ala, con un período de fructificación entre enero y marzo. El período de fructificación de *P. hintonii* es entre mayo y julio. Esta especie tiene semillas de 8.9 a 10.0 mm de longitud.

Todas las semillas (grandes y pequeñas) y plantas fueron removidas de las unidades experimentales antes de la siembra de las semillas. La hojarasca fue removida o dejada en el sitio con base en el tratamiento respectivo. Las semillas se pusieron sobre la superficie del suelo inmediatamente después de su colecta y en diferentes meses, dependiendo de la fenología de cada especie. Las semillas de *Pinus douglasiana* se limpiaron y se les retiró el ala, y se sembraron durante la época seca (marzo). A las semillas de *Persea hintonii* se les removió la pulpa y se sembraron durante la época de lluvias (julio). Las semillas de *P. douglasiana* sembradas al inicio del experimento no germinaron debido probablemente a que el período de lluvias se retrasó en 1994. Pruebas de viabilidad con cloruro de tetrazolio al 0.1% realizadas a las semillas de ambas especies indicaron que eran viables (90%). En 1995 la producción de semillas de los pinos fue muy baja y las semillas colectadas presentaban daños, por lo que se colectó hasta 1996.

Para el tratamiento de luz artificial se usaron redes de plástico de media sombra al 50% que se sobrepusieron hasta que la intensidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) estuvo al menos una desviación estándar por debajo de la intensidad media que se detectó en diferentes partes del sotobosque de *Pinus douglasiana*. La RFA se midió con un radio-fotómetro modelo LI-185A.

El tratamiento de exclusión de depredadores vertebrados consistió en cubrir con malla de alambre galvanizado, con un diámetro de luz de 1.5 cm y una altura de 30 cm del suelo; la malla de alambre se enterró 10 cm en el suelo. La selección del diámetro de luz se basó en el tamaño de la cabeza del roedor más pequeño que hay en el área de estudio (L.I. Iñiguez com. pers.).

Los datos de germinación y emergencia de las plántulas se registraron cuando estuvieron expuestos los cotiledones en el caso de *Pinus douglasiana* y en el caso de *Persea hintonii* cuando apareció el epicotilo. La sobrevivencia se siguió por un período de tres años para *P. hintonii* y un año en el caso de *P. douglasiana*. Durante el período de germinación cada plántula que emergió fue etiquetada. Las unidades experimentales fueron censadas semanalmente durante tres meses hasta que emergieron todas las plántulas.

Análisis de datos

Germinación

La germinación se evaluó como el número de individuos presentes por especie (cohorte) por tratamiento. Se llevaron a cabo análisis log-lineales y análisis de contrastes para determinar el efecto de los tratamientos en la germinación de las diferentes especies por medio del procedimiento CATMOD de SAS ver 6.03 (1988). La hipótesis nula establece que la germinación de las diferentes especies será igual bajo las diferentes condiciones. Para probar la hipótesis de que las semillas grandes son más frecuentemente depredadas que las semillas pequeñas en áreas abiertas (sin dosel) y sin protección (sin exclusión) se hicieron comparaciones entre la depredación de *Persea hintonii* (semillas grandes) versus *Pinus douglasiana* (semillas pequeñas) usando contrastes del mismo procedimiento de SAS aplicado en la germinación.

Tasas de mortalidad entre tratamientos

Las tasas de mortalidad entre los diferentes tratamientos fueron comparadas a través del proceso GLM de SAS y después se analizaron con comparaciones múltiples con la prueba LSD (Fisher least significant difference test) del mismo programa estadístico.

La tasa de mortalidad se obtuvo usando la siguiente ecuación:

$$Tm = \frac{(\ln N_0 - \ln N_n)}{t}$$

donde T_m es la tasa de mortalidad, $\ln N_0$ es el logaritmo natural del número inicial de individuos, $\ln N_n$ es el logaritmo natural del número final de individuos y t es el tiempo (días).

Curvas de sobrevivencia

Para determinar el tipo de curvas de sobrevivencia (I, II, III) por tratamiento, se utilizó un modelo polinomial (E. Ezcurra com. pers.) analizado con el proceso SAS (Proc GLM); el modelo se basó en las siguientes suposiciones: por definición, la tasa de mortalidad es: $1/y \cdot dy/dt$; si la mortalidad es constante entonces

$$\frac{1}{y} \cdot \frac{dy}{dt} = -b$$

en donde b es el valor de la tasa de mortalidad, y es el número de individuos en la cohorte. Si la mortalidad cambia con el tiempo, entonces podemos describir el fenómeno con un modelo lineal del tipo:

$$\frac{1}{y} \cdot \frac{dy}{dt} = -b + qt$$

en donde q es positiva si la mortalidad disminuye con el tiempo, y es negativo si la mortalidad aumenta con el tiempo. b es el valor inicial de la mortalidad para $t = 0$. Si recordamos que, por definición del $\ln x / dx = 1/x$, podemos reescribir el modelo de tasa de mortalidad variable como integrando esta ecuación diferencial obtenemos que:

$$\frac{d \ln y}{dt} = -b + q$$

$\ln y = -bt + 1/2 qt^2 + C$, donde C es la constante de integración. Si escribimos la ecuación con $a = C$ y $c = 1/2q$, podemos reescribir nuestro modelo de mortalidad como:

$$\ln y = a - bt + ct^2$$

Esta ecuación describe un modelo polinomial en donde el parámetro cuadrático c es la medida de la intensidad a la cual la tasa de mortalidad varía en el tiempo. Si c es menor que cero, la mortalidad inicial aumenta con el tiempo, entonces tendremos una curva de sobrevivencia tipo I. Si c es mayor que cero la mortalidad disminuye con el tiempo, entonces la curva de sobrevivencia será de tipo III. Si c no difiere significativamente de cero, entonces la mortalidad tiende a ser constante

en el tiempo, y se tendrá una curva de sobrevivencia tipo II. (Pruebas de t para cada parámetro con la hipótesis nula de parámetro = 0).

RESULTADOS

Germinación

La germinación de *Persea hintonii* comenzó 45 días después de haber sido sembradas las semillas, i.e., a mediados de julio, cuando inició la temporada de lluvias. El proceso de germinación continuó por un período de tres meses y concluyó en noviembre del mismo año (Fig. 2). Se observó una remoción alta de semillas de *P. hintonii* en los sitios sin exclusión. Los tratamientos que presentaron mayor éxito de germinación fueron los de SES y PEH con un promedio de semillas germinadas de 6.2 y 5 respectivamente (Tabla 2).

La germinación en respuesta a los tratamientos difirió entre estos ($\chi^2= 39.82$, $gl= 9$, $p< 0.00001$). La germinación difirió según los diferentes niveles de la luz ($\chi^2= 33.16$, $gl = 2$, $p< 0.00001$), la exclusión ($\chi^2 = 58.34$, $gl = 1$, $p< 0.0001$), y la hojarasca ($\chi^2 = 16.32$, $gl = 1$, $p< 0.0001$). Sólo se observó interacción significativa entre los factores luz y hojarasca ($\chi^2= 22.42$, $gl = 1$, $p< 0.00001$) (Tabla 3).

La mayoría de las semillas de *Pinus douglasiana* germinaron al principio de la temporada de lluvias (finales de junio durante 1996), a los 120 días de sembradas (marzo), y lo continuaron haciendo hasta mediados de julio (Fig. 2).

El mayor número promedio de semillas germinadas (3.93) de *Pinus douglasiana* ocurrió en el tratamiento AES. Al igual que en el caso de *Persea hintonii*, las semillas de esta especie fueron fuertemente removidas en los sitios sin exclusión (Tabla 2).

No se encontraron interacciones significativas entre factores (luz, exclusión, hojarasca) para esta especie. Para cada tratamiento los niveles afectaron significativamente al número de semillas germinadas (en todos los casos $p < 0.01$) (Tabla 3).

Depredación de semillas

Se encontró una interacción significativa entre los cinco tratamientos sin exclusión y especies (*Pinus douglasiana* y *Persea hintonii*) ($\chi^2=13.55$, $gl = 3$, $p= 0.003$). No hubo efecto de las

tres condiciones de luz (dosel de pino, sombra artificial y abierto) en la remoción de semillas de *P. hintonii* y *P. douglasiana* (en todos los casos $\chi^2 = 0.09$, $gl = 1$, $p = 0.7633$). Para ambas especies hubo diferencias significativas en la depredación de sus semillas en los siguientes tratamientos ASH y PSH ($\chi^2 = 15.89$, $gl = 1$, $p < 0.0001$).

Sobrevivencia

El número de plántulas vivas de *Persea hintonii* al final del experimento (540 días) fue mayor en los sitios con SES, siguiendo en orden de importancia los sitios PEH (Tabla 4). Las curvas de sobrevivencia de *P. hintonii* correspondieron al tipo III (en todos los casos $c > 2.041$, $p < 0.01$) esto señala una mortalidad inicial alta que tiende a disminuir a través del tiempo (e.g. PES) y una de tipo II (en todos los casos $c = 0.636$, $p > 0.05$) (e.g. AES) que muestra una mortalidad que tiende a ser constante en el tiempo (Tabla 5).

Para *Pinus douglasiana*, la mayor sobrevivencia ocurrió en los sitios de PES y SES (Tabla 4). Hubo tratamientos como los sitios PSH que, además de que tuvieron una baja germinación, no presentaron sobrevivientes al final del experimento. Cinco curvas de sobrevivencia de *P. douglasiana* fueron de tipo I (en todos los casos $c < -5.402$, $p < 0.01$) con una mortalidad que aumenta con el tiempo (e.g. PES) y cuatro curvas correspondieron al tipo III ($c > 2.415$, $p < 0.01$) en donde la mortalidad disminuye con el tiempo (e.g. AES) (Tabla 5).

Tasas de mortalidad

La mayor tasa de mortalidad para *Persea hintonii* ocurrió en el tratamiento AES. Las tasas de mortalidad de *P. hintonii* entre tratamientos fueron significativamente diferentes ($F = 4$, $gl = 8$, $p = 0.0009$). Los resultados de los análisis de comparaciones múltiples (LSD) mostraron que el tratamiento AES difirió significativamente ($p = 0.05$) de los tratamientos ASS, SES, SSS, PES y PSS (Fig. 3).

Para *Pinus douglasiana* el tratamiento que presentó la mayor tasa de mortalidad fue el sitio PES. Las tasas de mortalidad de *P. douglasiana* difirieron significativamente entre tratamientos ($F = 4.00$, $gl = 8$, $p = 0.0009$). El tratamiento AES difirió significativamente ($p = 0.05$) de los tratamientos ASS, PES, PSS y PEH (Fig. 4).

DISCUSIÓN

Se ha demostrado que la luz es un factor determinante en el establecimiento de muchas especies forestales (Kramer y Decker, 1944; Kramer, Oosting y Korstian, 1952; Bormann, 1953; Chazdon, 1988; Kozlowski, Kramer y Pallardy, 1991). Los factores ambientales (e.g. luz, agua, exposición y suelo) pueden afectar también, de manera independiente o de manera conjunta, el establecimiento y la dominancia de especies forestales (Billings, 1938; Oosting, 1942; Oosting y Kramer, 1946; Tilman, 1985, 1988; Huston y Smith, 1987; Everham *et al.*, 1996). En este estudio se probó que las diferencias entre ambientes de luz pueden ser un factor importante en la germinación y sobrevivencia de *Persea hintonii* y *Pinus douglasiana*. Sin embargo, otros factores importantes son la exclusión de depredadores y la presencia de hojarasca. En el caso de *P. hintonii*, se encontró una interacción significativa entre las condiciones de luz y la hojarasca que afectó su germinación. Otros trabajos realizados en zonas tropicales y templadas han encontrado resultados similares, en donde algunas veces el factor determinante en los porcentajes de germinación observados en las especies es la depredación (Dirzo, 1984; Louda, 1989), la falta de claros en el dosel (Grubb, 1977; Hartshorn, 1978; Denslow, 1980; Brokaw, 1985; Arriaga, 1989; Spies y Franklin, 1989; Whitmore, 1989; Sipe y Bazzaz, 1995) o la existencia de una capa de hojarasca gruesa que impide el establecimiento de especies pioneras (Sydes y Grime, 1981; Vázquez-Yanez *et al.*, 1990) que facilita simultáneamente el establecimiento de otras especies latifoliadas (Everham *et al.*, 1996).

Una explicación posible de que *Persea hintonii* haya sobrevivido mejor en sitios bajo dosel y sombra artificial, es que quizá en estas condiciones la sombra puede moderar temperaturas extremas del ambiente y reducir la tensión hídrica por evaporación en el suelo, tal como se ha demostrado con estudios realizados en otras localidades (Barnhardt *et al.*, 1987; Carlsson y Callagan, 1991; Everham *et al.*, 1996). La sombra provocada por *Pinus douglasiana* podría también estimular la germinación de *P. hintonii*, afectando el balance de agua de las semillas (*sensu* Vázquez-Yanez *et al.*, 1990). Alternativamente, la sombra puede ser importante, reduciendo el estrés por sequía en semillas grandes (Osunkoya *et al.*, 1994) que al parecer, son más sensibles a la presencia de la cobertura de la vegetación para poder germinar (De Steven, 1991a).

Para *Persea hintonii*, el número de individuos que germinaron y sobrevivieron al final del estudio tuvo el mismo patrón, es decir, en los sitios con la mayor cantidad de semillas germinadas

(e.g. sombra artificial, excluidos y sin hojarasca) hubo un mayor número de individuos vivos al final del estudio. Sin embargo, la germinación de semillas y la sobrevivencia de plántulas disminuyeron en todos los tratamientos con dosel abierto cuando no hubo exclusión. Estos resultados, aplicables solamente para esta fase de germinación y establecimiento, sugieren que *Persea hintonii* es una especie tolerante a la sombra. Este patrón se ha encontrado en otros lugares, en donde una especie se beneficia de la sombra de otra especie. En algunos casos ocurre el reemplazo de una especie por otra (mecanismo de reemplazo por facilitación, sensu Connell y Slayter, 1977; Turner et al., 1966; Franco y Nobel, 1989; Callaway, 1992, 1994; Kellman y Kading, 1992; Callaway y Walker, 1997). Este estudio no produjo evidencia sólida de reemplazo de *Pinus douglasiana* por *P. hintonii*. Es necesario llevar a cabo el estudio a largo plazo para identificar si existe efectivamente un mecanismo de facilitación. En bosques similares en fisonomía y estructura del noroeste del estado de Oaxaca, en México, se ha demostrado que *Persea schiedeana* reemplaza a *Pinus patula* en ausencia de incendios forestales (Sánchez-Velásquez, 1986). En este estudio algunas semillas de *P. hintonii* germinaron y sobrevivieron en tratamientos con áreas abiertas (luz directa), probablemente esta especie tolere las condiciones iniciales en esta etapa. Por ejemplo, un estudio en la ECLJ mostró que *Quercus scytophylla* y los pinos crecen juntos después de abrirse un claro grande en el área de San Campús (Sitio I) (Anaya, 1989), tolerando las condiciones ambientales iniciales. Estas observaciones sugieren que el mecanismo de tolerancia podría estar operando en la fase de establecimiento para estas especies. La mayor cantidad de semillas germinadas de *Pinus douglasiana* se encontró en el tratamiento abierto, con exclusión y sin hojarasca, y el mayor número de individuos vivos fue en el tratamiento dosel de pino, con exclusión y sin hojarasca. Los resultados sugieren que *P. douglasiana* puede germinar y sus plántulas sobrevivir bajo de su propio dosel. Estudios con pinos muestran que éstos pueden establecerse exitosamente en lugares abiertos o en claros mayores a 1000 m² (Bormann, 1953; White, 1979; De Steven, 1991a,b). Los pinos mostraron el mayor número de individuos vivos en los tratamientos de exclusión en los tres niveles de luz, los cuales fueron muy similares (Tabla 4). Sin embargo, las curvas de sobrevivencia de los tratamientos abiertos, con exclusión, con y sin hojarasca (Tabla 5), tuvieron una curva de sobrevivencia de tipo III, i.e., la tasa de mortalidad va disminuyendo a través

del tiempo, por lo tanto, los pinos tienen en el futuro una mayor probabilidad de sobrevivir en estas condiciones.

En general, las tasas de mortalidad para *Pinus douglasiana* tendieron a disminuir a través del tiempo en los lugares abiertos (con excepción en sitios abiertos sin exclusión), y a aumentar bajo los otros tratamientos (Fig. 3). En los sitios bajo el dosel, las curvas de sobrevivencia indican que la tasa de mortalidad aumenta a través del tiempo. La excepción es en el tratamiento con su propia sombra, sin hojarasca y sin exclusión, con una curva de sobrevivencia tipo III, lo que sugiere que la tasa de mortalidad disminuye a través del tiempo en estas condiciones. Se han observado patrones similares de otras especies de pinos, consistentes en que generalmente crecen formando un dosel denso y una gruesa capa de hojarasca reduciendo así su propio reclutamiento por las modificaciones en los niveles de luz en el sotobosque y del suelo (Quateman y Keever, 1962; Zuill y Lathrop, 1975; Anaya, 1989; Whitmore, 1989; Oliver y Larson, 1990; González-Espinoza et al., 1991; Jardel, 1991). Esta condición inhibe su germinación o dificulta su establecimiento (Woodward, 1990). Paulatinamente, especies de latifoliadas de lento crecimiento se empiezan a establecer y a dominar por su tolerancia a la sombra (Saldaña-Acosta y Jardel, 1992)

Se puede suponer que la remoción de semillas en los tratamientos sin exclusión se debió a que éstas fueron depredadas, posiblemente por aves frugívoras y roedores en el área durante el período inicial (L.I. Iñiguez com. pers.). La remoción de semillas sembradas en la superficie del suelo ha sido observada en otros estudios para encinos y especies con semillas grandes (Borchert et al., 1989). *Persea hintonii* presentó una variación temporal en la germinación de tres meses. Probablemente germinar en mayor proporción al principio y seguir germinando por un período de tiempo más largo, sea una estrategia de escape a la depredación, como ocurre para otras especies con semillas grandes (Quintana-Ascencio, González-Espinoza y Ramírez-Marcial, 1992; Horvitz y Schemske, 1994). Otro factor utilizado frecuentemente para explicar diferencias en la germinación de las semillas es la ventaja de tener una temporada larga de crecimiento, la cual probablemente reduce la mortalidad asociada con las sequías y heladas (Smythe, 1970).

En las diferentes condiciones de luz y sin exclusión las semillas de *Persea hintonii* y *Pinus douglasiana* tuvieron una depredación similar. Sin embargo, en sitios con dosel de pino sin exclusión y con hojarasca, *P. hintonii* escapa más a la depredación que *P. douglasiana*. *Persea*

hintonii posee semillas relativamente grandes (9-10 mm), características de especies tolerantes a la sombra (Garwood, 1983; Osunkoya *et al.*, 1994) y no presenta un banco permanente de semillas (Ortiz-Arrona, 1993). En general, las semillas grandes no presentan latencia y son muy nutritivas, por lo que tienden a presentar altos niveles de depredación (Louda, 1989; Morgan, 1991). En este estudio se demuestra lo siguiente: 1. La hipótesis se rechaza, es decir, ambas especies son igualmente consumidas en las diferentes condiciones de luz (dosel de pino, sombra artificial y abiertos), pero en ambos casos sin hojarasca. 2. La hojarasca es un factor determinante en la depredación diferencial de semillas grandes y pequeñas; las semillas de *P. hintonii* fueron menos depredadas que las semillas de *P. douglasiana* en los sitios con hojarasca y dosel de pinos. Nosotros planteamos la hipótesis de que el mayor éxito de escape a depredadores en semillas de *P. hintonii* en presencia de hojarasca y aunque no lo probamos es probable que se deba a la protección de las semillas del ataque por depredadores. Estudios realizados cerca del área de estudio muestran la presencia de comunidades de granívoros diferentes en lugares abiertos y cerrados (Vázquez, 1997). Esto demuestra que no necesariamente el tamaño de semilla es el único factor en las diferencias en intensidad de depredación.

Los resultados de los experimentos sugieren que las semillas de *Pinus douglasiana* presentan latencia y que su germinación se dispara con la llegada de las lluvias. La cohorte de semillas de *P. douglasiana* germinó hasta la época de lluvias (120 días después de sembradas). Durante este período alrededor del 50% de las semillas germinó rápidamente.

Diferentes mecanismos están operando e interactuando en sus efectos en la germinación y sobrevivencia de *Pinus douglasiana* y *Persea hintonii*. Los efectos de los pinos en la sobrevivencia de *P. hintonii*, al parecer, son el resultado de un efecto positivo por la influencia combinada de la hojarasca, exclusión a la depredación y la luz. Para el caso de los pinos, el tratamiento que más afectó negativamente su sobrevivencia, fue bajo su propio dosel y sin exclusión. Estos resultados sugieren que la facilitación puede ser un mecanismo importante para *Persea hintonii*. Sin embargo, para identificar los mecanismos que determinan el establecimiento de las especies arbóreas de bosque mesófilo de montaña es necesario realizar estudios a largo plazo incluyendo más especies.

REFERENCIAS

- Anaya, M. (1989). El fuego en la regeneración natural del bosque de *Pinus-Quercus* en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad de Guadalajara, Jalisco 76 p.
- Archer, S; Schihes, C. y Bassham, C.R. (1988). Autogenic succession in a subtropical savanna: Conversion of grassland to thorn woodland. Ecological Monographs 58:11-127.
- Armesto, J.J. y Pickett, S.T.A. (1985). Experimental studies of disturbance in oldfield plant communities: Impact on species richness and abundance. Ecology 66:230-240.
- Arriaga, L. (1989). Gap dynamics of a tropical cloud forest in northeastern Mexico. Biotropica 21:178-184.
- Barnhardt, S.J., McBride, J.R., Cicero, C., da Silva, P. y P. Warner. (1987). Vegetation dynamics of the Northern Oak woodland. Gen.Tech.Rep.PSW-100. Berkeley, California. Forest Service, U.S. Department of Agriculture. pp. 53-58.
- Billings, W.D. (1938). The structure and development of old field shoreleaf pine stands and certain associated properties of the soil. Ecological Monographs 8:437-499.
- Borchert, M.I., Davis, F.W., Michaelson, J. y Oyler, L.D. (1989). Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak *Quercus douglasii* in California. Ecology 70:389-404.
- Bormann, F.H. (1953). Factors determining the role of loblolly pine and sweetgum in early old field succession in the Piedmont of North Carolina. Ecological Monographs 23:339-358.
- Brokaw, N.V.L (1985). Gap-phase regeneration in a tropical forest. Ecology 66:682-687.
- Brown, D. y Rothery, P. (1993). Models in Biology: Mathematics, Statistics and Computing. Willey, England 688 p.
- Callaway, R.M., Nadkarni, N.M., y Mahall, B.E. (1991). Facilitation and interference of *Quercus douglasii* understory productivity in central California. Ecology 72:1484-1499.
- Callaway, R.M. (1992). Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. Ecology 73:2118-2128.
- Callaway, R.M. (1994). Facilitative and interfering effects of *Arthrocnemum subterminale* on winter annuals. Ecology 75:681-686.

- Callaway, R.M. y Walker, L.R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. Ecology 78:1958-1965.
- Carlsson, B.A. y Callagan, T.V. 1991. Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. Journal of Ecology 79:973-983.
- Chazdon, R.L. (1988). Sunflecks and their importance to forest understory plants. Advances in Ecological Research 18:1-63.
- Clements, F.E. (1916). Plant Succession: An analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Washington Publ. No.242.
- Clements, F.E. (1936). Nature and structure of the climax. Journal of Ecology 24:252-284.
- Connell, J.H. y Slatyer, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist. 111:1119-1144.
- Denslow, J.S. (1980). Gap partitioning among tropical rainforest trees. Biotropica 12:47-55.
- 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.
- Dirzo, R. (1984). Herbivory: a phytocentric overview. Perspectives on Plant Population Ecology (eds. R. Dirzo y J. Sarukhan, pp. 141-165, Sinauer, Sunderland, MA.
- Egler, F.E. (1954). Vegetation science concepts. Initial floristic composition, a factor in old-field development. Vegetatio 4:412-417.
- Egler, F.E. (1976). Nature of vegetation. Its management and mismanagement. Connecticut Conservation Association. Bridgewater, Connecticut 527 p.
- Everham, E.M., Randall, W., Myster, W. y VanDeGenachte, E. (1996). Effects of light, moisture, temperature, and litter on the regeneration of five tree species in the tropical montane wet forest of Puerto Rico. American Journal of Botany 83:1063-1068.
- Franco, A.C. y Nobel, P.S. (1989). Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. Journal of Ecology 77:870-886.
- Frankel, O.H., Brown, A.H.D. y Burdon, J.J. (1995). The conservation of plants biodiversity. Cambridge University Press. London. 299 p.

- García-Moya, E. y McKell, M.C. (1969). Contribution of shrubs in economy of a desert-wash plant community. Ecology 51:81-88
- Garwood, N.C. (1983). Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. Ecological Monographs 53:159-181.
- Gleason-Lewin, D.C. y van der Maarel, E. (1992). Patterns and processes of vegetation dynamics. In: (eds. D.C. Glenn-Lewin; R.K. Peet; T.T. Veblen). Chapman and Hall, 2-6 Boundary Row, London SE1 8HN pp. 11-44.
- González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F., Ramírcz-Marcial, N. y Gaitán-Guzmán, P. (1991). Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the Highlands of Chiapas, México. Journal of Vegetation Science 2:351-360.
- Grubb, P.J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. Biological Reviews 52:107-145.
- Hartshorn, G.S. (1978). Tree falls and Tropical Forest Dynamics, En: Tomlinson, P.B. y M.H. Zimmermann (Eds), Tropical trees as Living Systems, Cambridge University Press, London, pp. 617-638.
- Hernández, F. (1996). Estructura de edades de bosque de pino y su relación con el historial de aprovechamiento forestal en la Sierra de Manantlán. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad de Guadalajara, 47 p.
- Horvitz, C.C. y Schemske, D.W. (1994). Effects of dispersers, gaps, and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. Ecology 75:1949-1958.
- Huston, M. y Smith, T. (1987). Plant succession: life history and competition. American Naturalist 130:169-198.
- Jardel, E.J. (1991). Perturbaciones naturales y antropogénicas y su influencia en la dinámica sucesional de los bosques de Las Joyas, Sierra de Manantlán. Tiempos de Ciencias 22:9-26.
- Kellman, M. y Kading, M. (1992). Facilitation of tree seedling establishment in a sand dune succession. Journal of Vegetation Science 3:679-688.
- Kosłowski, T.T., Kramer, P.J. y Pallardy, S.G. (1991). The physiological ecology of woody plants. Academic Press, New York, New York, USA 657 p.
- Kramer, P.J., y Decker, J.P. (1944). Relation between light intensity and rate of photosynthesis of loblolly pine and certain hardwoods. Plant Physiology 19:350-358.

- Kramer, P.J; Oosting, H.J. y Korstian, C.F. (1952). Survival of pine and hardwood seedlings in forest and open. Ecology 33:427-430.
- Lorimer, C.G. (1980). Age structure and disturbance history of a Southern Appalachian virgin forest. Ecology 61:1169-1184.
- Louda, S.V. (1989). Predation in the dynamics of seed regeneration. Pages 25-51 In M.A. Leck, V.T. Palmer y R.L. Simpson, eds. Ecology of Soil Seed Banks. Academic press, San Diego, California, USA.
- McAuliffe, J.R. (1984). Prey refugia and the distribution of two Sonoran desert cacti. Oecologia 65:82-85.
- Martínez-Rivera, L.M., Delgado, R.I. y Flores I.R. (1995). Suelos de la Estación Científica las Joyas de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jalisco-Colima, México) y su área de influencia. Agrociencia Serie Agua-Suelo-Clima 2:107-119.
- Morgan, R.K. (1991). The role of protective understory in the regeneration system of a heavily browsed woodland. Vegetatio 92:119-132.
- Morris, W.F y Wood, D.M. (1989). The role of lupine in succession on Mount St. Helens: Facilitation or Inhibition?. Ecology 70:697-703.
- Negreiros, P. y Snook, L. (1984). Análisis del efecto de la intensidad de corta sobre la regeneración natural de pinos en un bosque mixto de pino-encino. Ciencia Forestal 9:48-61.
- Oliver, C.D. (1981). Forest development in North America following major disturbances. Forest Ecology and Management 3:153-168.
- Oliver, C.D. y Larson, B.C. (1990). Forest Stand Dynamics. Biological Resource Management Series. McGraw Hill, Inc. 467 p.
- Ortíz-Arrona, C. (1993). Banco de semillas del suelo en el Bosque Mesófilo de Montaña de Las Joyas, Sierra de Manantlán. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad de Guadalajara 45 p.
- Oosting, H.J. (1942). An ecological analysis of the plant communities of Piedmont, North Carolina. American Midland Naturalist.28:1-126.
- Oosting, H.J. y Kramer, P.J. (1946). Water and light in relation to pine reproduction. Ecology 27:47-53.

- Osunkoya, O., Ash, J.E., Hopkins, M.S. y Graham, A.W. (1994). Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. Journal of Ecology 82:149-163.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. y Arnesto, J.J. (1987). Models, mechanisms and pathways of succession. Botanical Review. 53:335-371.
- Quateman, E. y Keever, C. (1962). Southern mixed hardwood forest: climax in the Southeastern Coastal Plains. Ecological Monographs 32:167-185.
- Quintana-Ascencio, P.F., González-Espinoza, M. y Ramírez-Marcial, N. (1992). Acorn removal, seedling survivorship, and seedling growth of *Quercus crispipilis* in successional forests of highlands of Chiapas, Mexico. Bulletin of Torrey Botanical Club 119:6-18.
- Quintero, A., Martínez-Rivera, L.M. y Sponda, D. (1993). Levantamiento geológico de la Estación Científica Las Joyas. Tiempos de Ciencia 31:41-49.
- Rzedowski, J. (1978). Vegetación de México Ed. Limusa. México, D.F. 431 p.
- Saldaña-Acosta, A. y Jardel, E.P. (1992). Regeneración natural de especies subtropicales de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Biotam 3:36-50.
- Sánchez-Velásquez, L.R. (1986). Estudio de la sucesión forestal en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, después de un incendio forestal superficial. Biótica 11:219-232.
- Sánchez-Velásquez, L.R. & García-Moya, E. (1993). Sucesión forestal en el bosque mesófilo de montaña y bosque de *Pinus* de la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Agrociencia Serie Recursos Naturales Renovables 3:7-26.
- SAS, (1988). SAS/STAT User's Guide, Release 6.03 edition, SAS Institute, North Carolina USA, 1082 p.
- Sipe, T.W. y F.A. Bazzaz. (1995). Gap partitioning among maples (*Acer*) in Central New England: survival and growth. Ecology 76:1587-1602.
- Smith, D.M. (1986). The Practice of Silviculture 8th ed., Wiley, New York, 527 p.
- Smythe, N. (1970). Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forests American Naturalist 104:25-35.
- Spies, T.A. y Franklin, J.F. (1989). Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. Ecology 70:543-545.

- Sydes, C. y Grime, J.P. (1981). Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland I. Field investigations. Journal of Ecology 69:237-248.
- Tilman, D. (1985). The resource ratio hypothesis of succession. The American Naturalist. 125:827-852.
- Tilman, D. (1988). Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities Princeton Univ.Press, Princeton, N.J. 360 p.
- Turner, R.M., Alcorn, S.M., Olin, G y Booth, J.A. (1966). The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. Botanical Gazette 127:95-102.
- Valiente-Banuet, A y Ezcurra, E. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. Journal of Ecology 79:961-971.
- Vázquez, H. (1997). Dieta y demografía de una comunidad de pequeños roedores en dos habitats contratantes. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. 80 p.
- Vázquez-Yanez, C., Orozco-Segovia, A., Rincón, E. y Sánchez-Coronado, M.E. (1990). Light beneath the litter in a Tropical Forest: effect on seed germination. Ecology 71:1952-1958.
- White, P.S. (1979). Pattern, process, and natural disturbance in vegetation Botanical Review 45:229- 299.
- Whitmore, T.C. (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70: 536-538.
- Woodward, F.I. (1990). From ecosystems to genes: The importance of shade tolerance. Tree 5:111-115.
- Zuill. H.A. y Lathrop, E.W. (1975). The structure and climate of a tropical montane rain forest and an associated pine-oak-liquidambar forest in the northern highlands of Chiapas, México. Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México. 46,Ser. Botánica:73-118.

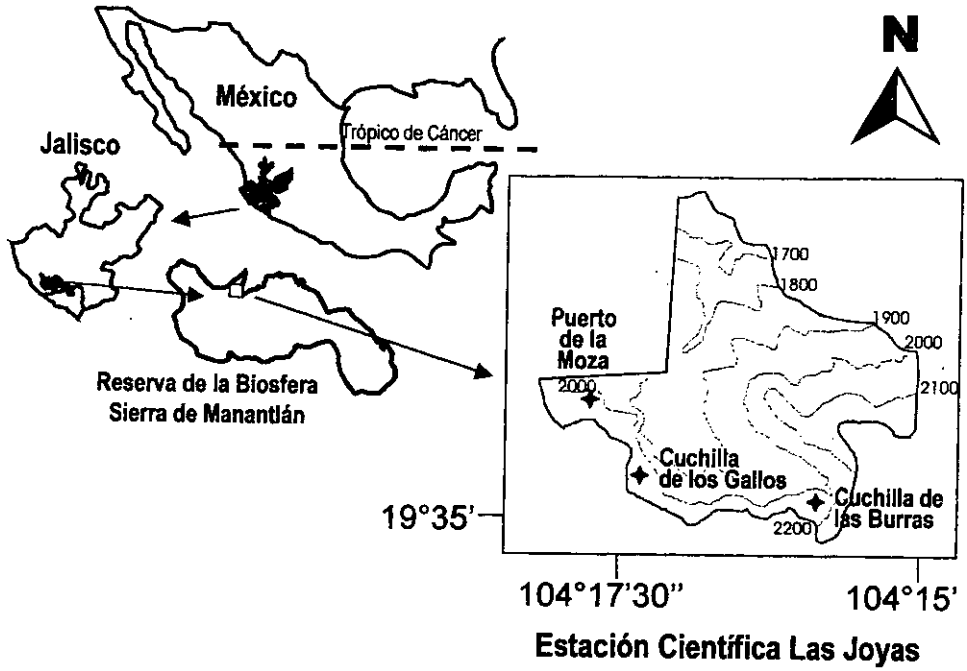


Figura 1. Ubicación de los tres sitios de estudio en la Estación Científica Las Joyas Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, México.

Tabla 1. Diseño experimental.

	Factores				
	Sin hojarasca		Abierto	Con hojarasca	
	Dosel de pino	Sombra artificial		Abierto	Dosel de pino
Con exclusión	3x5 (PES)	3x5 (SES)	3x5 (AES)	3x5 (AEH)	3x5 (PEH)
Con exclusión	3x5 (PSS)	3x5 (SSS)	3x5 (ASS)	3x5 (ASH)	3x5 (PSH)

El experimento siguió un diseño factorial incompleto con tres ambientes de luz diferentes (dosel de pino, sombra artificial y abierto), dos niveles de exclusión (con y sin exclusión) y dos niveles de hojarasca (con y sin hojarasca). La combinación de los tratamientos se replicó tres veces^a con cinco repeticiones por tratamiento^b. La simbología de cada combinación está indicada entre paréntesis.

Tabla 2. Número promedio de semillas de *Persea hintonii* y *Pinus douglasiana* germinadas en los diferentes tratamientos experimentales.

	Factores				
	Sin hojarasca		Abierto	Con hojarasca	
	Dosel de pino	Sombra artificial		Abierto	Abierto
<i>Persea hintonii</i>					
Con exclusión	3.73 ± 2.71	6.2 ± 1.47	3.2 ± 1.61	1.47 ± 1.88	5 ± 2.13
Sin exclusión	0.4 ± 1.29	1 ± 1.77	0.8 ± 1.08	0	2.67 ± 2.5
<i>Pinus douglasiana</i>					
Con exclusión	2.47 ± 2.2	2.53 ± 1.64	3.93 ± 1.39	1 ± 1.3	1.93 ± 1.33
Sin exclusión	0.4 ± 0.91	0.87 ± 1.06	0.8 ± 1.08	0.26 ± 0.59	0.26 ± 0.59

Tabla 3. Análisis log-lineales para el número de semillas germinadas de *Persea hintonii* y *Pinus douglasiana*.

Factor	<i>Persea hintonii</i>			<i>Pinus douglasiana</i>		
	g.l.	X ²	P	g.l.	X ²	P
Luz	2	33.16	<0.0001	2	11.12	0.0039
Exclusión	1	58.34	<0.0001	1	73.74	<0.0001
Hojarasca	1	16.32	<0.0001	1	22.0	<0.0001
Luz/Hojarasca	1	22.42	<0.0001	1	0.02	0.8845
Luz/Exclusión	2	2.61	0.2713	2	2.15	0.3411
Exclusión/Hojarasca	1	1.55	0.2138	1	0.0	0.9481

Tabla 4. Número de individuos vivos de *Persea hintonii* y *Pinus douglasiana* al final del experimento.

	Factores				
	Sin hojarasca			Con hojarasca	
	Dosel de pino	Sombra artificial	Ablerto	Ablerto	Dosel de pino
<i>Persea hintonii</i>					
Con exclusión	1.67 ± 1.54	4.93 ± 1.79	2.53 ± 1.55	0.33 ± 0.82	4.4 ± 1.59
Sin exclusión	0.33 ± 1.29	0.67 ± 1.17	0.13 ± 0.52	0	1.47 ± 1.64
<i>Pinus douglasiana</i>					
Con exclusión	2.4 ± 2.16	2.2 ± 1.61	2 ± 1.25	0.67 ± 0.97	0.66 ± 0.82
Sin exclusión	0.13 ± 0.35	0.06 ± 0.91	0.2 ± 0.56	0.2 ± 0.56	0

Tabla 5. Tipo de curva de sobrevivencia de *Persea hintonii* y *Pinus douglasiana* en los diferentes tratamientos experimentales.

	Factores				
	Sin hojarasca		Abierto	Con hojarasca	
	Dosel de pino	Sombra artificial		Abierto	Dosel de pino
<u>Persea hintonii</u>					
Con exclusión	***		**		
Sin exclusión				+	
<u>Pinus douglasiana</u>					
Con exclusión		*			
Sin exclusión					+

+ Tratamientos que presentaron 100% de mortalidad.

*Las curvas de sobrevivencia tipo I indica que la mortalidad inicial aumenta con el tiempo.

**Las curvas de sobrevivencia tipo II indica que la mortalidad tiende a ser constante en el tiempo.

***Las curvas de sobrevivencia tipo III indica que la mortalidad disminuye con el tiempo.

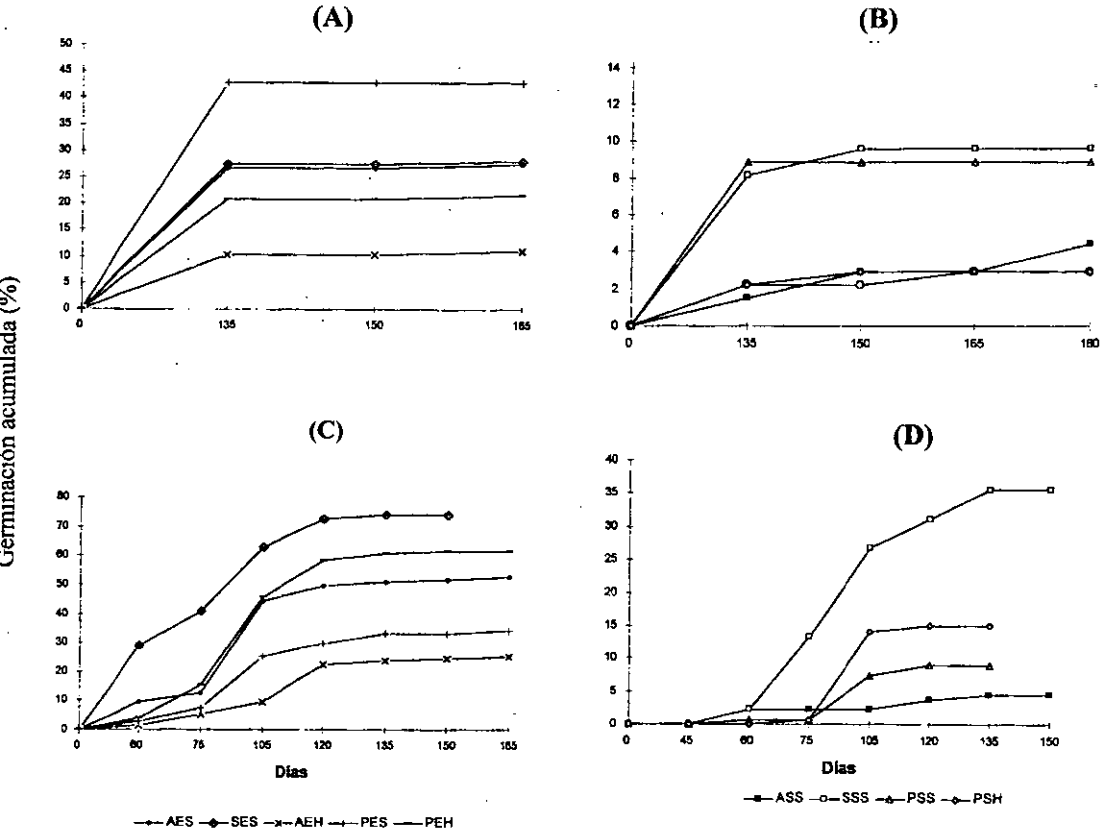


Figura 2. Porcentaje de germinación acumulada de *Pinus douglasiana* (A) tratamientos con exclusión (B) tratamientos sin exclusión y *Persea hintonii* (C) tratamientos con exclusión (D) tratamientos sin exclusión.

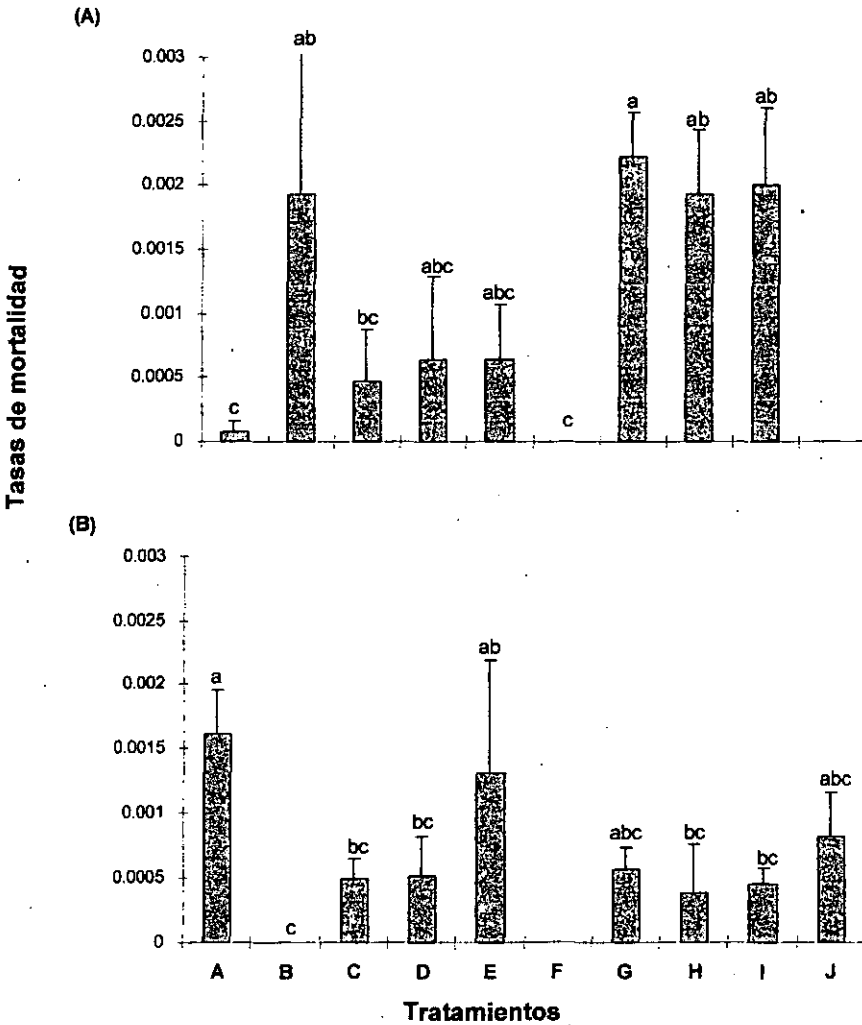


Figura 3. Tasas de mortalidad de (A) *Pinus douglasiana* y (B) *Persea hintonii* en los diferentes tratamientos experimentales A: AES; B: ASS; C: SES; D: SSS; E: AEH; F: ASH; G: PES; H: PSS; I: PEH; J: PSH. Letras iguales no hay diferencias significativas ($p > 0.05$).

CAPITULO III



CONCLUSIONES

ESTA TESIS NO SALE DE LA BIBLIOTECA

El patrón de desarrollo de los bosques de Las Joyas ha sido fuertemente influenciado por perturbaciones antrópicas, tales como los desmontes agrícolas, el pastoreo de ganado, los incendios forestales y la extracción comercial de madera. El conocimiento de las fechas aproximadas, del tipo y de la frecuencia de las perturbaciones permitió tener un punto de partida para la identificación de patrones generales con relación al crecimiento y desarrollo de los bosques del área de estudio. La utilización de rodales similares en cuanto a suelos, clima, pendiente y exposición, pero con edades y tiempo transcurrido desde la última perturbación diferente, permitió inferir los patrones de desarrollo de los rodales (utilizando las estructuras poblacionales) en un tiempo de estudio relativamente corto. Sin embargo, habría que hacer estudios a largo plazo utilizando sitios permanentes para conocer cronosecuencias más precisas.

En el caso de este estudio, es evidente entonces la influencia humana, pero también la asociación entre formaciones vegetales y las condiciones de cada sitio; trabajos anteriores plantean la existencia de ciertas tendencias sucesionales. Si bien no podemos determinar la existencia de un estado original de la vegetación sin influencia humana, sí podemos identificar patrones resultantes de las perturbaciones antropogénicas e inferir tendencias sucesionales y lo que sería la vegetación potencial en ausencia de la intervención humana o bajo diferentes regímenes de perturbación.

Al parecer el proceso de colonización del sotobosque de los diferentes rodales, estuvo asociado con los síndromes de regeneración de las diferentes especies. *Pinus douglasiana* ejemplifica al grupo que domina durante las primeras etapas de la colonización de sitios abiertos por incendios. Sus semillas aladas se dispersan por viento durante la época de secas, período durante el cual los estróbilos se abren para liberar las semillas y germinan al principio de las lluvias con una alta tasa de incorporación, como lo indican los datos de densidad y distribución de diámetros de esta especie. En las primeras etapas de la sucesión, los pinos crecen y forman un dosel denso que reduce el "espacio de crecimiento" (sensu Oliver, 1981) para la incorporación de individuos de otras especies, e inclusive de los de su propia especie, debido a las modificaciones en los niveles de luz en el sotobosque, condición que inhibe su establecimiento. Otra especie también muy abundante dentro de este grupo, fue *Quercus scytophylla*. Ésta posee una nuez grande que es dispersada por gravedad a partir de los árboles que se encuentran dentro o cercanos al rodal, al principio de las lluvias (junio). Al parecer esta especie de encino coloniza poco después

que los pinos, después de un incendio de copa. Lo anterior concuerda con los datos obtenidos por Anaya (1988) en San Campús, cinco años después de un incendio de copa.

Un grupo de especies latifoliadas del bosque mesófilo, como *Clethra vicentina* y *Fraxinus uhdei*, que poseen semillas que se dispersan por el viento durante la época de secas, se establecen también en el sotobosque de los pinares. A medida que se abre el dosel por la muerte natural del arbolado, crecen y compiten por la dominancia del dosel. Al cerrarse el dosel por el crecimiento de los juveniles, disminuye la presencia de plántulas en el sotobosque de estas especies y aumenta el número de especies latifoliadas de lento crecimiento, tales como *Cinnamomun pachypodum*, *Magnolia iltisiana* y *Symplocarpon purpusii*, con semillas más grandes, que son dispersadas por gravedad y por animales a partir de individuos localizados en rodales adyacentes. Este patrón coincide con otros estudios de sucesión forestal (Christensen y Peet, 1981; Oliver, 1981; Negreros y Snook, 1984).

De las noventa y ocho especies arbóreas de bosque mesófilo de montaña reportadas para el área de estudio (Núñez y Cuevas, 1998), hasta el momento se ha registrado que cuarenta y un especies se establecen en el sotobosque de los pinares. Hay especies latifoliadas, como *Magnolia iltisiana*, típicas del arbolado del bosque mesófilo de montaña, que aunque son raras en el sotobosque de este tipo de vegetación, abundan en el banco de plántulas de rodales de pino con mayor edad y tiempo desde la última perturbación. Por otra parte, especies latifoliadas típicas del arbolado o del sotobosque del bosque mesófilo de montaña, como *Eugenia culminicola*, *Parathesis villosa* y *Citharexylum mocinii*, se encuentran principalmente en el sotobosque del bosque mesófilo de montaña y en este estudio su mayor abundancia se registró en el sitio con mayor edad y tiempo desde la última perturbación (Charco de los Perros).

La mayoría de los estudios relacionados con perturbaciones tanto naturales como antrópicas se han enfocado a la sucesión después de eventos (e.g. incendios forestales) que provocan la apertura de claros grandes. Sin embargo, se desconoce la importancia de la formación de claros para el reemplazo de rodales dominados por pinos a rodales de estratos múltiples y la importancia de las condiciones de los micrositos (e.g. troncos caídos) para el establecimiento y crecimiento de especies latifoliadas en el área de estudio.

El análisis de las estructuras poblacionales indica que las especies latifoliadas se están estableciendo y creciendo debajo del dosel de los pinares y que las plántulas de pinos dejan de

incorporarse al empezar a cerrarse el dosel. Esto permite suponer que existe una tendencia de reemplazo de los pinos dominantes en el dosel por árboles de especies latifoliadas del sotobosque, y que ésta se mantendrá si no ocurren perturbaciones, como los incendios, que eliminen el arbolado o el sotobosque. Con base en mediciones del crecimiento de plántulas y juveniles en sitios permanentes establecidos hace 10 años en el sotobosque de un rodal dominado por pinos, se ha estimado que el tiempo de reemplazo de pinos por especies latifoliadas es de aproximadamente 120 años (E. Jardel com. pers.). Por otra parte, los análisis de similitud indican que el reemplazo de pinos por especies latifoliadas puede inferirse comparando la composición de especies del renuevo con árboles del dosel.

Los resultados de los experimentos de campo señalan que los diferentes factores (depredación, hojarasca, condiciones de luz) pueden afectar el éxito de la germinación y del establecimiento de *Pinus douglasiana* y *Persea hintonii*. El dosel de los pinos puede favorecer el establecimiento de las especies latifoliadas, protegiéndolas de la radiación solar, de las fluctuaciones de temperatura, de los depredadores de semillas, o permitiendo el aperchamiento de los dispersores. La hojarasca tuvo un efecto positivo en la germinación y la sobrevivencia de *Persea hintonii*, y aunque no se conocen exactamente los mecanismos, es probable que proteja a las semillas de los depredadores, que reduzca o evite el estrés por sequía a las semillas.

La mortalidad de las plántulas de *Persea hintonii* fue mayor en los sitios abiertos y sin hojarasca. Estos resultados indican que son distintos los factores críticos para la sobrevivencia de diferentes especies. Los estudios en sitios permanentes han mostrado que la mayor mortalidad de especies latifoliadas ocurre durante los períodos secos y de heladas invernales, lo que sugiere que el arbolado puede moderar las temperaturas extremas y facilitar el establecimiento de las plántulas, proveyendo micrositos húmedos, sombreados y relativamente isotermales (E. Jardel, com. pers.)

Los resultados del experimento de campo muestran, que el dosel de los pinos al parecer favorece el desarrollo de *Persea hintonii*. Esto sugiere que es probable que un proceso de facilitación opere en esta fase. Una evidencia de ello es la presencia de especies latifoliadas en el sotobosque de los rodales de pino, y que la abundancia y estructura poblacional de éstas cambia conforme aumenta la edad y el tiempo desde la última perturbación. Sin embargo, los resultados del estudio descriptivo de los patrones de establecimiento mostraron que después de un incendio se estableció un grupo de especies latifoliadas de rápido crecimiento (*Arbutus xalapensis* y

Quercus scytophylla) que codominan con los pinos, mientras que otras se encuentran en menor abundancia (*Clethra vicentina*, *Cornus disciflora* y *Zinowiewia concinna*), tolerando las condiciones iniciales, lo que puede indicar que el mecanismo de tolerancia también opera durante la etapa de establecimiento.

Al parecer, existen varios procesos que operan e interactúan en la germinación y sobrevivencia de *Pinus douglasiana* y *Persea hintonii*. Así, la facilitación operaría cuando los pinos dominan las etapas tempranas, de tal manera que favorecerían el establecimiento de especies latifoliadas. Otras especies latifoliadas se establecen al mismo tiempo que los pinos, pero su incorporación es muy pobre y disminuye a medida que aumenta la edad y el tiempo desde la última perturbación de los rodales. Evidentemente las especies que se establecen primero toleran condiciones propias de sitios abiertos y soleados.

A la escala de rodal es fundamental considerar eventos como los patrones de dispersión de las plantas y la coincidencia de factores ambientales propios para el establecimiento de la vegetación. La colonización de sitios perturbados está condicionada por la proximidad de fuentes de semillas y por la fenología de la dispersión, que a su vez, influye en la germinación de las especies. La producción de semillas viables de *Pinus douglasiana* al inicio del experimento no fue tan abundante como se esperaba, por lo que hubo que esperar dos años para la colecta. Esto implicó sembrar primero las semillas de *Persea hintonii* y después las de *P. douglasiana* y *Rapanea jurgensenii*, la cual tampoco tuvo ese año una producción abundante de semillas. Otro factor que probablemente influyó en la germinación de ambas especies fue que ese año (1994) el periodo de lluvias empezó más tarde (julio), lo que limitó el análisis y la identificación más clara de los mecanismos de sucesión involucrados, en particular la discriminación entre los mecanismos de facilitación y tolerancia.

Los resultados de este estudio tienen implicaciones para el manejo forestal. En general parece ser posible identificar y predecir patrones sucesionales dentro de un cierto intervalo de probabilidad y considerando las variaciones del fenómeno, es posible manipular en cierta medida el proceso (Jardel y Sánchez-Velásquez, 1989; Aber y Melillo, 1991; Kageyama, 1992; Pompeia, 1992). Las experiencias en el manejo forestal, por ejemplo, indican que esto es posible y aplicable: podemos manejar las condiciones del sitio para favorecer a ciertas especies, regular la competencia y acelerar los procesos, como el autoaclareo y el crecimiento, e inducir el reemplazo de unas

especies por otras. A medida que la complejidad de los sistemas se incrementa (e.g un conjunto mayor de especies en ecosistemas con alta biodiversidad), la sucesión es menos predecible y más variable y, por lo tanto más difícil de manejar.

REFERENCIAS

- Aber, J.D., y Melillo, J.M. (1991). Terrestrial Ecosystems. Saunders, Philadelphia. 429 pp.
- Anaya, M. (1989). El fuego en la regeneración natural del bosque de Pinus-Quercus en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad de Guadalajara. 76p.
- Christensen, N.L. y Peet, E. (1981). Secondary forest succession on the North Carolina Piedmont. In: West, D.C., H.H. Shugart y D.B. Botkin (Eds.). Forest Succession: Concepts and Application. Springer Verlag, Nueva York. Pp. 230-245.
- Jardel, E.J. y Sánchez-Velázquez, L.R. (1989). La sucesión forestal: Fundamento ecológico de la silvicultura. Ciencia y Desarrollo 4:33-43.
- Kegeyama, P. Y y Equipe técnica da CESP. (1992). Recomposicao da vegetacao con espécies arbóreas nativas em reservatórios de usinas hidralétricas da CESP. Série técnica IPE, Piracicaba, 8(25): 1-43.
- Negreros, P. y Snook, L. (1984). Análisis del efecto de la intensidad de corta sobre la regeneración natural de pinos en un bosque de pino-encino. Ciencia Forestal 47:48-61.
- Núñez-López, N. M. y Cuevas, R. Flora del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco, Colima, México. VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. Ciudad de México, del 18 al 24 de octubre de 1998.
- Oliver, C.D. (1981). Forest development in North America following major disturbances. Forest Ecology and Management 3:153-168.
- Pompeia, S.L. (Coord.) 1992. Recuperacao da biodiversidade da Mata Atlântica en Cubatão. Companhia de tecnologia de Saneamento Ambiental. Sao Paulo, 33 pp.