



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS**

**“DINÁMICA DE LA COMUNIDAD DE ÁRBOLES DE
UN BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA EN LA
SIERRA MADRE DEL SUR (OAXACA), MÉXICO.”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

(BIOLOGA AMBIENTAL)

P R E S E N T A:

BIÓL. NANCY RAQUEL MEJÍA DOMÍNGUEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO.

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

ÍNDICE

RESUMEN

ABSTRACT

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Presentación del estudio

1.2 Dinámica de la vegetación

1.3 El caso de los bosques nublados

1.4 Objetivos

II. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

III. MÉTODOS

3.1 Trabajo de campo

3.2 Análisis de datos

3.2.1 Estructura y composición: árboles del dosel

3.2.2 Dinámica: árboles del dosel

3.2.3 Estructura y composición: Plántulas

3.2.4 Dinámica: Plántulas

3.2.5 Relación entre los árboles del dosel y la comunidad de plántulas

3.2.6 Ambiente lumínico: Fotografías hemisféricas

3.2.7 Estructura de los árboles del dosel, ambiente lumínico y dinámica de plántulas

IV RESULTADOS

4.1 Árboles del dosel

4.2 Plántulas

4.3 Dinámica por especie

4.4 Relaciones entre árboles del dosel y la comunidad de plántulas

4.5 Ambiente lumínico

4.6 Estructura del conjunto de árboles del dosel, ambiente lumínico y dinámica de plántulas

V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1 Dinámica de plántulas y procesos de retroalimentación con la comunidad de árboles del dosel

5.2 Síntesis dinámica: patrones de regeneración

5.3 Comparación de las tasas de recambio en la comunidad de árboles del dosel

5.4 Consideraciones finales

LITERATURA CITADA

RESUMEN

Se analizó la dinámica de las especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña de Santo Tomás Teipan (Oaxaca) en la Sierra Madre del Sur, con base en los datos tomados en una parcela de una hectárea. Este análisis incluyó dos conjuntos de datos: los individuos del dosel (DAP ≥ 2.5 cm) monitoreados con tres censos anuales, y las plántulas (altura ≤ 50 cm) de estas mismas especies arbóreas monitoreadas con censos trimestrales durante un año. El objetivo fue evaluar la relación existente entre las tasas anuales de reclutamiento y mortalidad de árboles y plántulas por hectárea y la estacionalidad de lluvias y del ambiente lumínico. La densidad inicial de árboles por hectárea fue de 1033 (39 especies) y la final fue de 1133 individuos (40 especies). *Cornus disciflora*, la especie dominante, presentó el mayor número de individuos muertos a lo largo del periodo de observación. *Psychotria galeottiana* y *Miconia* sp. nov., especies dominantes del sotobosque, presentaron el mayor reclutamiento. Las tasas de reclutamiento y de mortalidad para el periodo 2002-2005 fueron 4.45% año⁻¹ y 1.44% año⁻¹, respectivamente. La vida media en pie fue de 47.7 años y el tiempo para doblar el número de individuos fue 15.9 años. Tanto este último valor como la tasa de reclutamiento estuvieron entre los más altos reportados en parcelas permanentes, quizá porque se utilizó uno de los límites de inclusión más pequeños. Inicialmente se registraron 250 plántulas (23 especies) y al concluir el estudio hubo 363 (22 especies), ya que la tasa de reclutamiento siempre fue mayor que la de mortalidad. La especie más abundante, con más de 50% de las plántulas, fue *Oreopanax xalapensis*. Asimismo, *Psychotria galeottiana* y *Miconia* sp. nov. figuraron en este conjunto. La composición de la comunidad de plántulas difirió mucho de la de los individuos que conforman el dosel, ya que ambos conjuntos compartieron a lo más dos especies por cuadro de 10×10 m. El porcentaje de apertura del dosel y el ambiente lumínico debajo del dosel en la parcela (a 1 m sobre el nivel del suelo) evaluado mediante fotografías hemisféricas fue bastante homogéneo. La apertura del dosel tuvo valores de entre 9.29% y 9.95% por periodo (C.V. $< 10\%$); el factor directo de sitio (luz directa) fue de 9.49% a 14.61% (C.V. $< 40\%$) y el factor indirecto de sitio (luz indirecta) 11.82% a 12.72% (C.V. $< 12\%$). La relación de los atributos de la

comunidad de adultos con el ambiente luminico fue débil, al igual que la relación entre el ambiente luminico y la dinámica de plántulas. Las variaciones estacionales de la dinámica de plántulas parecen estar relacionadas con la época de lluvias y de secas, así como con el periodo de heladas. Sin embargo, esto no pone en duda la retroalimentación que existe entre los individuos que conforman el dosel y la comunidad de plántulas. La dinámica y la estructura poblacional de las especies, así como su relación con la luz, fueron elementos indicadores de sus posibles estrategias de regeneración y de la historia del bosque mesófilo de montaña en Teipan.

ABSTRACT

Dynamics of the tree species in the mountain cloud forest of Santo Tomás Teipan (Oaxaca) in Sierra Madre del Sur (Southern Madre Sierra) was analysed by using data gathered in a 1-ha permanent plot. The analysis included two data sets: canopy trees (DBH \geq 2.5 cm) monitored in three annual censuses, and seedlings (height \leq 50 cm), of the same tree species monitored on a three-month-basis census during one year. The objective of this study was to evaluate the relationship between annual rates of tree and seedling recruitment and mortality, and both the seasonality of rainfall and light environment. The initial tree density was 1033 ind./ha (39 species), whereas the final was 133 ind./ha (40 species). *Cornus disciflora*, the dominant species, had the largest number of dead individuals during the study period. *Psychotria galeottiana* and *Miconia* sp. nov., the dominant understorey species, displayed the highest recruitment. Recruitment and mortality rates for the 2002 to 2005 period were 4.45% year⁻¹, and 1.44% year⁻¹, respectively. The standing half-life was 47.7 yr and the length of time to double the the number of individuals was 15.9 yr. Both the latter figure and the recruitment rate were among the highest reported for permanent plots in both lowland and montane tropical forests, perhaps due to the fact that we used one of the smallest diameters for including trees in the sample. Initially, 250 seedlings (23 species) were recorded and by the time the study was completed there were 363 (22 species), given that the recruitment rate were always higher than the mortality rate. The most abundant species, with more than 50% of the seedlings, was *Oreopanax xalapensis*.

Nevertheless, *Psychotria galeottiana* and *Miconia* sp. nov. occurred in this community. Composition of the seedling community differed greatly from that of canopy trees, since both sets shared at the most two species by 10 × 10 m plot. Both percent canopy openness and light environment under the canopy, as evaluated through hemispherical photographs taken at 1 m above the forest floor, were homogeneous. Canopy openness had values ranging from 9.29% to 9.95% by period. (C.V. < 10%); site direct factor (direct light) ranged from 9.49% to 14.61% (C.V. < 40%) and site indirect factor (indirect light) ranged from 11.82% to 12.72% (C.V. < 12%). The relationship between the attributes of the canopy tree community and the light environment was weak, as was the relationship between light environment and seedling dynamics. Seasonal variations of the seedling dynamics seem to be related to rainfall seasonality, as well as to the freezing temperatures during winter. Nevertheless, these factors do not question the existing feedback between the canopy trees and the seedling community. Dynamics and population structure of the tree species, as well as their relationship with the light climate, were indicators of their regeneration strategies and the use history of the mountain cloud forest in Teipan.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Presentación del estudio

La estructura y la composición actual de la vegetación son en gran medida el resultado de los procesos que ocurren a lo largo del proceso de regeneración y en los estadios tempranos de las poblaciones de las especies que la conforman (Hartshorn, 1980, 1990; Runkle, 1989, 1998, 2000; Martínez-Ramos, 1994). Bajo esta premisa, los estudios de dinámica de la vegetación examinan los procesos demográficos de mortalidad y reclutamiento de las especies presentes en el contexto de la regeneración influenciada por las disyuntivas de historias de vida y las características del ambiente (Welden *et al.*, 1991; Korning y Balslev, 1994; Milton *et al.*, 1994). En esta dinámica existe una retroalimentación entre la comunidad de adultos y el conjunto de individuos de estadios previos (Korning y Balslev, 1994; Milton *et al.*, 1994; Gray y Spies, 1996). Los procesos de reclutamiento y supervivencia de las plántulas determinan fuertemente la futura variación temporal y espacial del conjunto de árboles del dosel (Hartshorn, 1980, 1990; Martínez-Ramos *et al.*, 1989). A su vez, éstos influyen sobre las tasas de establecimiento de nuevos individuos y el recambio de especies en los estadios tempranos, principalmente plántulas (Lieberman *et al.*, 1989; Martínez-Ramos, 1994; Denslow *et al.*, 1998). Esta relación está dada por las respuestas diferenciales de las plántulas a la heterogeneidad ambiental en el interior del bosque, principalmente la heterogeneidad lumínica, la cual está influenciada a su vez por las tasas de mortalidad y crecimiento de dichos individuos adultos y por las relaciones entre los individuos parentales y sus descendientes como nivel de depredación y patógenos (Denslow, 1980; Denslow *et al.*, 1998; Gray y Spies, 1996; Foré *et al.*, 1997).

La manera en la que se da esta retroalimentación y los procesos demográficos que la definen son poco conocidos para los bosques tropicales nublados de montaña, y el conocimiento generado para otros tipos de vegetación no puede suponerse como válido también para estos bosques debido a las peculiaridades del ambiente donde se desarrollan (Arriaga, 1988, 2000a; Hamilton *et al.*, 1995; Kappelle, 1996).

El conocimiento de la dinámica de los bosques mesófilos y de sus patrones de regeneración son cruciales para su conservación y aprovechamiento, cobrando mayor importancia en el contexto del proceso de pérdida de la superficie que cubren y la gran diversidad biológica que albergan (Doumenge, *et al.*, 1995; Hamilton *et al.*, 1995; Kappelle, 1996). En este contexto, la presente investigación pretende contribuir al conocimiento de la dinámica de este tipo de bosques, por medio del seguimiento y análisis de la estructura y dinámica de la comunidad de árboles en una parcela de estudio permanente en un bosque mesófilo de montaña (BMM) de la Sierra Madre del Sur, Oaxaca. Este estudio pretende integrar los procesos demográficos clave de las especies arbóreas que conforman la comunidad: el reclutamiento y la supervivencia de plántulas, procesos que determinan en gran medida las características de la comunidad adulta; y la mortalidad de individuos adultos (dosel) como uno de los procesos que genera heterogeneidad ambiental, principalmente lumínica, a la que responden las plántulas. Asimismo, se evaluaron los cambios estructurales y de composición de ambos conjuntos a través del tiempo.

1.2 Dinámica de la vegetación

Los estudios de la dinámica de la vegetación analizan los procesos de reclutamiento, crecimiento y mortalidad diferencial de los diferentes estadios de desarrollo de las especies en la comunidad vegetal a través del tiempo (Lewis *et al.*, 2004). Estos procesos son evaluados por medio del análisis demográfico de los individuos en el contexto de las diferencias de historia de vida de las especies y del ambiente en el que se desarrollan (Welden *et al.*, 1991; Korning y Balslev, 1994; Milton *et al.*, 1994; Gray y Spies, 1996).

El establecimiento y la supervivencia de las plántulas determinan la estructura y la composición futuras del conjunto de árboles del dosel. Por cierto, la dinámica de estos últimos generan una buena parte de la heterogeneidad ambiental que se presenta dentro del bosque y ésta a su vez influye en la dinámica numérica de las plántulas (Hartshorn, 1980, 1990; Augspurger, 1984; Lieberman *et al.*, 1989; Martínez-Ramos *et al.*, 1989; Martínez-Ramos, 1994). Además, también se presentan otro tipo

de relaciones entre individuos adultos y plántulas, como los efectos de factores bióticos que actúan dependiendo de la distancia a los árboles parentales (Janzen, 1970; Connell, 1971; Augspurger 1984), que demuestran la retroalimentación que existe entre la comunidad de plántulas y el conjunto de individuos que conforman el dosel.

Dada esta fuerte relación entre las plántulas y los individuos que conforman el dosel, el análisis demográfico de estos dos conjuntos sin duda ofrece un panorama completo y sintético de la dinámica del bosque (Milton *et al.*, 1994). Sin embargo, para lograr esta síntesis deben analizarse los factores que afectan a cada uno de estos conjuntos por separado, así como los que los relacionan, considerando que el éxito durante cualquiera de estas etapas no sólo depende de los factores que son específicos a ella (Clark y Clark, 1987; Jordano *et al.*, 2004). Por ejemplo, el hecho de que una plántula ya esté establecida significa que ella sobrevivió a las presiones a las que estuvo sujeta durante el estadio de semilla. Es decir, en la etapa posterior a la dispersión, las semillas están sujetas al ataque de patógenos y depredadores que disminuyen su probabilidad de germinar (Clark y Clark, 1987; Bustamante y Simonetti, 2000; Wenny, 2000). Una vez dispersadas las semillas, empieza el proceso de establecimiento, confrontan limitaciones como la disponibilidad de agua, la presencia de hojarasca, la textura del sustrato, y la calidad del micrositio en general, que limitan el éxito de la germinación (Schupp 1995; Hurtt y Pacala, 1995; Gray y Spies, 1996; Dalling *et al.*, 1998, 2002; Hubbell *et al.*, 1999, 2001; Pearson *et al.*, 2000). Una vez establecida la plántula, para poder vivir y crecer probablemente ésta requiere de condiciones diferentes de las que fueron necesarias para su germinación (Shupp, 1995). Además, el desempeño de la plántula podría verse afectado por la depredación y la infección de patógenos, que incluso podrían provocar su muerte.

El efecto de la heterogeneidad ambiental sobre el establecimiento, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas ha sido tratado en muchos estudios (Bellingham y Tanner, 2000). Sin embargo, no hay duda que el efecto de la calidad y la cantidad de radiación lumínica sobre su desempeño ha sido el fenómeno más ampliamente documentado (Grant, 1997; Battaglia, 2000).

La cantidad de radiación solar que recibe un lugar depende en primera instancia de la latitud a la que se encuentra, la cual tendrá a su vez un efecto sobre la estacionalidad. Además, la luz cambia dependiendo de la inclinación y la orientación de la ladera, el ángulo de la trayectoria solar y las condiciones meteorológicas (Chadzon y Fetcher, 1984; Canham, 1989). De la radiación solar recibida en un sitio, básicamente son dos los componentes que tienen significado biológico: la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (PAR), comprendida en el intervalo entre 400 y 700 nm, y el cociente rojo:rojo-lejano (rojo, 655-665 nm; rojo-lejano, 725-735 nm). La radiación fotosintéticamente activa, o densidad de flujo de fotónico fotosintéticamente activos (PPFD, por sus siglas en inglés), es utilizada en la fotosíntesis y tiene una relación directa con la tasa de crecimiento de las plantas (Grant, 1997). El cociente rojo:rojo-lejano define, por ejemplo, el equilibrio del fitocromo del que depende la repuesta germinativa de las especies que presentan semillas fotoblásticas (Vázquez-Yanez y Orozco-Segovia, 1993). También se han reportado efectos importantes de la banda del ultravioleta; por ejemplo, al incrementarse la radiación UV se ha visto que en algunas plantas se aumentan la acumulación de flavonoides, el espesor de la hoja, la reflectancia de la hoja y se observan reducciones en el crecimiento y la actividad fotosintética (Grant, 1997).

Un importante modificador de la cantidad, la calidad, la intensidad y la composición espectral de la luz es la condición del cielo. Las diferencias más notorias se perciben entre el cielo abierto o claro y el cielo nublado (nubes o neblina). Bajo un cielo despejado, el porcentaje de luz indirecta que llega a un sitio puede ser hasta de 23%, pero bajo condiciones de nubosidad la esta luz difusa aumenta hasta en un 10% (Turton, 1990). Además, en general en días nublados, la radiación total recibida es menor en comparación con los días de cielo despejado. El dosel también modifica tanto la cantidad como la calidad de la luz que pasa a través de él. Cuando la luz (directa y difusa) llega al dosel, es absorbida, reflejada y transmitida en diferentes proporciones. Esta modificación depende de características propias del dosel como la uniformidad de la superficie, su ángulo y profundidad, y su nivel de apertura, y de las características de los claros que se presentan, como su tamaño, forma y orientación (Denslow *et al.*, 1998; Grant, 1997). Esto da lugar a una gran variedad de posibles

condiciones de luz, la cual se combina con el efecto de las condiciones del cielo, generando una alta heterogeneidad lumínica en el sotobosque.

Uno de los aspectos del ambiente lumínico de los bosques que ha sido mejor documentado es el que concierne a las diferencias entre las condiciones que prevalecen en un claro, en contraste con las que existen debajo del dosel cerrado. Las propiedades del ambiente lumínico en los claros, aunque son modificadas por diversos factores, difieren significativamente de las que existen en los sitios sombreados (Lieberman *et al.*, 1989,1995; Pearson *et al.*, 2003). El suelo de los sitios con dosel abierto recibe hasta 35% de PPFD y la radiación presenta mayores proporciones de rojo:rojo lejano (Augspurger, 1984; Chadzon y Fletcher, 1984; Malcon *et al.*, 1996) si bien, como se mencionó antes, estos valores dependen de las características del claro. Los sitios bajo el dosel reciben menos de 4% del PPFD y la luz posee una baja proporción de luz rojo:rojo lejano (Augspurger, 1984; Chadzon y Fletcher, 1984; Dyer, 1990; Kobe, 1999). Además, al igual que los claros, en los sitios sombreados se ha reportado gran variación en los niveles de luz (Lieberman *et al.*, 1989, 1995; Montgomery y Chadzon, 2001, 2002).

Las respuestas de las plantas a las diferentes condiciones luminicas dependen de la historia de vida de las especies, las cuales son modeladas, entre otras cosas, por las disyuntivas en la asignación de los recursos (Denslow, 1980; Boot, 1996; Lieberman, 1996). La respuesta diferencial de las especies a la heterogeneidad lumínica que se presenta dentro del bosque se observa de manera más clara en los estadios tempranos de desarrollo, como las plántulas y los juveniles. Las plantas que crecen en los claros están expuestas a una mayor intensidad de luz por periodos de tiempo más largos que las que se encuentran bajo el dosel (Brokaw, 1982; Brokaw y Scheiner, 1989; Boot, 1996; Brown 1993). Sin embargo, los sitios sombreados son más comunes en los bosques, por lo que representan el ambiente donde se encuentra el mayor número de plántulas y juveniles de las especies arbóreas, las cuales permanecen en esas condiciones durante periodos prolongados (Clark y Clark, 1993; Lieberman *et al.*, 1995; Clark *et al.*, 1998; Kitajima, 2002).

De acuerdo con las respuestas y preferencias de las diferentes especies ante las

condiciones lumínicas del bosque, se definieron dos grandes grupos: las llamadas especies pioneras y las tolerantes a la sombra. Ambos grupos muestran necesidades de luz muy diferentes para el establecimiento y desarrollo de los nuevos individuos (Augspurger, 1984; Canham, 1989; Clebsch y Busing, 1989; Whitmore, 1989; Connell y Green, 2000). Entre el grupo de especies intolerantes a la sombra, las semillas típicamente requieren de un cociente rojo:rojo-lejano alto o un incremento en la temperatura para poder germinar, y sus plántulas necesitan condiciones de alta luminosidad y una alta disponibilidad de nutrientes y humedad edáfica. Éstas son las condiciones que normalmente se presentan en los claros, lo que les permite desarrollarse rápidamente (Brokaw, 1982; Brown, 1996 y Malcon *et al.*, 1996). Por otro lado, la germinación de las especies tolerantes a la sombra está relacionada con la disponibilidad de agua, de modo que éstas pueden establecerse y crecer en la sombra, pudiendo permanecer debajo del dosel durante mucho tiempo (Lieberman *et al.*, 1995; Boot, 1996; Brown 1996; Clark *et al.*, 1998; Kitajima, 2002). No obstante, las diferencias lumínicas entre sitios sombreados también son un factor determinante en el desempeño de la mayoría de las especies tolerantes a la sombra (Kiama y Kiyiapi, 2001; Rijkers *et al.*, 2000; Montgomery y Chadzon, 2001, 2002; Kitajima, 2002; Bloor y Grubb, 2003).

La clasificación aquí presentada es hasta cierto punto simplista, pues sólo distingue a las especies de acuerdo con su respuesta a la luz, tomando en cuenta únicamente las condiciones más contrastantes de luz. Sin embargo, el ambiente lumínico en el que se desarrollan las plantas en el bosque es un continuo. Por ello, muchos autores han reconocido más grupos de especies o un gradiente de especies entre estos dos extremos (Everman III *et al.*, 1996; Ibarra-Manríquez *et al.*, 2001; Dalling *et al.*, 2004).

El establecimiento y la supervivencia diferencial de las plántulas está fuertemente asociada a la heterogeneidad del ambiente lumínico, y ésta interactúa con factores bióticos para determinar el éxito de las plántulas (Lieberman, 1996). Algunos factores bióticos de mayor importancia son la mortalidad dependiente de la densidad (por ejemplo, la competencia intra-específica, la propensión al ataque por patógenos y

depredadores) y de la cercanía a los individuos parentales (Augspurger 1983; Clark y Clark, 1984; Blundell y Peart 1998; Bustamante y Simonetti, 2000; Lamberts *et al.*, 2002). Estos efectos negativos se maximizan con la cercanía a la planta materna, de manera que la probabilidad de supervivencia es mayor cuando las plántulas se encuentran alejadas del árbol parental (Janzen, 1970; Connell, 1971; Augspurger 1983; Clark y Clark, 1987; Blundell y Peart 1998; Bustamante y Simonetti, 2000).

Todos estos factores actúan reduciendo de manera importante el número de plántulas que pueden superar esta etapa, por lo que el estadio de plántula se considera crítico en el ciclo de vida de las plantas (Clark *et al.*, 1998). Aunque la importancia de esta etapa puede variar entre poblaciones y especies, por lo general los individuos que logran superarla muy probablemente lleguen a ser individuos adultos. Así, la dinámica la comunidad de plántulas determina en gran medida el conjunto de árboles que conformarán el dosel (Martínez-Ramos *et al.*, 1989; Korning y Balslev, 1994).

Los cambios temporales y espaciales en la estructura y la composición de la comunidad de árboles del dosel se resumen en dos procesos: reclutamiento y mortalidad. La evaluación de estos procesos generalmente se lleva a cabo en parcelas permanentes de estudio. En ellas se realiza un censo inicial con cierto criterio de inclusión de individuos y se hace el seguimiento de los mismos a través de censos subsecuentes (Alder y Synnott, 1992; Sheil, 1995, 2001; Kohler *et al.*, 2001; Lorimer *et al.*, 2001; Miura *et al.*, 2001; Sundaram y Parthasarathy, 2002; Gomes *et al.*, 2003). De esta manera se obtienen datos sobre los cambios en biomasa y estructura a nivel de la comunidad, tales como las tasas de mortalidad, reclutamiento y crecimiento, estimaciones sobre la vida media de los individuos del bosque y el tiempo necesario para doblar el número de individuos. También se obtienen estimaciones de la diversidad de especies, la tasa de incorporación de nuevas especies y de cambios en la dominancia (Lang y Knigh, 1983; Sheil y May, 1996; Lewis, *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2004). Además, se pueden describir los patrones espaciales de distribución y sus cambios temporales, tanto por especie como por clase de tamaño, debido a que se tiene ubicado a cada uno de los individuos en la parcela (Sheil, 1995, 2001; Ayyappan

y Parthasarathy, 1999; Lorimer, 2001; Miura *et al.*, 2001; Gomes *et al.*, 2003). En ocasiones, la variación en extensión y duración de un estudio entre parcelas dificulta hacer comparaciones entre las tasas de mortalidad y reclutamiento, ya que las estimaciones de dichas tasas son sensibles a estas variaciones (Condit *et al.*, 1992, 1995, 1999; Sheil y May, 1996; Lewis, *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2004).

Pocas veces se ha relacionado la dinámica de los individuos adultos con la dinámica de las comunidades pre-adultas y por ello son escasos los estudios que han logrado su acoplamiento y análisis conjunto (Condit *et al.*, 1992; Milton *et al.*, 1994). El reclutamiento de individuos adultos, como se mencionó, depende de la probabilidad de que los individuos superen las etapas previas, pero los factores que afectan su mortalidad son otros, tales como el viento, la lluvia, la infección de patógenos o el ataque de insectos y el fuego (Lorimer, 1980; Brokaw, 1982, 1989; Arriaga 1988; Brokaw y Walker 1991, Matelson *et al.*, 1995; van der Meer y Bongers, 1996). Éstos definen, junto con la edad, la arquitectura de los árboles y las características edáficas y topográficas, la forma en que mueren los árboles: de pie, rotos o desenraizados (Brokaw y Walker, 1991; Arriaga, 2000b). Estas diferentes formas de morir provocan diversos cambios en la estructura del dosel. Un individuo que cae deja un espacio relativamente grande en el dosel, mientras que un individuo que muere de pie sólo produce un aumento en la apertura del mismo o pequeños claros en el dosel (Brokaw y Scheiner, 1989). Al igual que el reclutamiento, la mortalidad, además de contribuir a la heterogeneidad estructural del dosel, tiene efectos importantes en la composición y dominancia de las especies (Denslow *et al.*, 1998; Arriaga, 2000a).

La dinámica del dosel contribuye en gran medida a la heterogeneidad ambiental que ocurre en el sotobosque, donde tienen lugar los procesos de establecimiento, supervivencia y crecimiento de las plántulas. De esta forma, se cierra el ciclo de retroalimentación entre ambos componentes del bosque. En este contexto, al analizar la dinámica de ambos conjuntos de manera simultánea se puede obtener una síntesis demográfica por especie y predecir en alguna medida el recambio de especies. Dicho recambio, y sobre todo los procesos que probablemente lo determinan, junto con la coexistencia de especies como mecanismos que mantienen la diversidad, es una de

las muchas implicaciones o aportaciones del estudio de la dinámica de la vegetación (Busing, 1994; Davies, 2001; Busing y Brokaw, 2002).

1.3 El caso de los bosques nublados

El marco teórico sobre la dinámica de la vegetación que se esbozó en la sección anterior se ha generado principalmente a partir de las observaciones hechas en los bosques húmedos tropicales y templados de tierras bajas (Carvalho *et al.*, 2000). Por esta razón, no puede trasladarse íntegro al estudio las comunidades de bosques de montaña debido, entre otras causas, a las peculiaridades ambientales en donde se desarrollan estas últimas y a las características de las especies que las conforman (Herwitz y Young, 1994). De esa manera, los procesos demográficos de la comunidad de plántulas y de los individuos adultos, así como su retroalimentación, son afectados y suceden bajo condiciones diferentes a las reportadas en otras comunidades vegetales (Herwitz y Young, 1994).

La niebla es la característica más distintiva del ambiente físico de los bosques nublados y posiblemente la de mayor repercusión en el desarrollo de las plantas de estos sitios, ya que modifica de manera importante el ambiente lumínico y la disponibilidad de agua para las plantas (Hamilton *et al.*, 1995; Kappelle, 1996). La niebla reduce la intensidad de la radiación solar incidente y, en días nublados, disminuye las diferencias en la intensidad de la luz recibida en los claros y sitios cerrados, debido a que sólo llega luz difusa en ambos (Stadmüller, 1987; Bruijnzeel y Proctor, 1995; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998; Dyer, 1990; Acevedo *et al.*, 2003). Además de modificar las características de la luz, la niebla reduce el déficit de presión de vapor y la temperatura, reduciendo a su vez las tasa fotosintéticas (Vogelmann, 1973; Stadmüller, 1987; Bruijnzeel y Proctor, 1995; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998). Debido a las bajas temperaturas, la descomposición de la materia orgánica en los suelos es lenta, provocando muchas veces la acumulación de una capa profunda de humus que limita fuertemente el crecimiento de las raíces (Bruijnzeel *et al.*, 1993, Bruijnzeel y Veneklaas, 1998). Por otra parte, los suelos de estos sistemas son ácidos a causa de la lixiviación y de que el agua proveniente de la precipitación horizontal,

que es una entrada importante de agua al sistema, es más ácida que la de lluvia. Estos suelos también se caracterizan por su baja concentración de nutrientes disponibles, particularmente de nitrógeno y fósforo, y por su alto contenido de carbono (Tanner, 1977; Stadtmüller, 1987; Tanner *et al.*, 1990, 1998; Bruijnzeel *et al.*, 1993; Dezzeo *et al.*, 1997; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998; Raich y Khoon, 1998).

En los bosques de niebla el viento es un factor importante que modifica las características del ambiente lumínico al provocar la caída de individuos del dosel (Grubb y Tanner, 1976; Arriaga, 1988, 2000b; Lawton y Putz, 1988; Matelson *et al.*, 1995; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998; Aiba *et al.*, 2004). La limitación en la altura de la vegetación, también causada por los fuertes vientos, repercute en el aumento de la radiación que se recibe en el sotobosque (Arriaga, 1988, 2000b; Lawton y Putz, 1988; Matelson *et al.*, 1995; Gale, 2000, Aiba *et al.*, 2004). A estas modificaciones del ambiente lumínico se debe sumar el efecto de una estratificación más clara y con menos estratos, un dosel más uniforme con hojas de mayor grosor y menor área foliar conforme aumenta la altitud (Leigh, 1975; Grubb y Tanner, 1976; Hamilton *et al.*, 1995, Waide *et al.*, 1998, Velázquez-Rosas *et al.*, 2002). La marcada estacionalidad en fenología foliar de muchas de las especies del dosel da lugar a variaciones en la apertura del dosel a lo largo del año. Los cambios fenológicos a nivel de follaje también modifican el ambiente lumínico y permiten la acumulación de hojarasca en el suelo.

Una vez enumerados todos los factores que interactúan en la modificación del ambiente y los patrones de recambio de individuos adultos en los bosques nublados, queda claro que la regeneración de las diferentes poblaciones que lo conforman es un proceso complejo y difiere de lo que sucede en otros tipos de vegetación (Arriaga 2000a; Tabarelli y Mantovani, 2000; Ramírez-Marcial, 2003; Álvarez-Aquino *et al.*, 2004). Por ello, es necesario considerar las particularidades de estos sistemas que afectan la dinámica de los procesos demográficos de reclutamiento y supervivencia de plántulas, así como de la mortalidad de los individuos adultos, para comprender la dinámica de regeneración en este tipo de bosques. Llama la atención que éste sea un aspecto poco conocido de los bosques de niebla, a pesar de ser una herramienta

poderosa para la planeación de estrategias de conservación, manejo o restauración para este tipo de vegetación, en vista de la pérdida acelerada de estos ecosistemas, tanto en México como en otras partes del mundo (Aldrich *et al.*, 2002; Ramírez-Marcial, 2003; Williams-Linera, 2002).

1.4 Objetivos

Tomando en cuenta el ciclo de retroalimentación entre la comunidad de plántulas y los individuos que conforman el dosel, y concibiendo a estos ciclos como los principales conductores de la dinámica de la vegetación, y considerando además la escasez de estudios sobre este tema en los bosques tropicales nubosos de montaña en México, se plantearon los objetivos de la presente investigación.

El objetivo general fue describir y evaluar la dinámica de las especies arbóreas en una parcela permanente de estudio en un BMM de la Sierra Madre del Sur en términos de: (1) las tasas anuales de reclutamiento y mortalidad de árboles, y (2) el establecimiento y la mortalidad de las plántulas de especies arbóreas. A este objetivo subyace la descripción de la dinámica poblacional por especie y de los cambios en la estructura y dominancia del bosque para el conjunto de árboles del dosel (individuos con $DAP \geq 2.5$ cm) y para la comunidad de plántulas (individuos con altura ≤ 50 cm). Además, se examinaron los efectos de la heterogeneidad topográfica y lumínica, y de los cambios estacionales de la luz sobre la dinámica de la comunidad de plántulas, así como la relación entre el ambiente lumínico y la estructura del dosel.

Para analizar la relación entre ambos conjuntos (i.e. plántulas y adultos), se evaluó la relación de las variables estructurales y la composición de especies del conjunto de árboles con $DAP \geq 2.5$ cm con los atributos estructurales, los procesos demográficos y la composición de la comunidad de plántulas. Asimismo, se exploraron los posibles efectos de la densodependencia y la depredación sobre las plántulas según la cercanía a los individuos adultos, a través del análisis de los patrones espaciales de distribución de las plántulas respecto a los individuos del dosel.

II. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

En el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (16° 14' – 16° 16' N, 95° 57' – 96° 00' O) se ubica Santo Tomás Teipan, sitio en el que se llevó a cabo la presente investigación (Figura 1). El poblado se localiza cerca del cerro Calabazo, el punto más alto en la zona, con 2500 m s.n.m., el cual está rodeado por elevaciones más pequeñas, todas con pendientes muy inclinadas (INEGI, 1996).

La geología regional está representada por rocas metamórficas del Precámbrico y del Paleozoico, rocas calizas del Cretácico y rocas ígneas del Terciario. Los suelos más comunes son Acrisol húmico, Litosol y Regosol eútrico con textura media (Anónimo, 1981; Ferrusquía-Villafranca, 1998; INEGI, 1989). El clima de la zona (reportado en cartas, ya que la estación climatológica más cercana al sitio se localiza a menor altitud), es del tipo C(w₂)(w)big, descrito como templado subhúmedo - el más húmedo de los subhúmedos - con lluvias en verano e isotermal, con una precipitación anual entre 1,400–1,600 mm y una temperatura media anual de 12.3°C (IG-UNAM, 1970; Mejía-Domínguez *et al.*, 2004). Si bien la caracterización climática no describe atributos sobre la frecuencia de niebla, en el sitio de estudio se observó su presencia después del mediodía en la mayoría de las ocasiones que se visitó, desde el año 2002. Las corrientes húmedas del Pacífico y en menor medida los vientos del norte parecen ser responsables de la formación de niebla en las partes altas de la zona, contribuyendo a la precipitación horizontal (García de Miranda, 1989; Mejía-Domínguez, 2003). El agua proveniente tanto de este tipo de precipitación como de la lluvia llega hasta el río Otate, el cual pertenece a la cuenca del río Tehuantepec, cuyas aguas desembocan en el Golfo de Tehuantepec (INEGI, 1988a, b).

Santo Tomás Teipan se localiza justo en el perímetro del manchón de BMM que existe en la región, el cual cubre 326.84 ha, en un intervalo altitudinal de 2200 a 2500 m de altitud. Este bosque está circundado por un encinar húmedo que se entremezcla en partes con aquél (C. Ruiz-Jiménez, com. pers.). Mejía-Domínguez *et al.* (2004) describieron la comunidad vegetal a partir de datos estructurales y florísticos obtenidos en una parcela de una hectárea, como un BMM dominado por *Cornus*

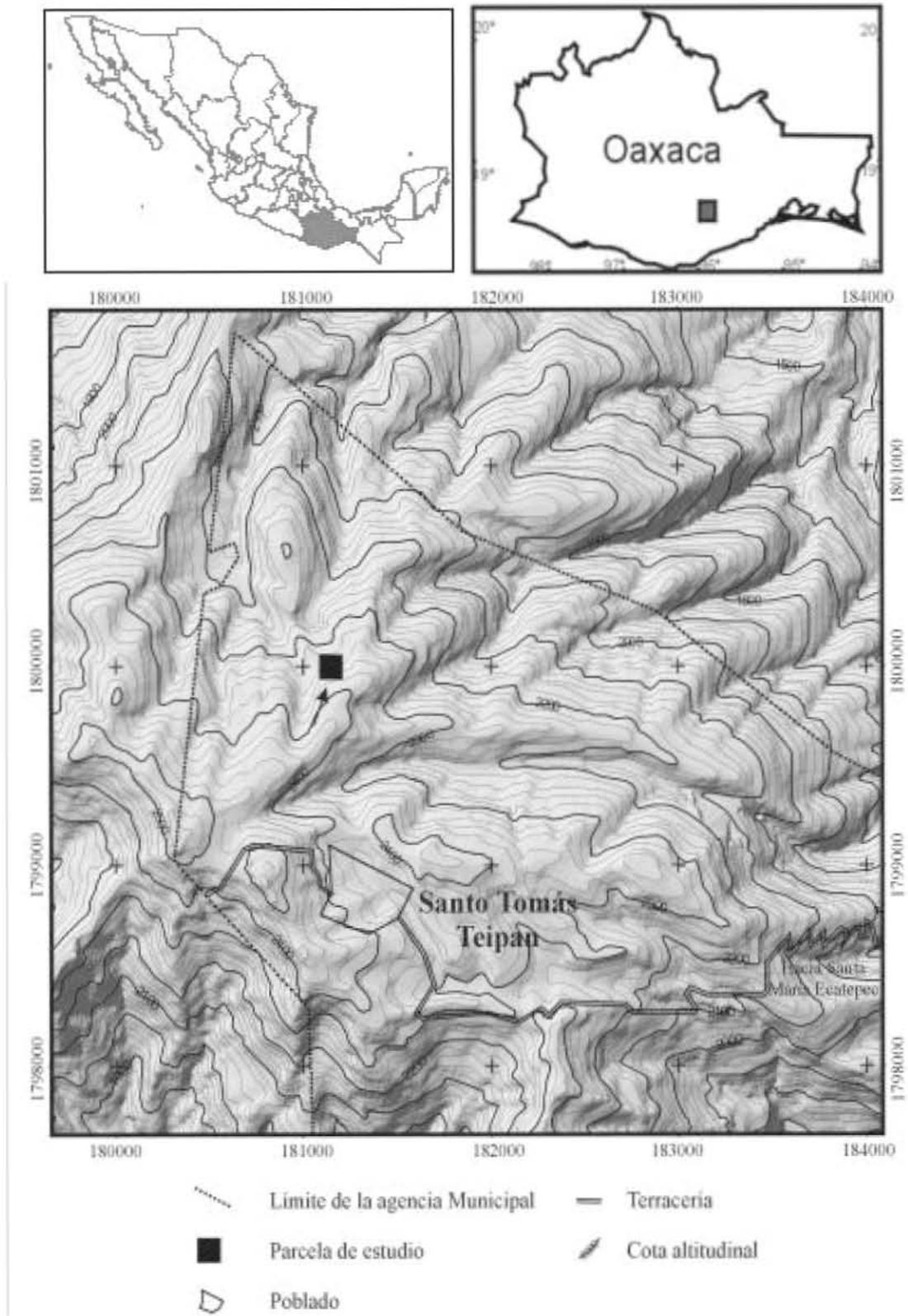


Figura 1. Localización de Santo Tomás Teipán, Oaxaca ($16^{\circ} 14' - 16^{\circ} 16' N$, $95^{\circ} 57' - 96^{\circ} 00' O$) y ubicación de la parcela permanente un kilómetro al norte del pueblo (81 185 -1 799 795 UTM, zona 14).

disciflora y *Quercus ocoteifolia* en el estrato alto, y por *Miconia* sp. nov. y *Psychotria galeottiana* en el bajo. La ubicación marginal de este bosque, justo en el borde de una de las grandes áreas de este tipo de vegetación en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur, junto con la presencia de una vegetación colindante con carácter más xérico (encinares secos y selva tropical estacionalmente seca), parecen repercutir en una diversidad y una densidad relativamente bajas, aunque el resto de los atributos estructurales tienen valores que se ubican dentro del intervalo de los reportados para los bosques de montaña de América (Mejía-Domínguez *et al.*, 2004).

El BMM de Teipan ha sido afectado directamente por las actividades productivas; en particular, está siendo reemplazado por campos agrícolas para el cultivo de maíz y de flores de ornato, principalmente de alcatraz (L. Merino *et al.*, com. pers.). A pesar de esta situación, la comunidad de Santo Tomás Teipan, consciente de su importancia, acordó proteger una parte del bosque para asegurar la permanencia de los servicios ecosistémicos que éste brinda, principalmente la captura del agua. La parcela de estudio fue establecida dentro de esta zona de protección, lo cual de alguna manera garantizó su permanencia al menos durante la duración del estudio.

III. MÉTODOS

3.1 Trabajo de campo

A una distancia de 1 km al norte de Santo Tomás Teipan, en una de las laderas del Cerro Calabazo y a una altitud de 2300 m s.n.m., se ubicó una parcela permanente de una hectárea (Figuras 1 y 2). El punto de partida de la presente investigación lo constituyen los datos de estructura y composición obtenidos en ella a partir de un censo realizado en 2002 que incluyó todos los individuos con un DAP ≥ 2.5 cm enraizados en su interior (Mejía-Domínguez *et al.*, 2004). En ese censo, además del diámetro a la altura del pecho (DAP) y la identidad taxonómica, se registraron los siguientes datos para cada individuo: altura total, altura real, altura a la primera ramificación principal, altura a la base de la copa, dos diámetros de cobertura de la copa (el diámetro mayor y el perpendicular a éste) y ubicación precisa por medio de un sistema de coordenadas cartesianas (Mejía-Domínguez *et al.*, 2004).

En el presente estudio, se cuantificó el reclutamiento y la mortalidad del conjunto de individuos con un DAP ≥ 2.5 cm (de aquí en adelante, árboles del dosel) en los 100 cuadros de 10×10 m que forman la parcela permanente de estudio, por medio de tres censos anuales realizados en mayo de 2003, junio de 2004 y mayo de 2005. Los censos consistieron en el recuento de los individuos previamente registrados en 2002, anotando su presencia o muerte (supervivencia) y en la identificación de los individuos que alcanzaron o rebasaron el límite inferior de DAP (reclutamiento). Para los individuos reclutados también se registraron las variables tomadas en el censo inicial.

Para la evaluación de la comunidad de plántulas, en junio de 2004 se delimitaron subcuadros de 1×1 m en el centro de cada cuadro de 100 m^2 de la parcela, mediante cuatro estacas unidas por hilo de alambre galvanizado (Figura 2); en ellos se censaron todas las plántulas de especies arbóreas y arbustivas que tuvieran una altura ≤ 50 cm pero que carecieran de hojas cotiledonarias. Cada plántula fue identificada y etiquetada individualmente, y para ellas se registraron los

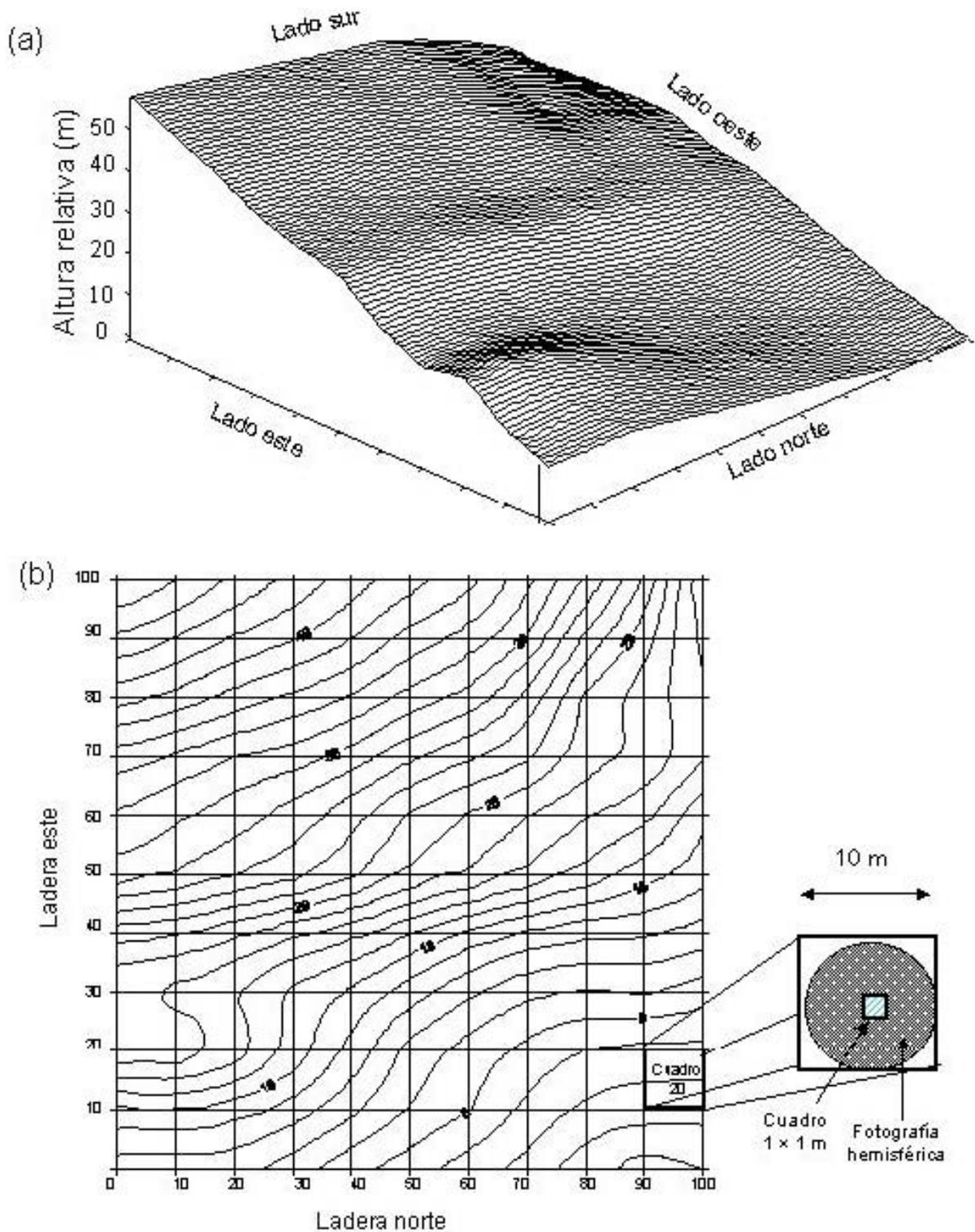


Figura 2. (a) Esquema topográfico de la parcela de estudio, y (b) de la delimitación de los cuadros de 10 m^2 y de los subcuadros de 1 m^2 (se indican las curvas de nivel respecto a la parcela). También se muestra el campo aproximado de las fotografías hemisféricas tomadas en cada uno de los 100 cuadros.

siguientes datos: altura total, cobertura (diámetro mayor de copa y el perpendicular a éste) y ubicación exacta en el subcuadro. En los censos posteriores (agosto de 2004, noviembre de 2004, febrero de 2005 y mayo de 2005) se hizo un recuento de las plántulas registradas y se tomaron los datos respectivos para las recién reclutadas.

La caracterización del ambiente lumínico se realizó por medio de fotografías hemisféricas del dosel (a 1 m sobre el suelo), tomadas cada trimestre con una cámara digital Nikon Coolpix 990 y un lente FC-E8 de ojo de pescado de 8 mm, colocada en el centro cada uno de los 100 cuadros de 1 m² (Figura 2). Las fotografías se tomaron a una altura de 1 m del suelo con la cámara sujeta a un dispositivo que aseguraba su posición horizontal y con la parte superior dirigida siempre hacia el norte.

3.2 Análisis de datos

3.2.1 Estructura y composición: árboles del dosel

Con el fin de evaluar los cambios en la estructura y la dominancia de la comunidad para este conjunto de árboles, a partir de los datos obtenidos en campo se calcularon las siguientes variables estructurales (Matteucci y Colma, 1982), tanto para la parcela completa, como por cuadro de 100 m² y por especie, para los años 2002 (datos base del estudio), 2003, 2004 y 2005.

(1) Área basal (AB):

$$AB = \pi (DAP/2)^2$$

donde: DAP = diámetro a la altura del pecho

(2) Cobertura (C_a):

$$C_a = (D_1 + D_2/4)^2 \pi$$

donde: D₁ y D₂ son los diámetros de cobertura de la copa

(3) Densidad (N_a): número de individuos por cuadro de 100 m² y por hectárea (i.e. para la parcela completa).

(4) Frecuencia de cada especie (F_a): porcentaje de los cuadros de 100 m² en los que se encontró la especie.

(5) Valor de importancia relativa de cada especie (VIR_a): se evaluó como la sumatoria de los valores relativos de área basal, densidad y frecuencia de cada especie (índice de importancia de Cottam; Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

Asimismo, se determinó la estructura de tamaños (i.e. por clases diamétricas) de toda la comunidad en la parcela y de las especies más importantes para cada censo.

Además, se reportó el número de especies y la diversidad de especies para toda la parcela para cada año con el índice α de Fisher; esta última se calculó a partir de los datos de densidad total de individuos (N) y del número total de especies (S), directamente de las tablas de valores de α para diferentes combinaciones de N y S (Hayek y Buzas, 1997). También se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener y su respectiva equitatividad, y de Berger-Parker a partir de las siguientes fórmulas (Magurran, 1988).

Shannon-Wiener	$H'_a = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$
----------------	----------------------------------------

donde: S = número total de especies

p_i = proporción de individuos de la especie i .

Equitatividad	$E_a = H'/H'_{máx}$
---------------	---------------------

donde: $H'_{máx} = \log_2 S$

Berger-Parker	$B-P_a = N_{máx}/N$
---------------	---------------------

donde: $N_{máx}$ = número de individuos de la especie más abundante y N = número total de individuos

3.2.2 Dinámica: árboles del dosel

La dinámica del conjunto de árboles del dosel se evaluó en términos de las tasas de reclutamiento (R_a) y mortalidad (M_a) para los periodos anuales 2002–2003, 2003–2004, 2004–2005, y para el periodo total de estudio (2002–2005). Éstas se calcularon tanto por cuadro como para toda la parcela, y se reportaron por especie, utilizando las

siguientes ecuaciones (Sheil, 1995; Sheil *et al.*, 2000; Gomes *et al.*, 2003):

$$\mathbf{M}_a = \{1 - [(N_o - m_a)/N_o]^{1/(t)}\} \times 100$$

(bajo el supuesto de que no hay reclutamiento)

$$\mathbf{R}_a = \{[(N_o + r_a)/N_o]^{1/(t)} - 1\} \times 100$$

(bajo el supuesto de que no ocurren muertes)

donde:

N_o = densidad inicial; m_a = número de individuos muertos; t = intervalo de tiempo (años) y r_a = número de individuos reclutados.

La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) para cada especie para los periodo anuales y para el periodo total de estudio (tres años), se calculó con la siguiente fórmula:

$$\lambda = e^{(\ln N_{t+1} - \ln N_t / t)}$$

donde:

N_t = densidad en el tiempo t ; N_{t+1} = densidad en el tiempo $t+1$; t = intervalo de tiempo (años)

También se calcularon el tiempo necesario para doblar el número de individuos (T_2) y la vida media en pie de los árboles presentes en la parcela ($T_{0.5}$) (Gomes *et al.*, 2003), para los mismos periodos, usando las siguientes fórmulas:

$$T_2 = (\ln 2) / \ln [(N_o + r_a)/N_o]^{1/(t)}$$

$$T_{0.5} = (\ln 0.5) / \ln [(N_o - m_a)/N_o]^{1/(t)}$$

donde:

N_o = densidad inicial; m_a = número de individuos muertos; t = intervalo de tiempo (años) y r_a = número de individuos reclutados.

3.2.3 Estructura y composición: Plántulas

A partir de los datos obtenidos en campo, se realizó la descripción de la comunidad de plántulas, calculando las variables estructurales sintéticas que se mencionan abajo,

por subcuadro de 1 m², para el total de los subcuadros y por especie (Matteucci y Colma, 1982). Con el fin de caracterizar los cambios en la estructura y la dominancia se obtuvieron las mismas variables para cada censo trimestral, es decir, para junio 2004, agosto 2004, noviembre 2004, febrero 2005 y mayo 2005.

(1) Densidad (N_p): número de individuos por cuadro de 1 m² y para todos los cuadros (100 m²).

(2) Cobertura (C_p):
$$C_p = (D_1 + D_2/4)^2 \neq$$

donde D₁ y D₂ son los diámetros de cobertura de la copa.

(3) Frecuencia por especie (F_p): porcentaje de cuadros de 1 m² en los que se encontró la especie.

(4) Valor de importancia de cada especie (VIR_p): se evaluó como la sumatoria de los valores relativos de área basal, densidad y frecuencia de cada especie.

(5) Altura promedio (A_p): se calculó como el promedio de las alturas de los individuos de la misma especie, tanto por cuadro de 1 m², como en los 100 subcuadros de ese tamaño, para cada periodo. También para cada periodo se calculó el promedio de las alturas de los individuos por cuadro de 1 m² y en los 100 subcuadros.

Al igual que como se hizo para el conjunto de árboles del dosel, para la comunidad de plántulas se calcularon la riqueza total (S), y los índices α de Fisher, de Shannon-Wiener (H') y de Berger-Parker (B-P). Estos cálculos se hicieron para el total de subcuadros y por censo trimestral.

La relación espacial entre las especies de plántulas se examinó por medio de un análisis de asociación (sólo para especies con N > 25), para lo cual se construyó una tabla de contingencia de presencia/ausencia en los subcuadros de 1 m² por pares de especies. La hipótesis nula de distribución independiente se puso a prueba con un análisis de χ^2 (corrección de Yates), usando un grado de libertad (Krebs, 1978).

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

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

El cálculo de la intensidad y el tipo de asociación se realizó con el coeficiente de correlación (V). Si $V = 1$, indica que las especies presentan una asociación completamente positiva. En contraste, cuando $V = -1$ se trata de una asociación negativa perfecta. Si $V = 0$, se puede concluir que no hay asociación (Krebs, 1978).

$$V = \frac{(ad) - (bc)}{[(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)]^{1/2}}$$

3.2.4 Dinámica: Plántulas

El reclutamiento y la mortalidad de las plántulas fueron evaluadas por medio del cálculo de las tasas de reclutamiento (R_p) y mortalidad (M_p) para los periodos jun 2004–ago 2004, ago 2004–nov 2004, nov 2004–feb 2005 y feb 2005–may 2005, así como para todo el año (jun 2004–may 2005), calculadas para toda la parcela, por cuadro y por especie, utilizando las siguientes ecuaciones (Sheil, 1995; Sheil *et al.*, 2001; Gomes *et al.*, 2003):

$$M_p = \{1 - [(N_o - m_p)/N_o]^{1/(t)}\} \times 100$$

(bajo el supuesto de que no hay reclutamiento)

$$R_p = \{[(N_o + r_p)/N_o]^{1/(t)} - 1\} \times 100$$

(bajo el supuesto de que no ocurren muertes)

donde: N_o = densidad inicial; m_p = número de plántulas muertas; t = intervalo de tiempo (meses), y r_p = número de plántulas reclutadas.

El efecto de la densidad sobre la mortalidad de plántulas se analizó a través de una regresión lineal en la que se agruparon los cuadros que tuvieron exactamente la misma densidad ($N_p = 1$, $N_p = 2$, etc.) y se calculó el promedio de la tasa de mortalidad del siguiente periodo para cada densidad.

También se calculó el promedio de la tasa relativa de crecimiento en altura de los individuos de las tres especies más abundantes, por trimestre y para todo el año, usando la siguiente ecuación:

$$TRC = (\ln \text{ altura final} - \ln \text{ altura inicial}) / (\text{intervalo de tiempo})$$

3.2.5 Relación entre los árboles del dosel y la comunidad de plántulas

La relación entre la distribución espacial de los árboles del dosel y las plántulas de la misma especie fue explorada por medio de un análisis de asociación. Éste se realizó para las tres especies más abundantes de plántulas, utilizando el procedimiento arriba mencionado. Asimismo, se comparó la composición cuadro por cuadro (100 m^2) de la comunidad adulta y las plántulas (en los respectivos subcuadros de 1 m^2), y para el total de los cuadros, con los índices de similitud de Sørensen y Jaccard (Magurran, 1988).

$$\text{Sørensen} \quad C_S = 2j / (a + b)$$

$$\text{Jaccard} \quad C_J = j / (a + b - j)$$

donde: j = número de especies en común entre los dos conjuntos; a = número de especies en la comunidad adulta, y b = número de especies en la comunidad de plántulas.

La relación entre la estructura de la comunidad de árboles del dosel y la estructura y las tasas de recambio anuales y promedio de la comunidad de plántulas, fue evaluada mediante correlación, regresión simple y regresión múltiple, realizados con el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc., 1998). Las variables utilizadas para el conjunto de árboles del dosel fueron: área basal, cobertura, densidad y altura promedio de los individuos en cada cuadro de 100 m^2 . La cobertura y el área basal

fueron transformadas usando sus logaritmos naturales. Para las plántulas se utilizaron la cobertura, la densidad y la altura promedio en cada subcuadro de 1 m², así como las tasas de mortalidad y de reclutamiento, y transformadas a su logaritmo natural. Con fines de mejoramiento de escala en análisis posteriores, a estos valores se les sumó una unidad.

3.2.6 Ambiente lumínico: Fotografías hemisféricas

La evaluación del ambiente lumínico a nivel del sotobosque puede hacerse por medio de la medición de la radiación fotosintéticamente activa, ya sea a través de un procedimiento directo o indirecto. Los sensores de luz, sensores de *quantum* y el papel fotosensible miden directamente la cantidad de luz (densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos) que llega a un sitio (Rich *et al.*, 1993). Estos métodos directos proporcionan mediciones muy precisas de la cantidad de luz que recibe un punto. Sin embargo, las medidas que se obtienen son puntuales (i.e. válidas sólo para ese momento), además de que el costo de los aparatos y su mantenimiento es elevado y de que se necesita una calibración fina con otras mediciones en el caso del papel fotosensible. Por estas razones, se han desarrollado técnicas alternativas de menor costo y mayor rapidez para la obtención de datos sobre el ambiente lumínico. Estas técnicas utilizan medidas indirectas, como el caso de las imágenes hemisféricas del dosel.

Los métodos indirectos estiman el porcentaje de apertura del dosel al transformar la imagen hemisférica del dosel a píxeles (de coordenadas angulares) y clasificar a dichos píxeles por su intensidad en zonas de cielo abierto y de dosel (Frazer *et al.*, 1999). Por medio de un programa de cómputo, a esta imagen se sobreponen los diagramas de las trayectorias del sol para estimar la cantidad de radiación lumínica que recibe el punto fotografiado (Rich *et al.*, 1999). Los programas de cómputo permiten estimar la radiación difusa y la directa a partir de los ángulos solares; estos cálculos son comparables y dan valores muy similares a los obtenidos con métodos directos (Rich *et al.*, 1993). Uno de los métodos indirectos más utilizados es el análisis de fotografías hemisféricas del dosel tomadas con una lente de 8 mm (visión de 180°);

la imagen analizada puede ser la fotografía digital o la fotografía (o el negativo) escaneada (Trichon *et al.*, 1998).

Existen numerosos programas de cómputo para el análisis de estas imágenes. Además de calcular el porcentaje de apertura del dosel y la cantidad de radiación lumínica recibida, estos programas estiman el índice de área foliar. El cálculo del índice de área foliar mediante esta técnica ha sido muy discutido en la literatura ya que los supuestos en los que se basa su cálculo y las características de la fotografía parecen afectar su estimación. Por ejemplo, los supuestos de que las hojas se distribuyen aleatoriamente y de que son 100% opacas afectan la estimación del efecto que producen las hojas aglomeradas (Mussche *et al.*, 2001). Por otro lado, debido a que el cálculo se basa en la atenuación de la luz en comparación con el cielo abierto, dicho cálculo se ve afectado por la falta de uniformidad de la luz a cielo abierto y bajo el dosel en la fotografía debida a su exposición (Jonckheere *et al.*, 2004).

En la presente investigación se utilizó el programa WinSCANOPY 2003 para el análisis de las fotografías hemisféricas digitales. Con el fin de eliminar las partes del suelo que aparecen en algunas fotografías como producto de la inclinación del terreno, y así asegurar que sólo fueran analizadas las partes correspondientes al dosel, para este análisis se redujo el radio del círculo de analizado (a un radio de 9 m en la fotografía), lo que implica la disminución del ángulo de visión. Esta modificación no invalida ni afecta los resultados del análisis sino que, por el contrario, aumenta su confiabilidad (Trichon *et al.*, 1998).

Las variables que se obtuvieron con este programa fueron los siguientes:

1. Apertura del dosel (AD, %).
2. Radiación fotosintéticamente activa (PPFD, *photosynthetically active photon flux density*) arriba y abajo del dosel. La radiación lumínica que se recibe arriba del dosel se divide en directa y difusa; esta última equivale a 15% de la luz directa (porcentaje que toma por *default* el programa, ya que no se cuenta con datos para el sitio). Además, la radiación total recibida arriba del dosel corresponde a la suma de las dos. Todas éstas son calculadas para el sitio (por latitud, zona horaria, altitud) y se modifican según la estación del año.

La PPFD que se recibe bajo el dosel se calculó para cada fotografía, como una función del porcentaje de apertura del dosel, y es de tres tipos:

a) Difusa (DIF, mol/m² día⁻¹). Es igual a la radiación difusa recibida bajo el dosel, multiplicada por el factor indirecto del sitio.

b) Directa (DIR, mol/m² día⁻¹). Es igual a radiación directa recibida bajo el dosel que pasa por el cielo abierto.

c) Total (TOT, mol/m² día⁻¹). Es igual a la suma de las dos anteriores.

3. Factores de sitio (*Site factors*). Son medidas porcentuales que se refieren a la cantidad de radiación lumínica que recibe un punto durante un periodo determinado de tiempo; en este caso se calcularon para el mes correspondiente a la toma de la fotografía.

a) Factor indirecto de sitio (FIS; %)

$$FIS = \frac{\text{radiación indirecta recibida debajo del dosel}}{\text{radiación recibida con 100\% de apertura del dosel}}$$

b) Factor directo de sitio (FDS; %)

$$FDS = \frac{\text{promedio de la radiación directa recibida por día debajo del dosel}}{\text{promedio de la radiación directa por día recibida encima del dosel}}$$

c) Factor total del sitio (FTS; %)

$$FTS = \frac{\text{promedio de la radiación directa + la difusa recibida por día debajo del dosel}}{\text{promedio de la radiación directa + difusa por día recibida encima del dosel}}$$

De las variables anteriores, todas las que están relacionadas con la radiación indirecta (difusa) dependen del modelo "*standard overcast model*" (Rich *et al.*, 1999) de distribución de la radiación lumínica, el cual no considera ni la radiación reflejada ni la transmitida por los cuerpos opacos (dosel).

Con el objeto de evaluar qué variables eran las más informativas sobre el ambiente lumínico de cada punto, se realizaron correlaciones de Spearman (no paramétricas) por pares de variables con el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc.,

1998); esto permitió reconocer casos de redundancia que permitieran hacer una reducción de los datos.

Los análisis de correlación arrojaron indicios de que existe una fuerte correlación entre el factor directo del sitio (FDS), el factor total del sitio (FTS), la radiación directa (DIR) y la total (TOT), al igual que entre el factor indirecto del sitio (FIS) y la radiación difusa (DIF) (Tabla 1). De acuerdo con estos resultados, para los posteriores análisis se decidió utilizar sólo los factores de sitio directo (FDS) e indirecto (FIS), como indicadores de la luz directa y difusa debajo del dosel, respectivamente, además del porcentaje de apertura del dosel.

Tabla 1. Coeficientes de correlación (r de Spearman) entre pares de variables del ambiente lumínico obtenidas del análisis de las fotografías hemisféricas. Se muestran subrayados los valores con una $P < 0.001$ y en negritas los valores de r cercanos a 1.

	A D	I A F	F D S	F I S	F T S	D I R	D I F	T O T
A D	x							
I A F	<u>-0.5645</u>	x						
F D S	-0.0888	<u>0.3433</u>	x					
F I S	0.0252	<u>0.4578</u>	<u>0.6469</u>	x				
F T S	-0.0804	<u>0.3558</u>	<u>0.9973</u>	<u>0.6869</u>	x			
D I R	-0.0791	<u>0.3367</u>	<u>0.9903</u>	<u>0.6568</u>	<u>0.9884</u>	x		
D I F	0.0488	<u>0.4550</u>	<u>0.6498</u>	<u>0.9937</u>	<u>0.6892</u>	<u>0.6611</u>	x	
T O T	-0.0734	<u>0.3507</u>	<u>0.9888</u>	<u>0.6897</u>	<u>0.9898</u>	<u>0.9981</u>	<u>0.6943</u>	x

La descripción del ambiente lumínico se realizó en dos partes. La primera consistió en la descripción de la distribución espacial en la parcela del promedio anual de las dos variables lumínicas elegidas y del porcentaje de apertura del dosel. La segunda parte fue la descripción y el análisis del ambiente lumínico para los meses de muestreo y del promedio de las variables lumínicas de dos trimestres consecutivos (periodo). La descripción se hizo por medio de la elaboración de histogramas de frecuencias del porcentaje de apertura del dosel por trimestre y por periodo. Las distribuciones de frecuencias, tanto por trimestre como por periodo, fueron comparadas entre sí con la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Siegel 1995).

Debido a que la apertura del dosel y las variables lumínicas obtenidas de las fotografías hemisféricas son porcentajes y no se distribuyen de manera normal, fueron normalizados a través de una transformación angular (Zar, 1999) antes de aplicar un

ANDEVA de medidas repetidas de una vía y una prueba *post-hoc* de Tukey, utilizando el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc., 1998), para evaluar las diferencias entre periodos.

3.2.7 Estructura de los árboles del dosel, ambiente lumínico y dinámica de plántulas

La relación entre la estructura del conjunto de árboles del dosel y el porcentaje de apertura del mismo dosel y los factores directo e indirecto de sitio, fue evaluada mediante correlaciones y regresiones simples. Las variables dependientes utilizadas fueron el porcentaje de apertura del dosel y los factores directo e indirecto de sitio, y las variables independientes fueron el área basal, la cobertura, la densidad y la altura promedio de los árboles del dosel por cuadro de 100 m² en el año 2004.

Para poder examinar simultáneamente el efecto de las diferentes variables que pudiesen determinar la estructura y la dinámica del conjunto de plántulas, se realizaron análisis estadísticos multivariados. La matriz de variables ambientales (independientes) se construyó con los valores promedio por cuadro del porcentaje de AD, el FIS, el FDS, la altura promedio y la densidad de los individuos adultos, y la inclinación porcentual de la pendiente. La matriz de respuesta incluyó los valores promedio de cobertura, altura, densidad, tasa de reclutamiento y tasa de mortalidad de los 100 cuadros de muestreo de las plántulas. Los valores porcentuales fueron transformados angularmente y las tasas de mortalidad y de reclutamiento con el logaritmo natural del valor más uno. Con estas matrices se realizó un análisis canónico de correspondencia (ACC; Jongman *et al.*, 1995). También se realizó un ACC con la misma matriz de variables independientes y una matriz de respuesta conformada por los valores de densidad por cuadro de las especies más abundantes de plántulas. Ambos se realizaron con el programa MVSP 3.13m (Kovach 2004).

El ACC es un método estadístico multivariado de análisis directo de gradientes (Jongman *et al.*, 1995). Este método analiza consecutivamente todas las combinaciones posibles de regresiones lineales múltiples, entre las variables independientes (generalmente ambientales) y dependientes (especies o procesos). Los resultados que arroja constituyen las combinaciones que maximizan la dispersión

de las variables dependientes en el espacio de ordenación y, a su vez, estas variables pueden ser ubicadas en este espacio. Las variables independientes también se distribuyen en este espacio de acuerdo con su contribución y correlación con el gradiente, ya que éstas definen los ejes de ordenación. De esta manera, se puede obtener una representación gráfica conocida como *biplot* (gráficas dobles) de ambos conjuntos: las variables independientes se representan con vectores (dirección y magnitud) y las dependientes con sus valores correspondientes en cada eje de ordenación (Jongman *et al.*, 1995; Kovach 2004).

Con base en las características del ambiente lumínico en los cuadros de 100 m², éstos fueron sometidos a un método de clasificación, para lo cual se utilizó el método de Ward, utilizando la matriz de variables independientes. El método de Ward es un método de clasificación aglomerativo politético que fusiona las muestras o sitios de acuerdo con una función de similitud (varianza mínima) en grupos cada vez más grandes, mostrando así las relaciones jerárquicas entre ellos (van Tongeren 1995). El objetivo último de este procedimiento era analizar la distribución espacial de la heterogeneidad lumínica en la parcela; para tal fin, los cuadros pertenecientes a los mismos grupos fueron localizados e indicados en el mapa topográfico de la parcela. El procedimiento se realizó también incluyendo en la matriz de variables ambientales sólo el porcentaje de AD y los FDS y FIS. Para ambas clasificaciones, las variables fueron estandarizadas o centradas con su desviación estándar (valores de -1 a 1).

Las relaciones entre los valores estructurales y las tasas de recambio por periodo para la comunidad de plántulas por un lado, y la AD, el FDS y el FIS correspondientes al periodo, por el otro, fueron evaluadas mediante análisis de regresión simple.

IV RESULTADOS

4.1 Árboles del dosel

En el año 2002, al inicio del estudio, se registraron 1,033 árboles del dosel (individuos con DAP ≥ 2.5 cm) en la parcela de estudio. Este número aumentó a través del tiempo, de modo que para el último censo (2005) se registraron 1,133 individuos en la parcela (Tabla 2). Por el contrario, el área basal y la cobertura correspondientes a este conjunto disminuyeron ligeramente hacia el último censo, lo cual era de esperarse debido a que el diámetro promedio de los individuos muertos es necesariamente mayor que el de los individuos reclutados (Tabla 2). A pesar del aumento en el número de individuos en la primer categoría diamétrica a lo largo de los censos, el recambio de individuos no afectó la forma general de “J” invertida de la estructura diamétrica de los troncos presentes en la parcela (Figura 3): la densidad siempre se concentró en los individuos de la categoría más pequeña y disminuyó hacia las últimas categorías de tamaño (Figura 3).

La dinámica de los árboles del dosel se caracterizó por una tasa de reclutamiento mayor que la tasa de mortalidad, tanto para cada censo por separado como para el periodo total (Tabla 3). De igual manera, el valor de $T_{0.5}$ fue mayor que el tiempo requerido para doblar el número de individuos (47.7 y 15.9 años, respectivamente). Esto indica que se doblaría más rápidamente el número de individuos presentes de lo que tardarían éstos en ser reemplazados (Tabla 3). La tasa de reclutamiento presentó su máximo valor durante el periodo de 2003 a 2004, y la tasa de mortalidad fue mayor para el siguiente año, en el que se registraron 20 individuos muertos (Tabla 3). La distribución del total de individuos reclutados en la parcela fue aleatoria ($\chi^2 = 5.9$; g.l = 5; $P < 0.05$); sin embargo, visualmente parece que las áreas de alta concentración de individuos reclutados coinciden con las áreas donde los individuos adultos de *Psychotria galeottiana* y *Miconia* sp. nov. estuvieron concentrados en 2002 (Figura 4; Mejía-Domínguez *et al.*, 2004). Tampoco se encontró ninguna asociación significativa de estos individuos reclutados con los individuos muertos ($\chi^2 = 0.0$; g.l = 1; $P < 0.05$), cuya distribución también fue aleatoria ($\chi^2 = 3.3$; g.l = 5; $P < 0.05$) (Figura 4).

Tabla 2. Síntesis de los valores estructurales de la comunidad de árboles del dosel para los cuatro censos realizados en el BMM de Teipan (Oaxaca, México). Densidad = N_a (ind ha^{-1}), Área Basal = AB_a ($m^2 ha^{-1}$), Cobertura = COB_a (%). Para cada variable se muestra la media (100 cuadros de $100 m^2$), la desviación estándar (D.E) y el coeficiente de variación (C.V, %).

Variable	Año			
	2002	2003	2004	2005
N_a	1033	1071	1126	1133
Media	10.33	10.71	11.26	11.33
D.E	4.20	4.18	4.25	4.33
C.V	40.66	39.04	37.76	38.20
AB_a	46.41	46.38	46.25	45.72
Media	0.46	0.46	0.46	0.46
D.E	0.30	0.30	0.30	0.30
C.V	64.74	65.36	65.50	65.83
COB_a	442.42	442.05	442.84	438.62
Media	4.42	4.42	4.43	4.39
D.E	2.33	2.33	2.31	2.31
C.V	52.60	52.70	52.19	52.61

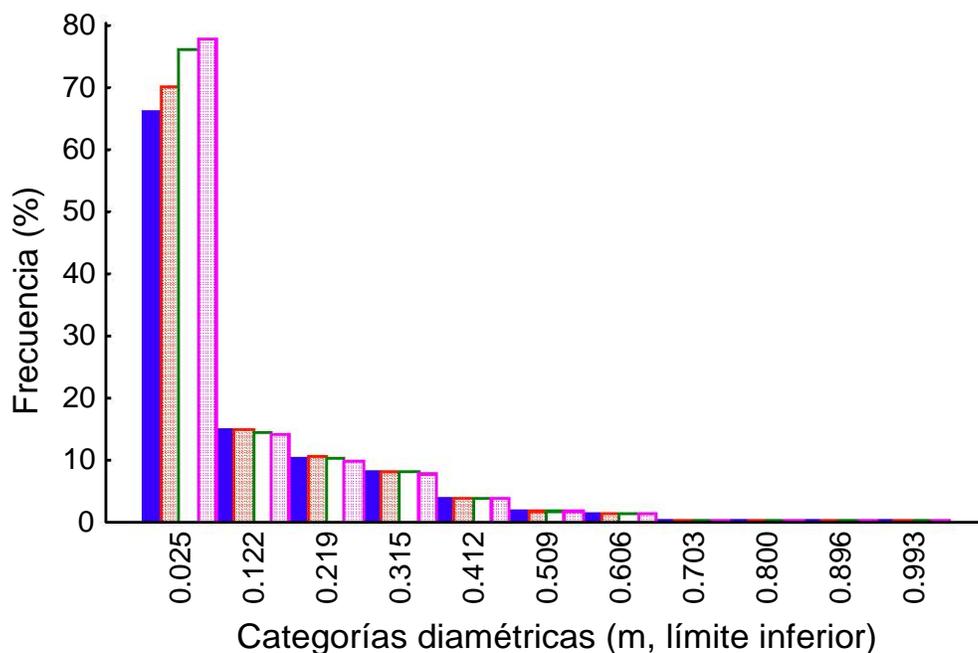


Figura 3. Distribución de frecuencias de los árboles del dosel por categorías diamétricas de todos para los años 2002 (barra sólida), 2003 (barra con líneas diagonales), 2004 (barra blanca) y 2005 (barra punteada) en el BMM de Teipan (Oaxaca, México).

Tabla 3. Síntesis de la dinámica de la comunidad de árboles del dosel para los tres periodos anuales y para todo el periodo de estudio en el BMM de Teipan (Oaxaca, México). Se muestra la media y la desviación estándar (D.E) para cada conjunto de datos. Individuos muertos = m_a (ind.), individuos reclutados = r_a (ind.), tasa de mortalidad = M_a (% ind. año⁻¹), tasa de reclutamiento = R_a (% ind. año⁻¹), vida media en pie = $T_{0.5}$ (años), tiempo para doblar el número de individuos = T_2 (años), y λ = tasa finita de crecimiento poblacional (ind. año⁻¹).

Variable	Periodo			
	2002-2003	2003-2004	2004-2005	2002-2005
m_a	10	14	20	44
Media	0.10	0.14	0.20	0.44
D.E	0.33	0.40	0.53	0.86
r_a	48	69	27	144
Media	0.48	0.69	0.27	1.44
D.E	0.80	0.95	0.58	1.38
M_a	0.97	1.31	1.78	1.44
Media	0.94	1.16	1.74	1.37
D.E	3.30	3.29	4.63	2.56
R_a	4.65	6.44	2.40	4.45
Media	5.56	7.16	2.47	4.76
D.E	10.81	10.85	5.31	5.15
λ	1.04	1.05	1.01	1.03
$T_{0.5}$	71.25	52.68	38.68	47.77
T_2	15.26	11.10	29.25	15.93

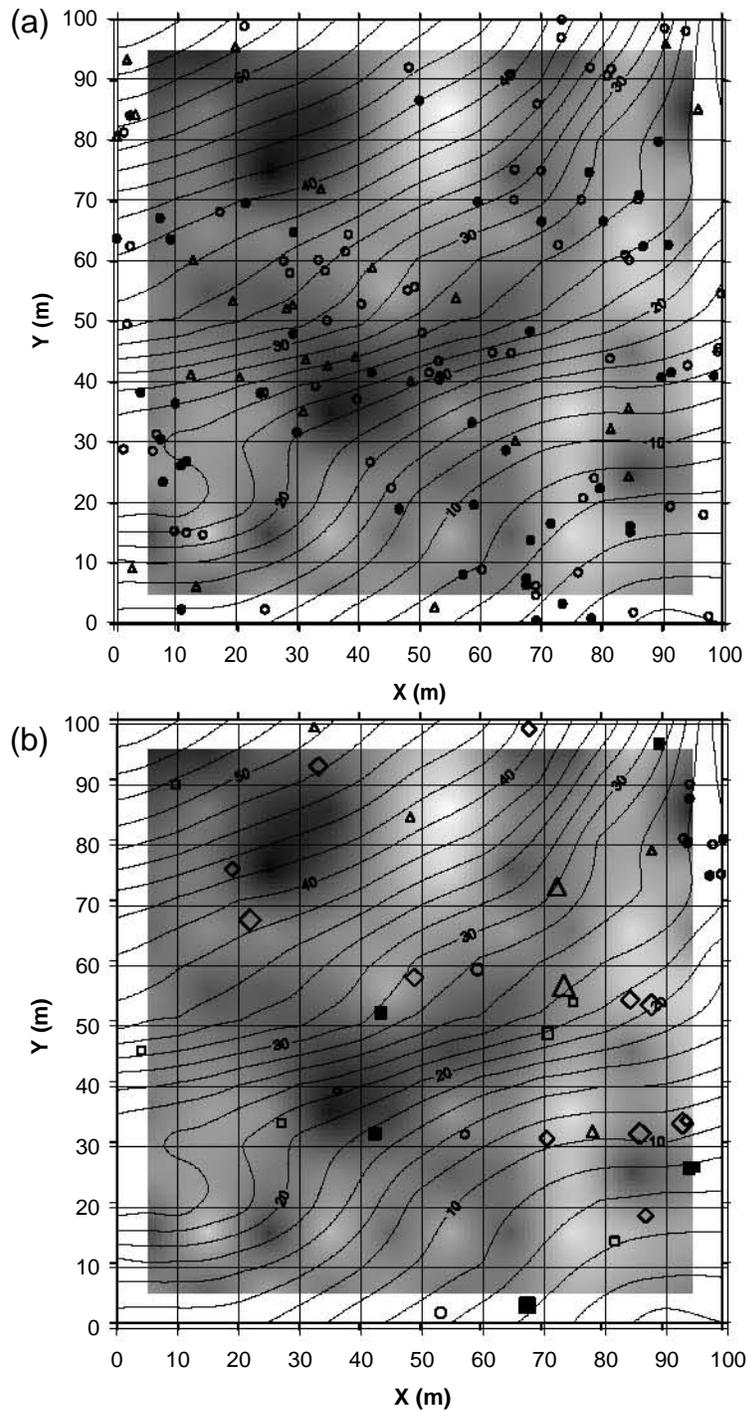


Figura 4. (a) Distribución de los individuos reclutados que se incorporaron al conjunto de árboles del dosel en 2003 (círculos sólidos), en 2004 (círculos) y en 2005 (triángulos). (b) Distribución de los individuos muertos del conjunto de árboles del dosel y de los individuos muertos de *Cornus disciflora*: 2003 (cuadro y círculo sólidos), 2004 (cuadro y círculo) y 2005 (rombo y triángulo). El tamaño del círculo indica la categoría diamétrica. Se muestran las curvas de nivel y el porcentaje de AD con el sombreado.

El mayor porcentaje de individuos reclutados en todo el periodo lo presentó *Psychotria galeottiana* con 39% (57 ind.), seguida de *Miconia* sp. nov. (18.75%, 27 ind.), *Rapanea juergensenii* (13.19%, 19 ind.) y *Vallesia aurantica* (9.72%, 14 ind.) (Tabla 4). En contraste, la mortalidad se concentró mayormente en una sola especie, *Cornus disciflora*, con 56.8% que correspondió a 25 individuos (Tabla 4). En la Tabla 5 se muestran los tipos de muerte identificados entre los árboles del dosel: los árboles secos muertos en pie representaron el mayor porcentaje para todos los periodos, y éste también fue el tipo de muerte más frecuente para *Cornus disciflora*. Estos últimos individuos en su mayoría fueron de tallas pequeñas, de 2.5 a 13 cm de DAP y de 2 a 6 m de altura, aunque la talla máxima de un individuo muerto de esta manera fue de 28.7 cm de DAP y 21 m de altura (Figura 5).

Esto reclutamiento y muerte diferencial de las especies repercutieron de manera importante sobre los valores de importancia de las especies, y en mucho menor medida, sobre la diversidad del conjunto de árboles del dosel. En el censo inicial, este conjunto de individuos incluyó 39 especies, mientras que para el último censo aumentó sólo a 40 especies. Asimismo, los índices de diversidad de especies presentaron sólo pequeñas variaciones (Tabla 6). El índice α de Fisher, aunque presentó un ligero aumento en 2004 y en 2005, se mantuvo en un valor de 8.08, mientras que el índice de Shannon disminuyó ligeramente en el mismo año. La dominancia (índice de Berger-Parker) presentó un leve aumento en 2004, el cual fue el año de mayor reclutamiento de individuos. Incluso la especie dominante por su densidad cambió de ser *Cornus disciflora* (144 ind) en 2002 a *Psychotria galeottiana* (183 ind.) en 2004 (Tabla 7).

Al inicio del estudio (2002), *Cornus disciflora* resultó ser la especie dominante entre los árboles del dosel; además, hubo 10 especies subordinadas que le siguieron en valor de importancia (VIR > 10) y 28 especies raras de baja importancia estructural (Mejía-Domínguez *et al.*, 2004). De acuerdo con los valores de importancia para todos los censos, *Cornus disciflora* fue la especie dominante durante todo el periodo de estudio, pero hacia el final de éste disminuyó su valor de importancia en 8% debido a la reducción del número de individuos (Tabla 7; Figura 6). En 2004, *Psychotria*

Tabla 4. Síntesis dinámica de las especies más importantes del conjunto de árboles del dosel para los tres periodos anuales y para periodo total de estudio, para el BMM de Teipan (Oaxaca, México). Abreviaturas de las variables igual que en la Tabla 2.

Especie	Variable	Periodo			
		2002-2003	2003-2004	2004-2005	2002-2005
<i>Cornus disciflora</i>	m_a	4	8	13	25
	r_a	1	0	0	1
	M_a	2.8	5.6	9.7	6.1
	R_a	0.7	0.0	0.0	0.2
	λ	0.98	0.94	0.90	0.94
<i>Quercus ocoteifolia</i>	m_a	0	0	0	0
	r_a	0	0	0	0
	M_a	0.0	0.0	0.0	0.0
	R_a	0.0	0.0	0.0	0.0
	λ	1.00	1.00	1.00	1.00
<i>Psychotria galeottiana</i>	m_a	0	2	2	4
	r_a	16	30	11	57
	M_a	0.0	1.3	1.1	1.0
	R_a	11.5	19.4	6.0	12.1
	λ	1.12	1.18	1.05	1.11
<i>Miconia</i> sp. nov	m_a	0	1	0	1
	r_a	10	12	5	27
	M_a	0.0	0.7	0.0	0.2
	R_a	7.3	8.2	3.2	6.2
	λ	1.07	1.07	1.03	1.06
<i>Cleyera theaeoides</i>	m_a	0	0	1	1
	r_a	0	0	0	0
	M_a	0.0	0.0	1.6	0.5
	R_a	0.0	0.0	0.0	0.0
	λ	1.00	1.00	0.98	0.99

Tabla 4. (continuación).

Especie	Variable	Periodo			
		2002-2003	2003-2004	2004-2005	2002-2005
<i>Oreopanax xalapensis</i>	m_a	4	0	0	4
	r_a	0	1	0	1
	M_a	6.1	0.0	0.0	2.1
	R_a	0.0	1.6	0.0	0.5
	λ	0.94	1.02	1.00	0.98
<i>Temstroemia tepezapote</i>	m_a	0	0	0	0
	r_a	0	0	0	0
	M_a	0.0	0.0	0.0	0.0
	R_a	0.0	0.0	0.0	0.0
	λ	1.00	1.00	1.00	1.00
<i>Chirantodendron pentadactylum</i>	m_a	0	0	1	1
	r_a	0	0	0	0
	M_a	0.0	0.0	2.8	0.9
	R_a	0.0	0.0	0.0	0.0
	λ	1.00	1.00	0.97	0.99
<i>Rapanea juergensenii</i>	m_a	0	0	0	0
	r_a	6	10	3	19
	M_a	0.0	0.0	0.0	0.0
	R_a	7.5	11.6	3.1	7.4
	λ	1.08	1.12	1.03	1.07
<i>Zinowiewia</i> sp.	m_a	1	0	0	1
	r_a	2	2	2	6
	M_a	1.5	0.0	0.0	0.5
	R_a	2.9	2.9	2.8	2.9
	λ	1.01	1.03	1.03	1.02

Tabla 5. Tipos de muerte de los árboles del dosel y de la especie con mayor porcentaje de muerte (*Cornus disciflora*) para los censos anuales y para el total. Se muestra el número de individuos y entre paréntesis el porcentaje respecto al periodo. La categoría de desaparecido se refiere a los individuos que no fueron encontrados ni hubo rastro ni evidencia de algún tipo de muerte.

Tipo de muerte	Todos				<i>Cornus disciflora</i>
	2003	2004	2005	2002-2005	2002-2005
Seco pie	7 (70.0)	10 (71.4)	16 (80.0)	33 (75.0)	24 (96.0)
tirado	1 (10.0)		1 (5.0)	2 (4.5)	
trozado			1 (5.0)	1 (2.3)	
Tirado	1 (10.0)		1 (5.0)	2 (4.5)	
Trozado		1 (7.1)			
Aplastado		2 (14.2)	1 (5.0)	2 (4.5)	
Desenraizado	1 (10.0)			1 (2.3)	
Desaparecido		1 (7.1)		1 (2.3)	1 (4.0)
Total	10	14	20	44	25

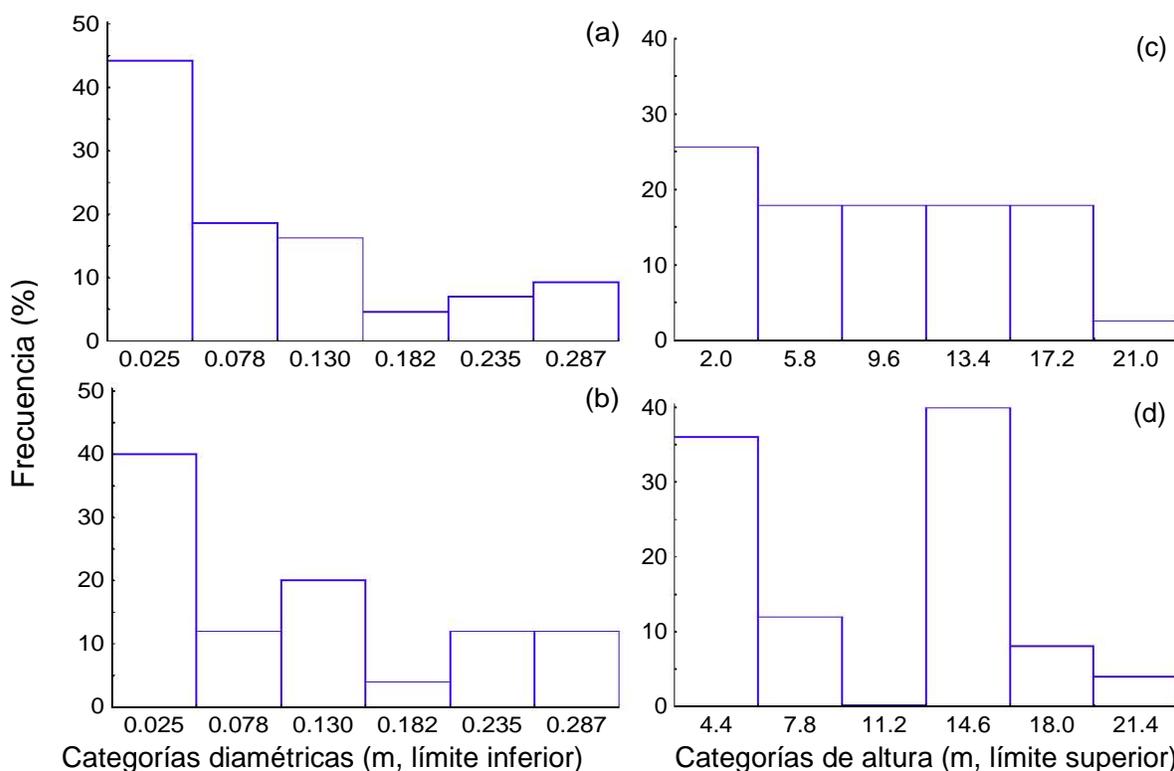


Figura 5. Tallas de los individuos muertos del conjunto de árboles del dosel. Categorías diamétricas para (a) todo el conjunto y (b) para *Cornus disciflora*, y categorías de altura para (c) todo el conjunto y (d) para *Cornus disciflora*.

Tabla 6. Número de especies e índices de diversidad de especies por hectárea de los árboles del dosel para los cuatro años. S = número de especies, α = α de Fisher, B-P = índice de Berger-Parker, H' = índice de Shannon-Wiener y E = equitatividad. Para el valor α de Fisher, en todos los casos x fue > 0.5.

Índice	Año			
	2002	2003	2004	2005
S	39	39	40	40
α	8.08	8.08	8.14	8.08
H'	3.99	3.99	3.97	3.96
H'_{max}	5.29	5.29	5.32	5.32
E	0.75	0.75	0.75	0.74
B-P	0.14	0.14	0.16	0.17

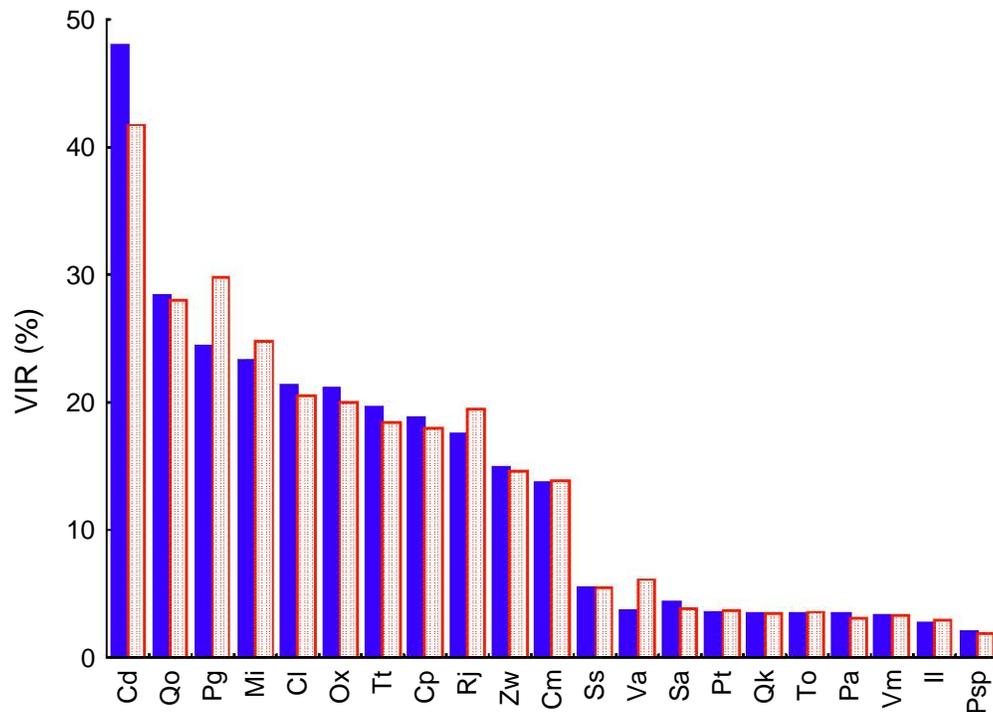


Figura 6. Valores de importancia relativa (VIR) para los árboles del dosel para 2002 (barras sólidas) y 2005 (barras rayadas).

Tabla 7. Densidad (N_a , ind. ha^{-1}), cobertura (COB_a , %), área basal (AB_a , $m^2 ha^{-1}$) y valor de importancia (VIR_a , %) de las especies más importantes del conjunto de árboles del dosel. Se muestran los valores para cada año, para el VIR entre paréntesis se muestra la posición.

Especie	Variable	Año			
		2002	2003	2004	2005
<i>Cornus disciflora</i>	N_a	145	142	134	121
	AB_a	10.6	10.5	10.3	9.9
	COB_a	106.0	105.1	103.7	100.2
	VIR_a	47.9 (1)	46.6 (1)	44.2 (1)	41.8 (1)
<i>Quercus ocoteifolia</i>	N_a	38	38	38	38
	AB_a	9.0	9.0	9.0	9.0
	COB_a	74.2	74.2	74.2	74.2
	VIR_a	28.4 (2)	28.2 (2)	27.9 (3)	28.1 (3)
<i>Psychotria galeottiana</i>	N_a	139	155	183	192
	AB_a	0.2	0.2	0.2	0.2
	COB_a	5.0	5.3	5.8	6.1
	VIR_a	24.4 (3)	25.8 (3)	28.7 (2)	29.8 (2)
<i>Miconia sp. nov</i>	N_a	137	147	158	163
	AB_a	0.2	0.3	0.3	0.3
	COB_a	11.3	11.8	12.8	13.2
	VIR_a	23.3 (4)	23.9 (4)	24.4 (4)	24.7 (4)
<i>Cleyera theaeoides</i>	N_a	63	63	63	62
	AB_a	4.1	4.1	4.1	4.1
	COB_a	44.5	44.5	44.5	44.3
	VIR_a	21.4 (5)	21.1 (5)	20.6 (5)	20.5 (5)
<i>Oreopanax xalapensis</i>	N_a	66	62	63	63
	AB_a	3.4	3.4	3.4	3.4
	COB_a	39.7	39.1	39.1	39.1
	VIR_a	21.2 (6)	20.2 (6)	19.9 (6)	19.9 (2)
<i>Ternstroemia tepezapote</i>	N_a	80	80	80	80
	AB_a	1.8	1.8	1.8	1.8
	COB_a	31.5	31.5	31.5	31.5
	VIR_a	19.5 (7)	19.1 (7)	18.5 (8)	18.4 (8)
<i>Chiratodendron pentadactylum</i>	N_a	36	36	36	35
	AB_a	5.0	5.0	5.0	4.9
	COB_a	29.6	29.6	29.6	28.6
	VIR_a	18.8 (8)	18.6 (8)	18.3 (8)	18.0 (9)
<i>Rapanea juergensenii</i>	N_a	80	86	96	99
	AB_a	0.5	0.5	0.5	0.5
	COB_a	15.1	15.3	15.6	15.7
	VIR_a	17.5 (9)	18.0 (9)	19.0 (7)	19.5 (7)
<i>Zinowiewia sp.</i>	N_a	68	69	71	73
	AB_a	1.5	1.5	1.5	1.5
	COB_a	14.2	13.9	14.0	14.0
	VIR_a	14.8 (10)	14.5 (10)	14.3 (10)	14.6 (10)

galeottiana llegó a ser la especie más abundante; esto produjo un aumento de dominancia, por lo que avanzó del tercer al segundo lugar en VIR (24.4% a 29.8%), desplazando a *Quercus ocoteifolia* (Tabla 7; Figura 6). *Miconia* sp. nov. (4° VIR), *Cleyera theaeoides* (5° VIR) y *Oreopanax xalapensis* (6° VIR) conservaron sus posiciones respecto al valor de importancia entre 2002 y 2004, aunque *Miconia* sp. nov., a diferencia de las otras dos, aumentó considerablemente su densidad (de 137 a 163 ind.). Por otro lado, *Rapanea juergensenii* (de 9° a 7° VIR), *Vallesia aurantica* (de 14° a 12° VIR) y *Viburnum membranaceum* (de 19° a 18° VIR) escalaron en posiciones de VIR al aumentar su densidad por el reclutamiento de nuevos individuos. En contraste, *Chirantodendron pentadactylum* (de 8° a 9° VIR), *Ternstroemia tepezapote* (de 7° a 8° VIR) y *Styrax argenteus* (de 13° a 14° VIR) descendieron en posiciones de valor de importancia, aunque sólo presentaron pequeños cambios en densidad (Tabla 7; Figura 6).

4.2 Plántulas

La síntesis estructural por trimestre y para el periodo total correspondiente al conjunto de plántulas se muestra en la Tabla 8. La densidad de este grupo aumentó al pasar el tiempo, de 250 plántulas en jun. 2004 a 363 en el último censo (Figura 7a). El claro aumento de la densidad a través del tiempo se debió al hecho de que el reclutamiento siempre superó a la mortalidad a lo largo de los censos trimestrales. En contraste, la cobertura tuvo su valor mínimo en feb. 2005, seguido del de nov. 2004 y del de mayo 2005, mientras que su máximo se alcanzó en ago. 2004 (Tabla 8). El número total de especies representadas en este conjunto fue de 23 al inicio y 22 para el último censo. El valor promedio del número de especies por cuadro nunca fue mayor que 2, lo que muestra que casi siempre los cuadros fueron monoespecíficos o presentaron sólo dos especies diferentes (Tabla 8). Al igual que el número de especies en la parcela, los índices de diversidad del conjunto de plántulas disminuyeron hacia el último censo (Tabla 9).

La dinámica de las plántulas en términos de las tasas y valores absolutos por periodo se resume en la Tabla 10. La tasa de reclutamiento anual rebasó el valor de

Tabla 8. Valores estructurales sintéticos y número total de especies del conjunto de plántulas especies arbóreas para cada trimestre. Número de individuos = N_p (ind), Cobertura = COB_p (%), Número de especies = S . Para cada conjunto de muestra la media para los 100 subcuadros de 1 m^2 , la desviación estándar (D.E) y el coeficiente de variación (C.V, %).

Variable	Mes				
	jun 2004	ago 2004	nov 2004	feb 2005	may 2005
N_p	250	265	301	325	363
Media	2.5	2.7	3.0	3.3	3.6
D.E	2.0	2.1	2.6	3.3	4.6
C.V	80.1	78.2	84.8	102.7	126.3
COB_p	1071.4	1089.7	1080.8	1076.0	1085.5
Media	10.7	10.9	10.8	10.8	10.9
D.E	13.7	13.7	13.1	13.8	14.4
C.V	127.4	125.6	121.7	128.0	132.8
S_p	23	23	23	22	22
Media	1.7	1.8	1.9	2.0	2.0
D.E	1.1	1.2	1.1	1.1	1.2
C.V	61.9	63.6	58.5	56.6	59.7

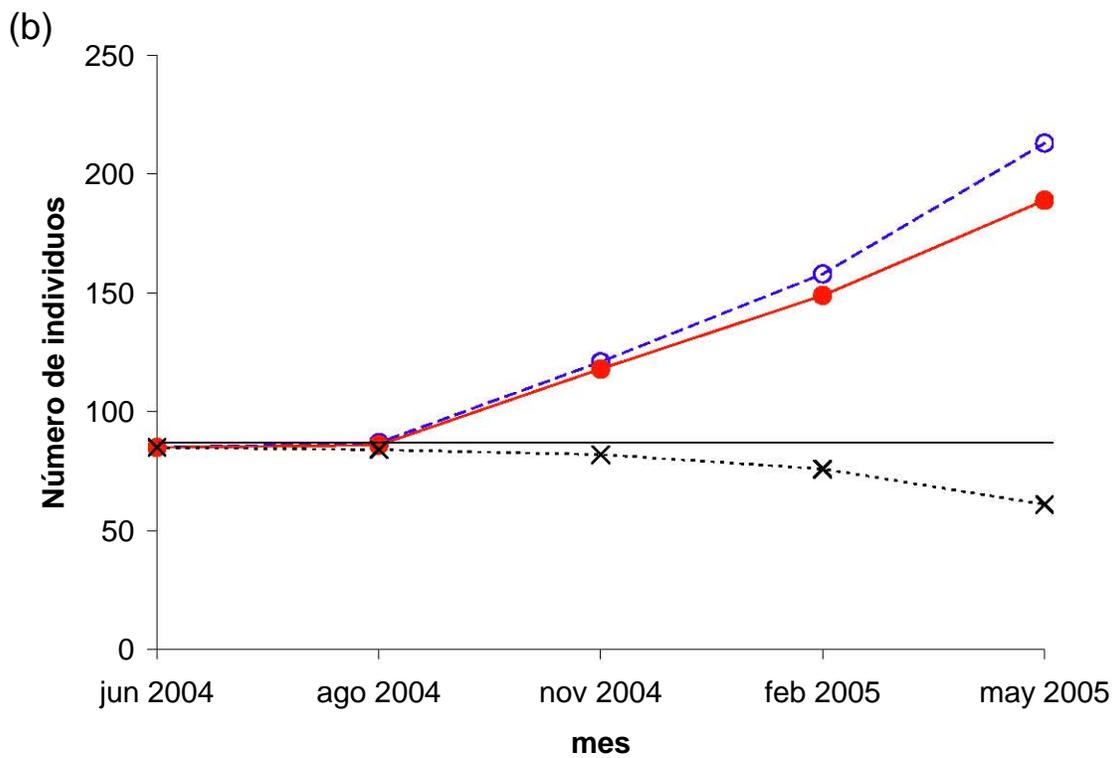
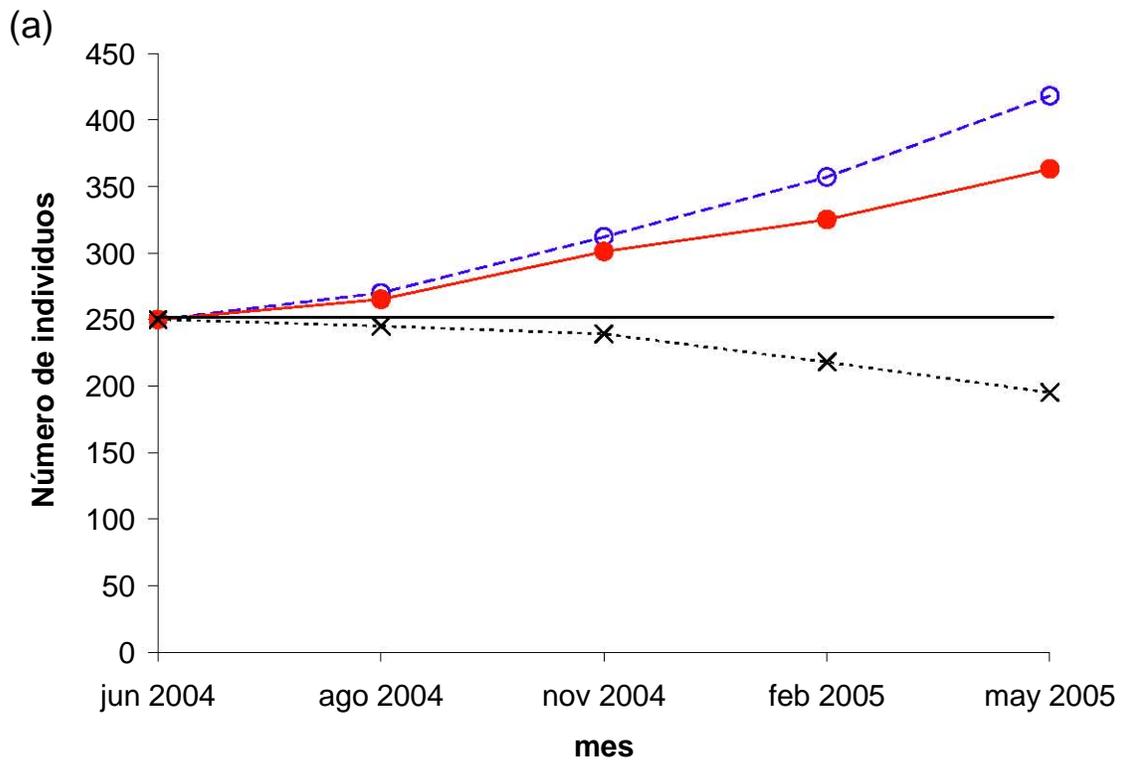


Figura 7. Valores de los censos trimestrales del número neto de plántulas (círculos sólidos), reclutamiento acumulado (círculos) y mortalidad acumulada (cruces): (a) para todo el conjunto y (b) para *Oreopanax xalapensis*.

Tabla 9. Número de especies e índices de diversidad del conjunto de plántulas ≤ 50 cm de altura para cada trimestre. S = número de especies, $\alpha = \alpha$ de Fisher, B-P = índice de Berger-Parker, H' = índice de Shannon-Wiener y E = equitatividad. Para el valor α de Fisher, en todos los casos x fue > 0.5 .

Índice	Mes				
	jun 2004	ago 2004	nov 2004	feb 2005	may 2005
S	23	23	23	22	22
α	6.17	6.09	5.80	5.36	5.17
H'	3.25	3.31	3.11	2.86	2.67
H' _{max}	4.52	4.52	4.52	4.46	4.46
E	0.72	0.73	0.69	0.64	0.60
B-P	0.03	0.03	0.03	0.03	0.02

Tabla 10. Síntesis de la dinámica del conjunto de plántulas para todos los periodos trimestrales y el anual. Para cada variable se muestra la media por cuadro ($n = 100$), la desviación estándar (D.E) y el coeficiente de variación (C.V, %). Individuos muertos = m_p (ind.), individuos reclutados = r_p (ind.), tasa de mortalidad = M_p (% ind. mes⁻¹) y tasa de reclutamiento = R_p (% ind. mes⁻¹).

Variable	Periodo				
	jun-ago 2004	ago-nov 2004	nov 2004-feb 2005	feb-may 2005	jun 2004-may 2005
m_p	5	6	21	23	55
Media	0.05	0.06	0.21	0.23	0.55
D.E	0.26	0.28	0.52	0.49	0.87
C.V	522.2	463.0	246.8	212.8	158.0
r_p	20	42	45	61	168
Media	0.20	0.42	0.45	0.61	1.68
D.E	0.45	1.17	1.26	1.89	3.99
C.V	224.7	279.4	279.6	309.9	237.6
M_p	0.67	0.76	2.38	2.42	22.00
Media	0.59	0.60	3.66	4.20	20.48
D.E	2.97	2.94	14.64	14.72	32.54
C.V	506.5	494.5	400.1	350.2	158.9
R_p	2.60	5.03	4.75	5.90	67.20
Media	2.53	3.70	2.80	3.24	55.79
D.E	6.22	9.75	6.03	7.21	103.51
C.V	246.0	263.1	215.6	222.4	185.6

60% y la mortalidad el de 20%. El reclutamiento (r , R) en todos los periodos fue mayor que la mortalidad (m , M) y presentó el valor más alto en el trimestre de feb–may 2005 y aumentos notables en el de ago–nov 2004 y el de feb–may 2005. Sin embargo, la variación entre los 100 cuadros fue muy grande, ya que los coeficientes de variación para estos periodos fueron mayores que 200%. La mortalidad aumentó en el periodo de nov 2004–feb 2005 y presentó un valor similar para el siguiente periodo (Tabla 10; Figura 8a). De igual manera, los coeficientes de variación de la tasa de mortalidad para todos los periodos fue superior a 350%, y sólo para el periodo de tres años fue menor que 200%. Asimismo, es notable que durante el periodo ago–nov 2004 el reclutamiento aumentó considerablemente y que la mortalidad mostró el mismo comportamiento en el siguiente periodo (nov 2004–feb 2005; Figura 8a). Este hecho puede ser un indicio de la relación entre la densidad y la tasa de mortalidad, es decir, al aumentar el número de individuos en el periodo anterior la tasa de mortalidad aumenta en el siguiente. Sin embargo, la tasa de mortalidad por cuadro no presentó ninguna relación significativa con la densidad observada durante el trimestre anterior en ningún caso.

A pesar de las variaciones en las tasas de recambio, el orden de dominancia (VIR) de las especies presentes se mantuvo a lo largo del año de estudio. De las 23 especies registradas en el censo inicial, sólo siete presentaron un VIR > 10% (Tabla 11). *Oreopanax xalapensis* fue la especie dominante con un VIR de 108.3%, seguida de *Psychotria galeottiana* con VIR de 47.25% y *Miconia* sp. nov. con un VIR de 29.65%. El orden de importancia dado por estos valores se mantuvo, aunque *Oreopanax xalapensis* aumentó su dominancia hacia el último censo hasta alcanzar un VIR de 131%. En contraste, los valores de importancia de *Psychotria galeottiana* y *Miconia* sp. nov. disminuyeron a 41.3% y 22.9%, respectivamente.

Estos cambios en los valores de importancia corresponden con los cambios en densidad debidos al reclutamiento y la mortalidad para cada especie, ya que sólo estas tres especies presentaron cambios importantes respecto a las tasas de recambio (Tabla 12). Por ejemplo, *Oreopanax xalapensis* tuvo una densidad inicial de 85 individuos y para mayo de 2005 aumentó hasta 189 individuos, debido al constante

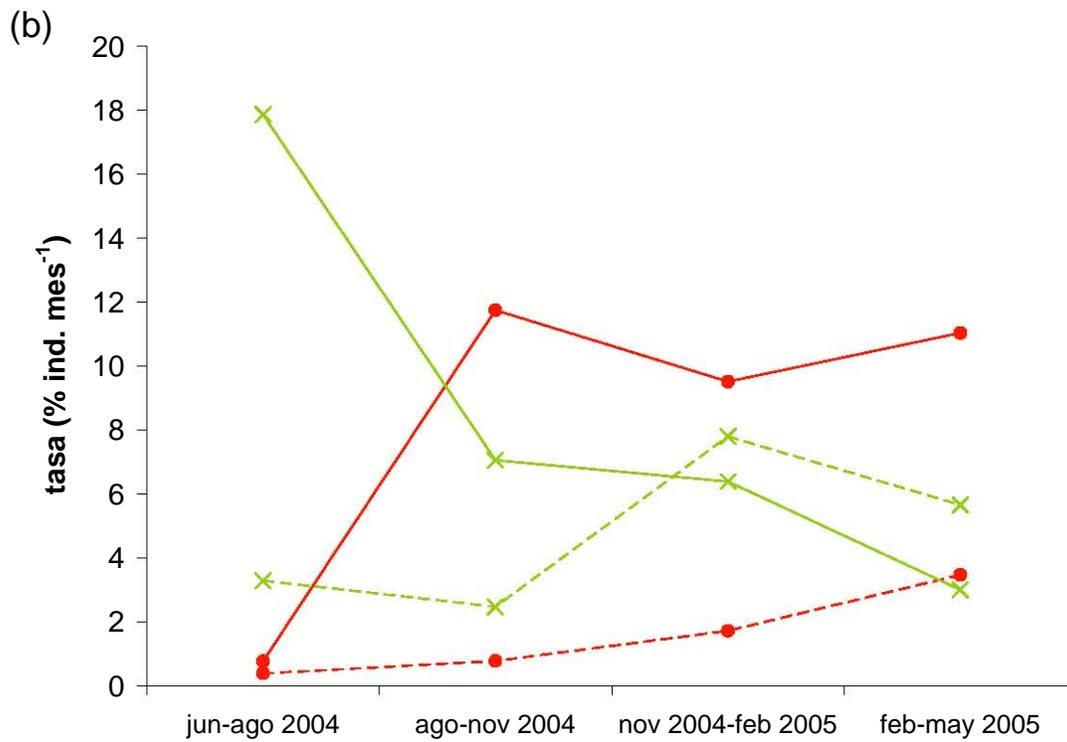
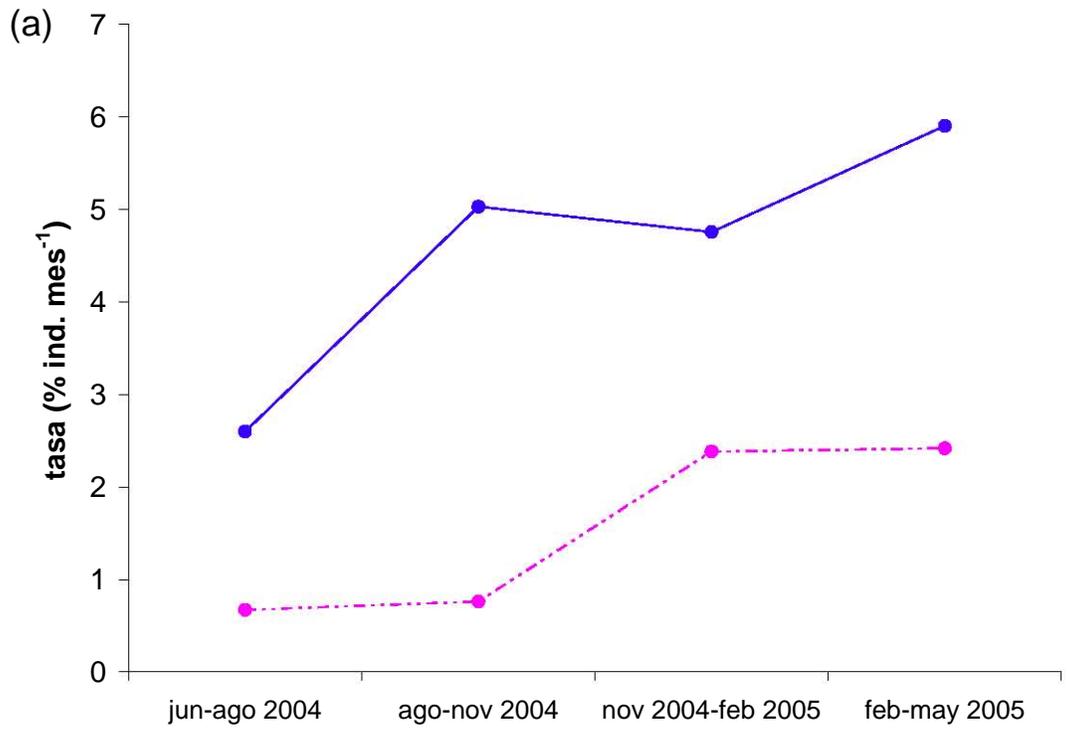


Figura 8. Variaciones temporales en las tasas de reclutamiento (línea continua) y de mortalidad (línea punteada), (a) para todo el conjunto y (b) para *Oreopanax xalapensis* (círculos) y del resto de las especies (cruces).

Tabla 11. Número de individuos (N_p), cobertura (COB_p) y valor de importancia (VIR_p) para las especies con $VIR > 10\%$ en el conjunto de plántulas. Se muestran los valores para cada censo trimestral.

Especie	Variable	Mes				
		jun 2004	ago 2004	nov 2004	feb 2005	may 2005
<i>Oreopanax xalapensis</i>	N_p	85	86	118	149	189
	COB_p	512.82	515.27	511.99	526.87	543.51
	VIR_p	108.30	105.97	115.65	124.56	131.84
<i>Psychotria galeottiana</i>	N_p	49	53	56	55	53
	COB_p	93.00	96.01	98.27	80.53	80.72
	VIR_p	47.25	47.39	46.57	43.89	41.34
<i>Miconia</i> sp. nov.	N_p	28	28	27	27	26
	COB_p	99.18	98.79	92.18	92.18	90.21
	VIR_p	29.65	27.83	24.64	24.05	22.90
<i>Parathesis</i> sp.	N_p	8	9	9	9	9
	COB_p	86.78	87.34	87.34	87.34	87.34
	VIR_p	15.90	15.78	15.15	14.99	14.49
<i>Vallesia aurantiaca</i>	N_p	11	11	11	12	12
	COB_p	38.36	38.36	38.36	38.42	38.42
	VIR_p	14.30	13.68	12.82	12.90	12.29
<i>Viburnum membranaceum</i>	N_p	9	10	10	9	9
	COB_p	54.14	54.30	54.30	54.14	54.14
	VIR_p	13.25	13.67	12.94	11.90	11.43
<i>Rapanea juergensenii</i>	N_p	7	8	9	9	9
	COB_p	34.72	39.44	39.94	39.94	39.94
	VIR_p	10.64	11.56	11.79	11.61	11.11

Tabla 12. Dinámica de muerte y reclutamiento para las siete especies más importantes de plántulas para cada censo trimestral y para el periodo anual. Individuos muertos = m_p (ind.), individuos reclutados = r_p (ind.), tasa de mortalidad = M_p (% ind. mes^{-1}) y tasa de reclutamiento = R_p (% ind. mes^{-1}).

Especie	Variable	Periodo				
		jun-ago 2004	ago-nov 2004	nov 2004-feb 2005	feb-may 2005	jun 2004-may 2005
<i>Oreopanax xalapensis</i>	m_p	1	2	6	15	24
	r_p	2	34	37	55	128
	M_p	0.39	0.78	1.72	3.48	28.24
	R_p	0.78	11.74	9.52	11.04	150.59
<i>Psychotria galeottiana</i>	m_p	3	2	7	5	17
	r_p	7	5	6	3	21
	M_p	2.08	1.27	4.35	3.13	34.69
	R_p	4.55	3.05	3.45	1.79	42.86
<i>Miconia</i> sp. nov.	m_p	1	1	0	2	4
	r_p	1	0	0	1	2
	M_p	1.2	1.20	0.00	2.53	14.29
	R_p	1.2	0.00	0.00	1.22	7.14
<i>Parathesis</i> sp.	m_p	0	0	0	0	0
	r_p	1	0	0	0	1
	M_p	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	R_p	4.00	0.00	2.94	0.00	12.50
<i>Vallesia aurantiaca</i>	m_p	0	0	0	0	0
	r_p	0	0	1	0	1
	M_p	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	R_p	0.00	0.00	0.00	0.00	9.09
<i>Viburnum membranaceum</i>	m_p	0	0	1	0	1
	r_p	1	0	0	0	1
	M_p	0.00	0.00	3.45	0.00	11.11
	R_p	3.57	0.00	0.00	0.00	11.11
<i>Rapanea juergensenii</i>	m_p	0	0	0	0	0
	r_p	1	1	0	0	2
	M_p	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	R_p	4.55	4.00	0.00	0.00	28.57

y alto reclutamiento de individuos de esta especie a lo largo del año (Figura 7b; Tabla 12). En el periodo total de estudio se reclutaron 128 individuos de esta especie, lo que corresponde a una tasa de 150.6% anual, mientras que sólo murieron 24. *Psychotria galeottiana*, especie que le siguió en abundancia con 49 individuos al inicio y 53 al final del censo, tuvo una tasa de reclutamiento apenas superior a la mortalidad (42.9% y 34.7% al año, respectivamente). Con respecto a *Miconia* sp. nov., cuya densidad sólo disminuyó en dos unidades para el último censo (de 28 a 26 individuos), sólo se reclutaron cuatro plántulas y murieron dos.

Los cambios en la tasa de reclutamiento de individuos de *Oreopanax xalapensis* parecen tener una relación respecto al reclutamiento conjunto del resto de las especies. En la Figura 8b se observa que en el primer periodo el reclutamiento del resto de las especies fue superior a la incorporación de individuos de *Oreopanax xalapensis*. En contraste, para el periodo ago–nov 2004, cuando el reclutamiento de la especie dominante aumentó, la incorporación de individuos del resto de las especies disminuyó dramáticamente, aunque la mortalidad también disminuyó un poco. Este comportamiento se repite para el último periodo (feb–mayo 2005). En el periodo nov 2004–feb 2005, que parece haber sido el más limitante para las plántulas, la tasa de reclutamiento de todas las especies disminuyó y la mortalidad aumentó notablemente. Esta aparente exclusión temporal entre esta especie y las otras no se reflejó a manera de un patrón espacial, como lo indican los resultados en los análisis de asociación entre las especies de plántulas más abundantes: las asociaciones entre *Oreopanax xalapensis* – *Miconia* sp. nov. ($\chi^2 = 0.00$; $V = 0.00$), *Oreopanax xalapensis* – *Psychotria galeottiana* ($\chi^2 = 1.99$; $V = -0.14$) y *Miconia* sp. nov. – *Psychotria galeottiana* ($\chi^2 = 0.07$; $V = 0.03$) no fueron significativas.

El crecimiento en altura de las plántulas de *Oreopanax xalapensis*, *Psychotria galeottiana* y *Miconia* sp. nov., las especies más abundantes, tuvo un comportamiento similar al del reclutamiento de plántulas registrado en la parcela a lo largo de todo el periodo de estudio (Figura 9). Las TRC de estas especies, como su reclutamiento, fueron mayores en el periodo ago–nov 2004, seguido de una drástica disminución en el trimestre nov 2004–feb 2005, y un aumento durante el último periodo.

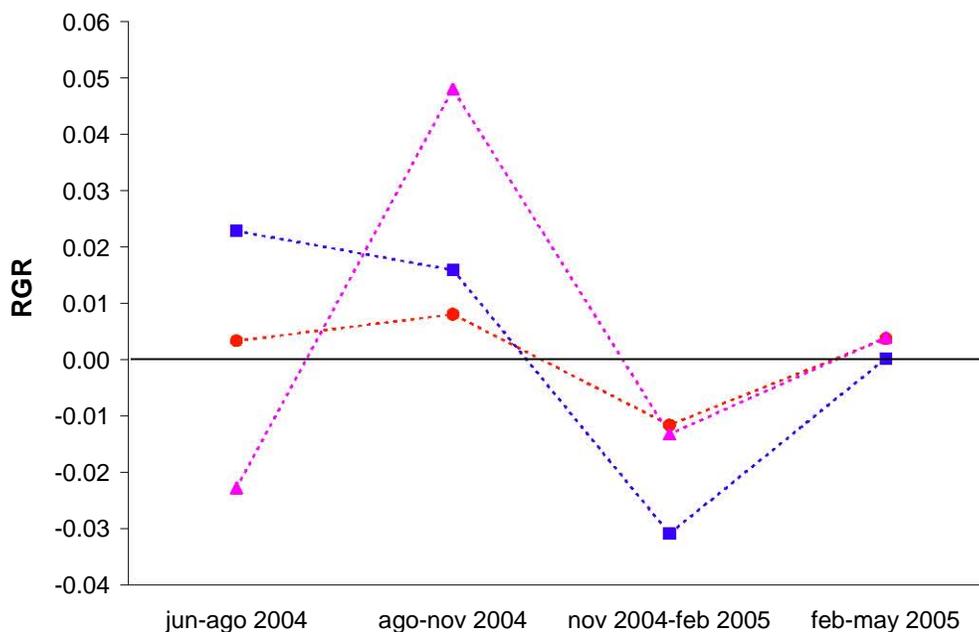


Figura 9. Tasa relativa de crecimiento basada en la altura (RGR; cm/cm/mes) para cada trimestre de las plántulas de *Oreopanax xalapensis* (círculos), *Psychotria galeottiana* (cuadros) y *Miconia* sp. nov. (triángulos).

4.3 Dinámica por especie

La Tabla 13 y la Figura 10 muestran las tasas de recambio de las especies y los cambios en las posiciones respecto a los valores de importancia para ambos conjuntos (*i.e.* árboles del dosel y plántulas). Esta síntesis dinámica revela patrones importantes para las especies más abundantes, relacionados con su estructura poblacional de acuerdo con el DAP y su altura (Figura 11). Es notable que no se haya observado reclutamiento de individuos juveniles ni de plántulas de *Cornus disciflora*, la especie dominante entre los árboles del dosel. Además, el mayor número de individuos muertos en este conjunto pertenecieron a esta especie. Los individuos de esta especie tuvieron diámetros desde de 2.5 hasta 59 cm y alturas de 2.5 a 26 m; su estructura poblacional al inicio presentó una distribución muy parecida a la normal, pero ésta se modificó notablemente hacia el año 2005. En este último censo disminuyó la frecuencia de la mayoría de las clases diamétricas, por lo que la distribución de frecuencias se desplazó hacia la derecha. Por su parte, *Quercus*

Tabla 13. Síntesis de la dinámica para todas las especies. Para los árboles del dosel se muestran los valores para el periodo 2002–2005 y para el conjunto de plántulas la síntesis anual (2004-2005). También se muestran las abreviaturas para las especies y su posición respecto al valor de importancia al inicio y al final del censo para cada conjunto (VIR_a = árboles del dosel; VIR_p = plántulas).

Especie	Posición	m _a	r _a	M _a	R _a	m _p	r _p	M _p	R _p		
										VIR _a	VIR _p
<i>Cornus disciflora</i>	Cd	1,1	22,21	25	1	6.1	0.2	0	0	0.0	0.0
<i>Psychotria galeottiana</i>	Pg	3,2	2,2	4	57	1.0	12.1	17	21	34.7	42.9
<i>Miconia</i> sp. nov	Mi	4,4	3,3	1	27	0.2	6.2	4	2	14.3	7.1
<i>Oreopanax xalapensis</i>	Ox	6,6	1,1	4	1	2.1	0.5	24	128	28.2	150.6
<i>Rapanea juergensenii</i>	Rj	9,7	6,6	0	19	0.0	7.4	0	2	0.0	28.6
<i>Zinowiewia</i> sp.	Zw	10,10	20,23	1	6	0.5	2.9	0	1	0.0	50.0
<i>Clethra mexicana</i>	Cm	11,11		0	3	0.0	3.1				
<i>Saurauia scabrida</i>	Ss	12,13	10,14	2	5	2.7	6.3	1	0	16.7	0.0
<i>Styrax argenteus</i>	Sa	13,14	13,13	1	0	2.1	0.0	0	1	0.0	33.3
<i>Vallesia aurantiaca</i>	Va	14,12	7,7	0	14	0.0	23.3	0	1	0.0	9.1
<i>Turpinia occidentalis</i>	To	16,16	15,16	0	2	0.0	4.9	1	0	25.0	0.0
<i>Persea americana</i>	Pa	17,19	8,12	1	0	3.1	0.0	1	0	16.7	0.0
<i>Viburnum membranaceum</i>	Vm	19,18	5,5	0	1	0.0	2.2	1	1	11.1	11.1
<i>Ilex</i> sp.	Il	20,20		0	2	0.0	7.7				
<i>Quercus sapotifolia</i>	Qs	24,26		1	0	20.6	0.0				
<i>Solandra gutatta</i>	Sg	25,31		2	0	20.6	0.0				
<i>Parathesis</i> sp.	Psp	21,22	4,4	0	0	0.0	0.0	0	1	0.0	12.5
<i>Oreopanax langlassei</i>	OI	27,25	12,11	0	1	0.0	7.7	0	2	0.0	50.0
<i>Sapium</i> sp.	Sm	28,24	23,22	0	3	0.0	26.0	0	0	0.0	0.0
<i>Berberis moranensis</i>	Bm	38,32		0	1	0.0	26.0				
<i>Quercus ocoteifolia</i>	Qo	2,3	9,8	0	0	0.0	0.0	1	3	14.3	42.9
<i>Cleyera theaeoides</i>	Cl	5,5	19,20	1	0	0.5	0.0	0	0	0.0	0.0
<i>Temstroemia tepezapote</i>	Tt	7,8	21,19	0	0	0.0	0.0	2	0	100.0	0.0
<i>Chiratodendron pentadactylum</i>	Cp	8,9		1	0	0.9	0.0				
<i>Pinus teocote</i>	Pt	15,15		0	0	0.0	0.0				
<i>Quercus skinneri</i>	Qk	18,17		0	0	0.0	0.0				
<i>Pinus chiapensis</i>	Pc	22,21		0	0	0.0	0.0				
<i>Quercus candicans</i>	Qc	23,23		0	0	0.0	0.0				
<i>Quercus affinis</i>	Qa	26,27		0	0	0.0	0.0				
<i>Arbutus xalapensis</i>	Ax	29,28		0	0	0.0	0.0				
<i>Meliosma dentata</i>	Md	30,29		0	0	0.0	0.0				
<i>Quercus uxoris</i>	Qu	31,30	16,17	0	0	0.0	0.0	1	0	33.3	0.0
<i>Myrcianthes fragrans</i>	Mf	32,33	14,10	0	0	0.0	0.0	1	4	25.0	100.0
<i>Quercus glabrescens</i>	Qg	33,34		0	0	0.0	0.0				
<i>Saurauia</i> sp.	Ssp	34,35		0	0	0.0	0.0				
<i>Prunus serotina</i> var. Capulii	Ps	35,36	11,9	0	0	0.0	0.0	0	1	0.0	20.0
<i>Fuchsia arborescens</i>	Fa	36,37	17,15	0	0	0.0	0.0	0	0	0.0	0.0
<i>Trichilia havanensis</i>	Th	37,38		0	0	0.0	0.0				
<i>Prunus brachybotria</i>	Pb	38,32		0	0	0.0	0.0				
Asteraceae	Cmp	40,39		0	1	0.0	0.0				
<i>Roldana</i> sp.	Rd	41,41	18,18					1	0	50.0	0.0

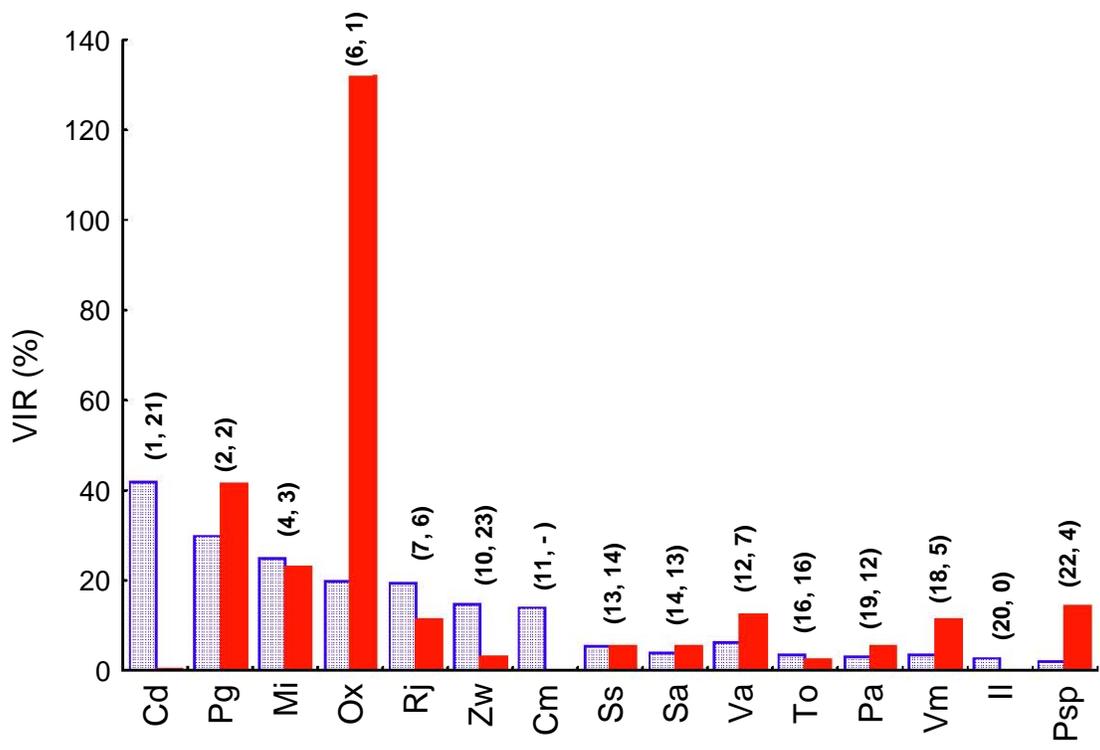


Figura 10. Valores de importancia relativa (VIR) para las especies con participación en la dinámica del conjunto total de individuos. Para los árboles del dosel se muestran los valores de 2005 (barras tachadas) y para el conjunto de plántulas, hasta junio de 2004 (barras sólidas). Entre paréntesis se muestra el lugar de cada especie respecto a su VIR para el conjunto de árboles y plántulas respectivamente.

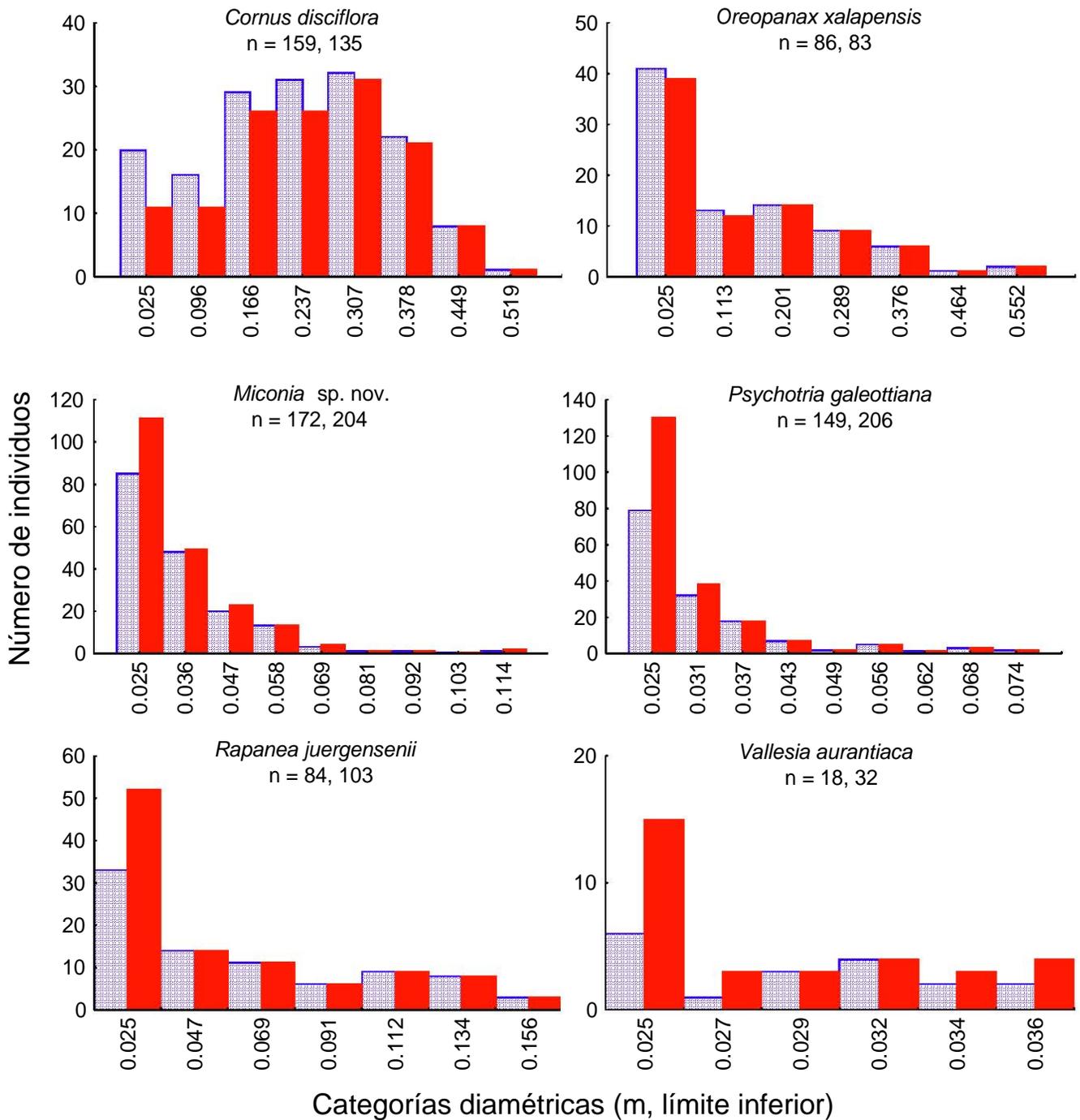


Figura 11. Estructura poblacional (diamétrica) de las especies con más de 30 individuos en la parcela en 2002 (barras grises) y 2005 (barras sólidas). Se muestra el número de individuos para los mismos cada especie en cada periodo.

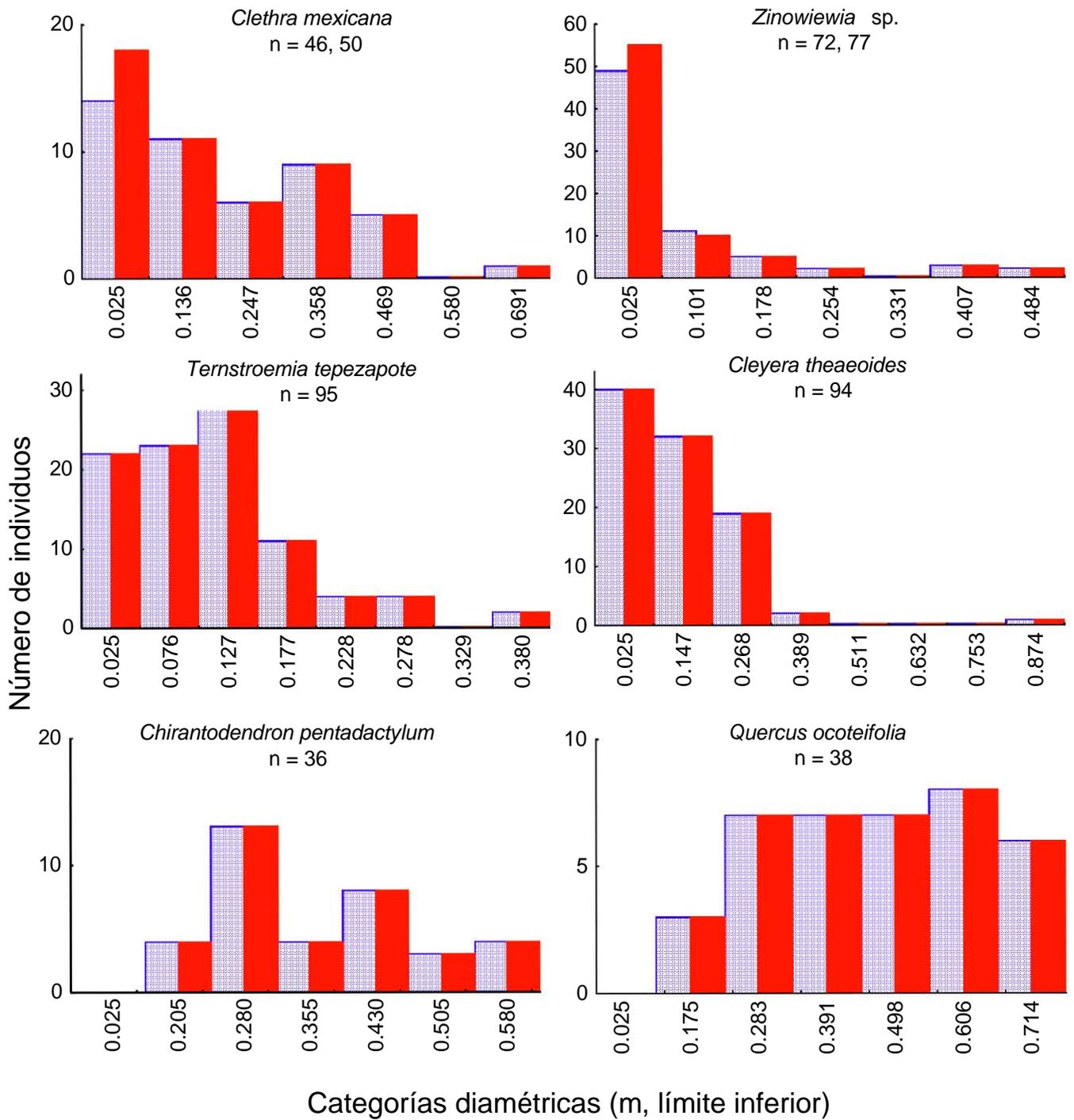


Figura 11. (continuación).

ocoteifolia, segunda especie en importancia en el conjunto de árboles del dosel, presentó la misma estructura poblacional que *Cornus disciflora*, claramente sesgada a la derecha, con diámetros de 17.5 a 82 cm y alturas de 15 a 32 m. Esta población se caracterizó también por la ausencia de individuos en las clases pequeñas; no se incorporó ningún juvenil y sólo se reclutó una plántula. Una dinámica y estructura equivalentes fueron observadas para *Chirantodendron pentadactylum*, especie que también estuvo representada sólo por individuos de tallas grandes (20.5 - 65.5 cm de DAP y 10 - 26 m de altura). Aunque esta especie tampoco mostró ningún cambio sustancial en su estructura poblacional durante el periodo de estudio, su distribución fue más parecida a la normal.

Clethra mexicana y *Cleyera theaeoides* compartieron características de estructura poblacional y de dinámica de mortalidad/reclutamiento. Ambas tuvieron individuos de la categoría más pequeña de DAP (2.5 cm) y hasta de más de 80 cm y alturas superiores a 20 m. Asimismo, aunque mostraron una estructura poblacional con forma de "J" invertida, se registró poca incorporación de juveniles y no se registraron plántulas pertenecientes a estas especies. *Ternstroemia tepezapote* presentó una dinámica y una estructura similar a estas últimas especies, pero sus individuos tuvieron tallas más pequeñas, ya que su diámetro y altura máximos fueron de 43 cm y 22 m, respectivamente. *Zinowiewia* sp. tuvo individuos con tallas similares (diámetros de 2.5 cm a 56 cm y alturas de 2.5 a 22 m); sin embargo, esta especie presentó una distribución de "J" invertida con una densidad alta de individuos de tallas pequeñas, aunque se incorporaron pocos juveniles y plántulas de esta especie. En contraste, se registró una incorporación abundante de individuos de *Rapanea juergensenii* a la primer categoría diamétrica, así como algunas plántulas, lo que es consistente con la estructura poblacional de "J" invertida observada también en esta especie. *Oreopanax xalapensis*, aunque mostró también la forma de "J" invertida de su estructura poblacional debido a la presencia de juveniles, no registró reclutamiento de éstos e incluso algunos juveniles murieron. Sin embargo, para mayo de 2005 más de 50% del conjunto de plántulas ya pertenecían a esta especie, la cual ya había alcanzado la tasa más alta de reclutamiento para este conjunto.

Las especies dominantes del sotobosque, *Psychotria galeottiana* y *Miconia* sp. nov., también presentaron la mayor densidad de individuos en la categoría más pequeña de DAP (2.5–3.6 cm) y mantuvieron la forma de “J” invertida de su estructura poblacional al presentar los porcentajes más altos de individuos juveniles reclutados. Además, obtuvieron los lugares más altos (segundo y tercero) por número plántulas y por las tasas de reclutamiento de las mismas. Respecto a su talla, estas especies pueden ser consideradas como árboles pequeños, ya que nunca rebasaron la altura de 8 m y el diámetro máximo fue de 12.5 cm para un individuo de *Miconia* sp. nov. *Vallesia aurantiaca* presentó tallas similares a las de estas últimas especies (2.5 a 3.8 cm de diámetro y 3.8 a 6 m de altura), y para el último censo dobló el número de individuos juveniles, lo que determinó que su estructura poblacional adquiriera una forma de “J” invertida. Aunque sólo presento 30 individuos en el conjunto de individuos adultos, ésta también es una especie característica del sotobosque.

Las especies restantes no fueron caracterizadas en cuanto a su estructura poblacional debido a su baja densidad. Sin embargo, también mostraron características interesantes y algunas semejanzas con las especies antes descritas. Por ejemplo, *Saurauia scabrida* (con casi 30 individuos) tuvo tallas parecidas a las especies típicas del sotobosque, con diámetros de 2.5 a 14.5 cm y alturas de 3 a 12 m, aunque no tuvo una contribución notable en la dinámica de ninguno de los conjuntos. *Parathesis* sp., con sólo ocho individuos adultos y nueve plántulas, también se encontró dentro de los intervalos de tallas de las especies del sotobosque. *Turpinia occidentalis* y *Styrax argenteus*, con 15 individuos adultos cada una, mostraron semejanzas con *Ternstroemia tepezapote* en cuanto a su talla y su poca participación en la dinámica de reclutamiento/mortalidad.

4.4 Relaciones entre árboles del dosel y la comunidad de plántulas

Para el conjunto de árboles del dosel, se registraron 40 especies, de las cuales sólo 22 se encontraron también en el conjunto de plántulas. Una sola especie fue exclusiva de este último. A pesar de que ambos conjuntos compartieron pocas especies por cuadro, los índices de similitud calculados entre el conjunto total de árboles del dosel y

el conjunto total de plántulas (Jaccard = 0.53; Sørensen = 0.69) revelan una semejanza relativamente alta entre ellos. En contraste, estos mismos índices calculados para los 100 cuadros entre ambos conjuntos presentaron una media de 0.1 y 0.2, respectivamente (intervalo para ambos: 0.0 – 0.4). Este hecho está relacionado con el bajo número observado de especies de plántulas por cuadro, que generalmente fue de una o dos especies.

Las relaciones espaciales entre plántulas y árboles del dosel de la misma especie, evaluadas mediante el índice de asociación, sólo se examinaron para las especies más abundantes de plántulas: *Miconia* sp. nov., *Psychotria galeottiana* y *Oreopanax xalapensis*. Esta última especie fue la única que presentó una asociación significativa con signo negativo ($\chi^2 = 6.17$; $V = -0.25$; $P < 0.05$) entre los individuos de ambos conjuntos; la distribución espacial de sus adultos y plántulas en la parcela se muestra en la Figura 12. Las plántulas de esta especie se localizaron casi en toda la parcela, pero la mayor densidad se observó en la esquina noreste, donde los individuos adultos estuvieron ausentes; por el contrario, éstos se concentraron en la porción cercana a la esquina sureste.

La estructura de la comunidad de plántulas (cobertura, densidad y altura promedio) no tuvo relación con las variables estructurales del conjunto de los adultos. En cambio, la tasa de reclutamiento promedio por cuadro de 1 m² estuvo relacionada de manera inversa con la densidad de individuos adultos en los respectivos cuadros de 10 m² ($R = -0.2$; $P < 0.05$).

4.5 Ambiente lumínico

La Tabla 14 muestra los valores trimestrales del porcentaje de apertura del dosel y de los factores de sitio directo e indirecto, incluyendo una medición que se realizó en noviembre de 2003. Las diferencias en el porcentaje de AD entre las medias por trimestre no fueron superiores a 1% y el coeficiente de variación más alto fue de 10.8% para noviembre de 2003. El valor más bajo fue registrado en junio de 2004, seguido de los de agosto de 2004, mayo de 2005 y febrero de 2005, mientras que el valor más alto fue el de noviembre de 2004. Aunque las diferencias entre los valores

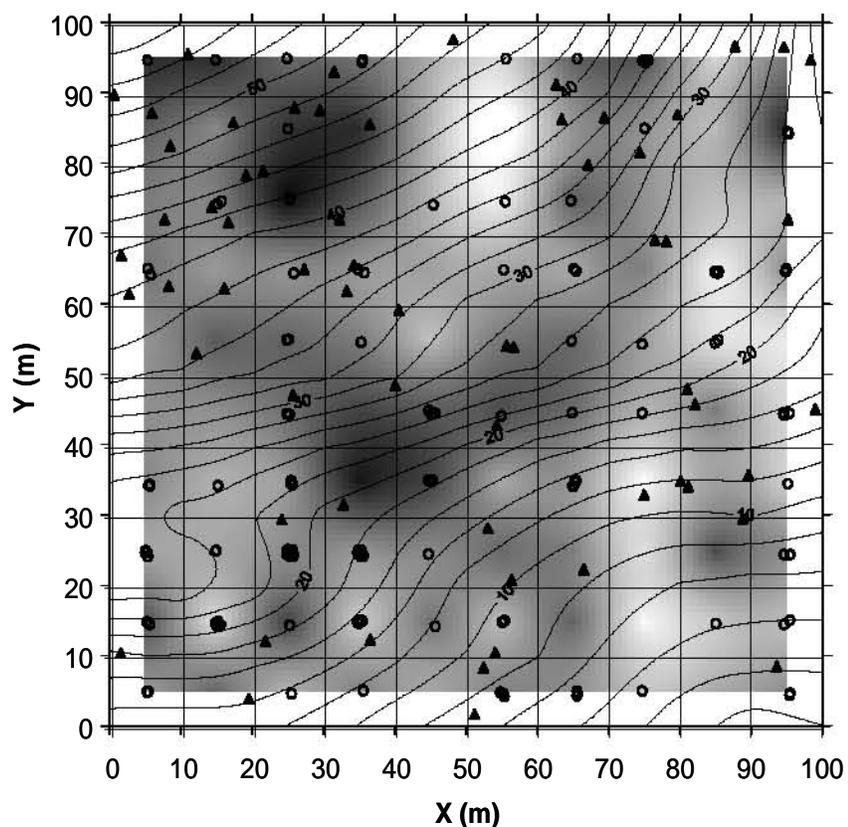


Figura 12. Distribución de *Oreopanax xalapensis* en la parcela. Se muestran las plántulas (círculos) y los árboles del dosel (triángulos).

Tabla 14. Variables lumínicas para cada censo trimestral registradas en el sotobosque (1 m por arriba del suelo) en el BMM de Teipan. Se muestra la media de los 100 cuadros, la desviación estandar (D.E) y el coeficiente de variación (C.V, %). AD = apertura del dosel, FDS = factor directo de sitio y FIS = factor indirecto de sitio, todos en porcentajes (%).

Variable		nov 2003	jun 2004	ago 2004	nov 2004	feb 2005	may 2005	jun 2004-may 2005
AD	Media	9.93	9.25	9.33	10.12	9.79	9.57	9.61
	D.E	1.07	0.92	0.84	0.68	0.92	0.73	0.56
	C.V	10.82	9.92	8.99	6.71	9.36	7.64	5.81
FDS	Media	9.17	15.34	13.88	8.26	10.72	14.63	12.57
	D.E	5.41	6.79	5.93	3.57	5.25	6.47	3.21
	C.V	58.98	44.26	42.68	43.18	48.99	44.21	25.57
FIS	Media	11.64	11.71	11.92	12.02	13.16	12.27	12.22
	D.E	1.73	1.51	1.60	1.36	1.78	1.57	1.20
	C.V	14.85	12.86	13.45	11.36	13.52	12.78	9.80

promedio no fueron muy grandes, las distribuciones de frecuencias del porcentaje de AD para cada censo trimestral mostraron diferencias importantes (Figura 13). El histograma de noviembre de 2004 presentó una distribución sesgada hacia las categorías de luminosidad más altas, con un mayor porcentaje de valores en la categoría de 9.66% a 10.56%. Esta distribución difirió estadísticamente de la de junio de 2004 ($\chi^2 = 36.9$; g.l = 2; $P < 0.05$), de la de agosto 2004 ($\chi^2 = 36.9$; g.l = 2; $P < 0.05$) y de la de mayo de 2005 ($\chi^2 = 18.0$; g.l = 2; $P < 0.05$), todas con la máxima frecuencia en la categoría de 8.75% a 9.65%. Asimismo, las distribuciones de frecuencia de AD de junio y agosto de 2004 (los valores promedio más bajos) también difirieron de las de febrero de 2005 (ambos con $\chi^2 = 16.82$; g.l = 2; $P < 0.05$).

El mayor porcentaje del FDS fue 15.34% y se registró en junio de 2004. En este mes también se obtuvo el valor más bajo de FIS. El valor más alto para el FIS fue el de febrero de 2005 (13.16%), mientras que el FDS más pequeño fue el de noviembre de 2004, con sólo 8.26%. El FDS tuvo un coeficiente de variación en todos los casos de alrededor de 50%, mientras que el FIS nunca rebasó 17%.

El promedio de la distribución de frecuencias del porcentaje de AD por periodo, calculado como el promedio entre trimestres consecutivos, se muestra en la figura 14. En ésta se observa que las condiciones promedio por periodo muestran histogramas más parecidos, sobre todo porque los tres últimos periodos coinciden en cuanto a la categoría de máxima frecuencia (9.65% a 10.22%). Las distribuciones de frecuencias de estos tres periodos no difirieron estadísticamente entre sí, pero todas fueron diferentes del periodo de jun–ago 2004 ($\chi^2 = 18.0$; 38.8 y 16.8, respectivamente; gl = 5; $P < 0.05$). Este primer periodo presentó el valor promedio más bajo de apertura del dosel, mientras que el valor más alto fue para el periodo de nov 2004–feb 2005, sólo por una diferencia de 0.66% (Tabla 15). Los FDS obtuvieron sus valores máximos en los periodos de jun–agosto 2004 y feb–may 2005, con 14.61% y 12.72%, respectivamente. Los valores mínimos correspondieron a nov 2004–feb 2005, con 9.49% para el FDS, y a jun–ago 2004 con 11.82% para el FIS. El coeficiente de variación fue mayor para el FDS, con valores de alrededor de 35% para todos los periodos, mientras que para el FIS en general nunca rebasó 12%.

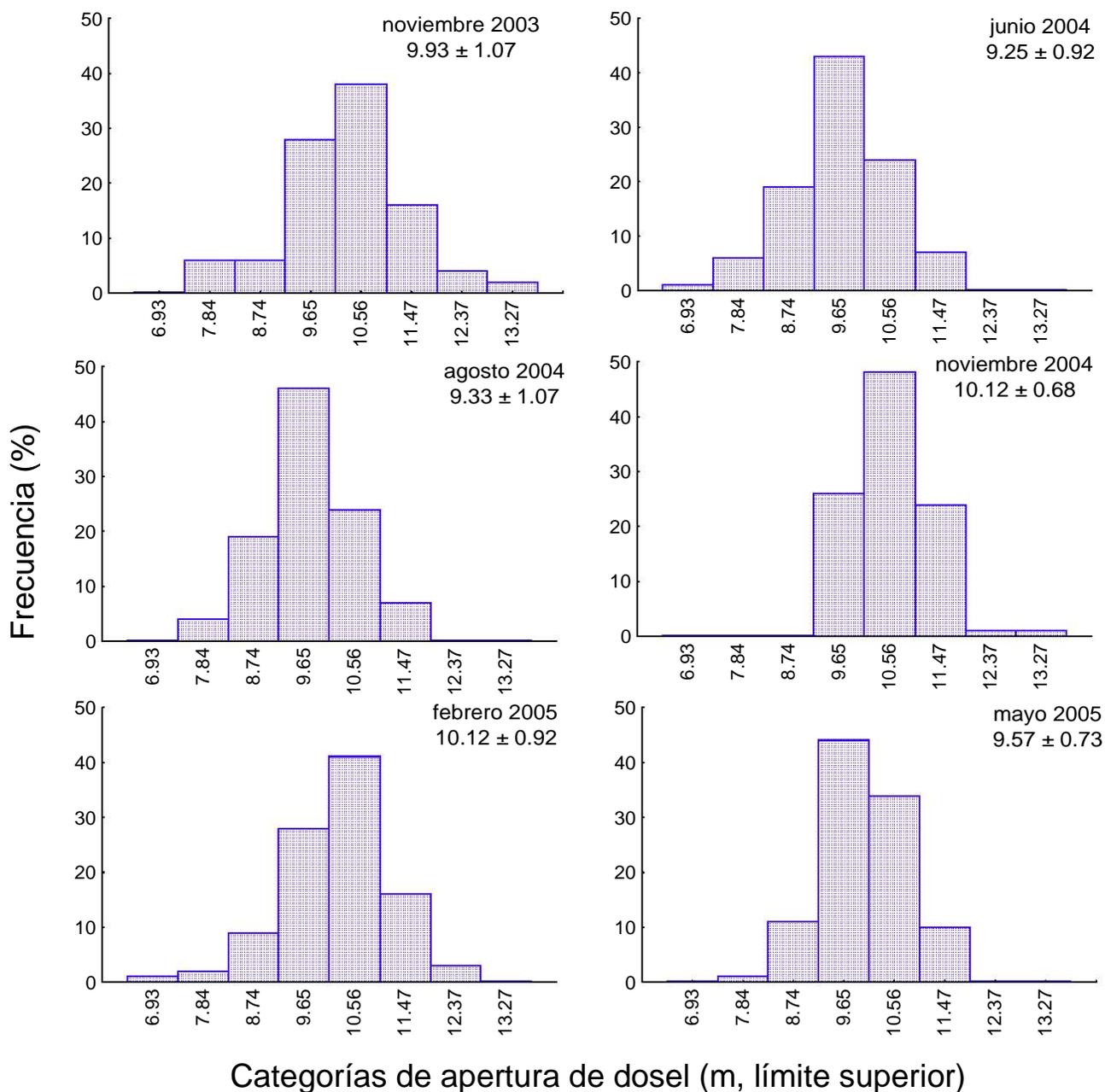
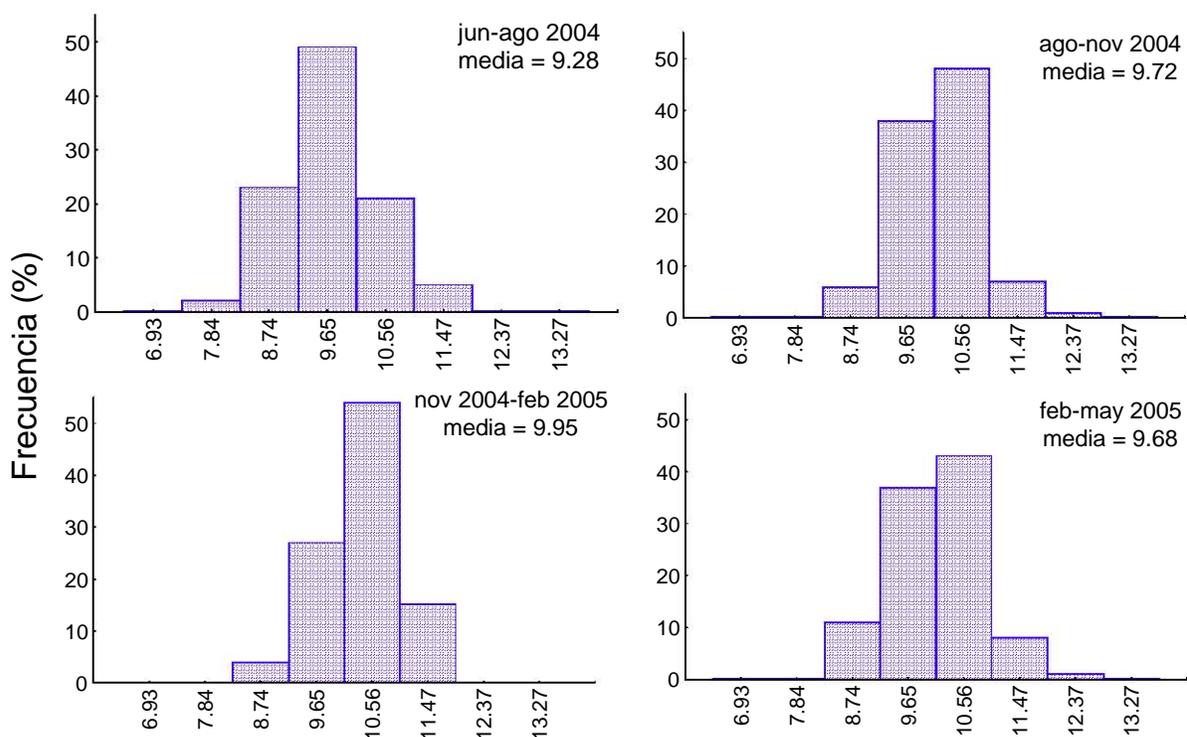


Figura 13. Distribución de frecuencias del porcentaje de apertura del dosel para todos los censos trimestrales. Arriba de cada gráfica se muestran la media para los 100 cuadros y la desviación estándar.



Categorías de apertura de dosel (m, límite superior)

Figura 14. Distribución de frecuencias del porcentaje de apertura del dosel para todos los periodos (promedio entre el censo trimestral anterior e inmediato). En ningún caso la desviación estándar fue mayor a 0.75.

Tabla 15. Variables lumínicas para cada para cada periodo (calculado como el promedio de los dos trimestres comprendidos en ese periodo) y el promedio anual registradas en el sotobosque (1 m por arriba del suelo) en el BMM de Teipan (Oaxaca, México). Se muestra la media de los 100 cuadros, la desviación estandar (D.E) y el coeficiente de variación (C.V, %).

Variable		jun-ago 2004	ago-nov 2004	nov 2004-feb 2005	feb-may 2005	jun2004-may2005
AD	Media	9.29	9.72	9.95	9.68	9.61
	D.E	0.74	0.64	0.63	0.68	0.56
	C.V	7.96	6.57	6.35	7.07	5.81
FDS	Media	14.61	11.07	9.49	12.67	12.57
	D.E	5.24	3.45	3.77	4.32	3.21
	C.V	35.85	31.17	39.77	34.13	25.57
FIS	Media	11.82	11.97	12.59	12.72	12.22
	D.E	1.30	1.30	1.42	1.44	1.20
	C.V	10.98	10.85	11.28	11.30	9.80

La figura 15 muestra el resultado del ANDEVA de medidas repetidas y la prueba *post hoc* de Tukey para las tres variables lumínicas. El porcentaje de AD del periodo de nov 2004–feb 2005 difirió estadísticamente del resto de los periodos, al igual que el periodo jun–ago 2004. En contraste, el periodo jun–ago 2004 no difirió del último periodo, feb–may 2005. El FDS fue estadísticamente diferente entre todos los periodos. Los FIS de los dos primeros periodos no difirieron entre sí, pero sí de los dos últimos periodos, los cuales tampoco mostraron diferencias entre sí.

El promedio anual (± 1 D.E.) de AD fue de $9.6\% \pm 0.56$, C.V. $< 6\%$ (Tabla 15). Los valores promedio totales (anuales) del FDS y del FIS fueron 12.57% (C.V. = 25.5%) y 12.52% (C.V. = 9.8%), respectivamente. La distribución espacial de los valores promedios por cuadro de estos parámetros en la parcela se muestra en Figura 16. Los valores de AD van de 8.19% , distribuidos principalmente alrededor del cuadro 34 (35, 35 m) y 73 (25, 75 m), hasta un valor de 10.9% en el cuadro 86 (55, 85 m) y sus alrededores. La distribución espacial en la parcela del FDS es similar al del FIS. Los valores más altos de ambos (FDS = 21% y FIS = 17%) se localizaron en las mismas zonas, al igual que los valores más bajos (FDS = 4.1% y FIS = 9.7%). Los valores más altos de ambos se ubicaron alrededor del cuadro 24 (35, 25 m), seguido de otras zonas cerca de los cuadros 63 (25, 65 m), 56 (55, 55 m) y 27 (65, 25 m). La zona con menores porcentajes de FIS y FDS se localizó entre los cuadros 35 y 36 (50, 35 m) y otras zonas pequeñas como los alrededores de los cuadros 68 (75, 65 m), 49 (85, 45 m) y 76 (55, 75 m).

4.6 Estructura del conjunto de árboles del dosel, ambiente lumínico y dinámica de plántulas

La estructura del conjunto de árboles del dosel, considerada en gran medida como una determinante del ambiente lumínico en el sotobosque, se relacionó débilmente con los parámetros lumínicos registrados para la parcela. El área basal y la cobertura no tuvieron relación ni con la AD, ni con el FIS ni el FDS. La densidad promedio de individuos adultos sí tuvo relación (con signo negativo) con la AD ($R = -0.25$; $P < 0.05$). La altura promedio de los individuos también tuvo relación directa con la AD

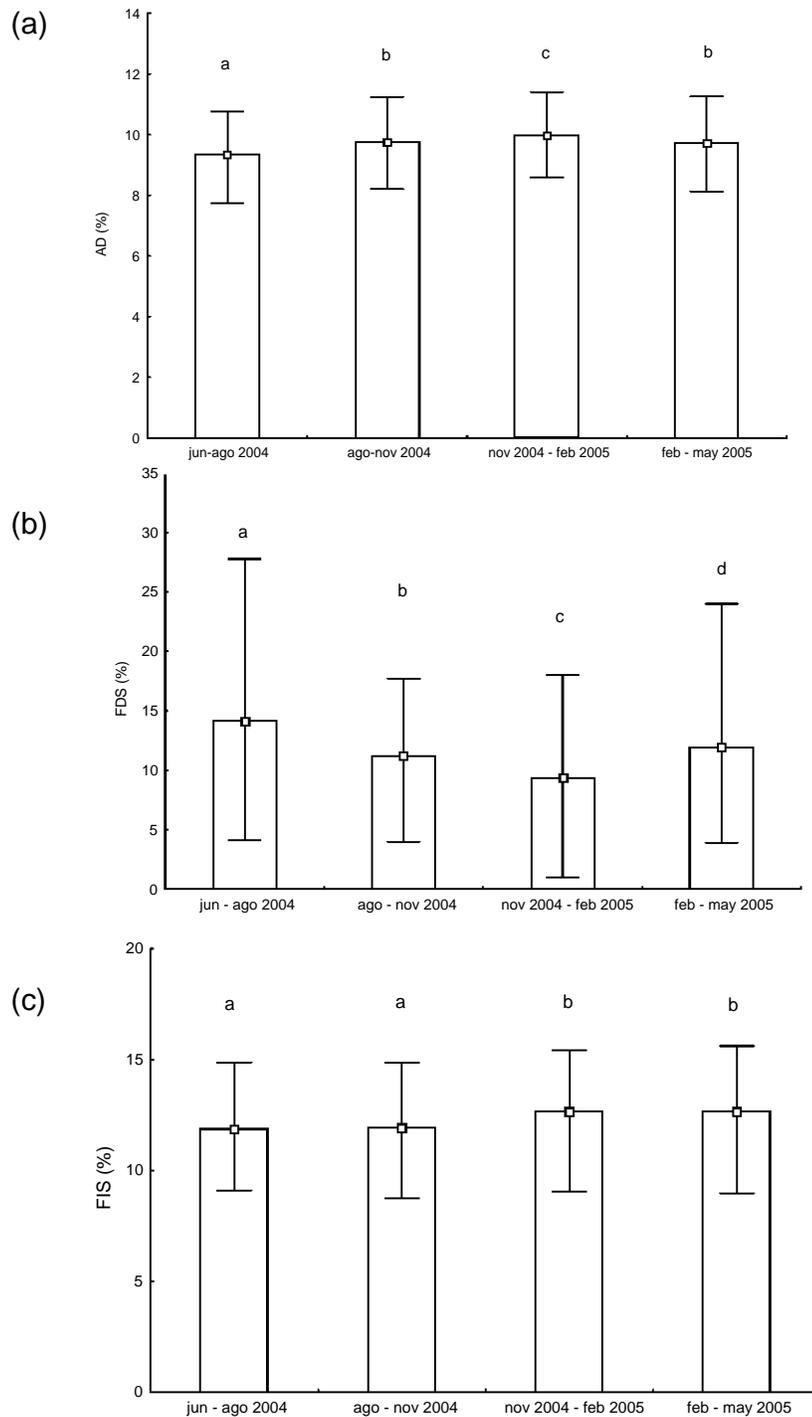


Figura 15. Valores promedio (± 1 D.E) de los diferentes parámetros del ambiente lumínico medidos para cada trimestre: (a) el porcentaje de apertura del dosel (AD), (b) factor directo del sitio (FDS) y (c) factor indirecto de sitio (FIS). Letras diferentes indican diferencias significativas entre periodos de acuerdo con la prueba de Tukey, realizada después del ANDEVA de medidas repetidas.

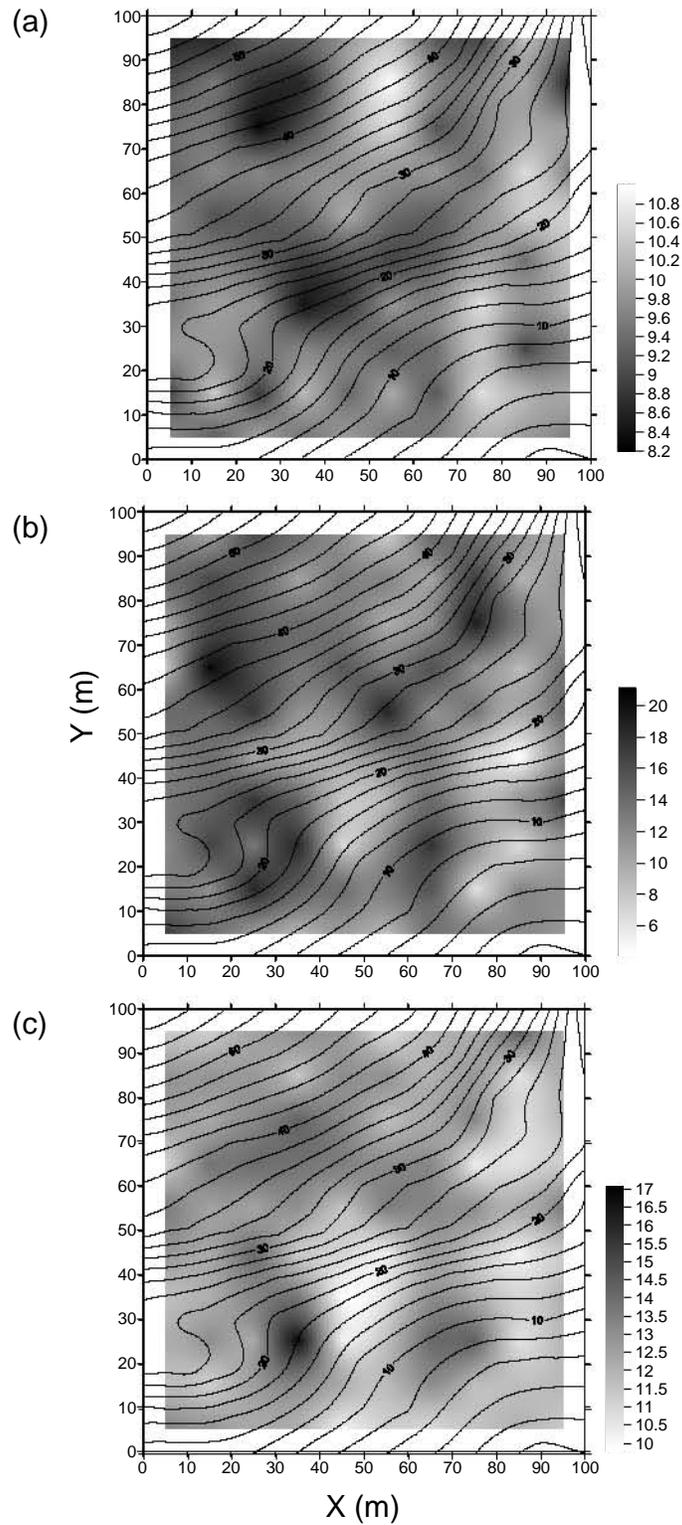


Figura 16. Distribución espacial de los valores promedio de (a) porcentaje de apertura del dosel, (b) factor directo y (c) factor indirecto. Se muestra la escala de intensidad de color para cada caso.

($R = 0.25$; $P < 0.05$) y con el factor directo de sitio ($R = 0.2$; $P < 0.05$). Sin embargo, es de notarse que todas estas relaciones tuvieron coeficientes de determinación muy bajos.

Como se mostró anteriormente, de todas las posibles variables estructurales del conjunto de los adultos, sólo la densidad se relacionó negativamente con el reclutamiento promedio de plántulas. Los valores promedio del ambiente lumínico no tuvieron relación ni con la estructura ni con la dinámica promedio del conjunto de plántulas por cuadro. En la gráfica doble (*biplot*) del ACC se observa que la densidad, la tasa de reclutamiento, la cobertura y la altura promedio de las plántulas se localizaron muy cerca del centro del espacio de ordenación, lo que indica que están poco relacionadas con las variables de estructura de los adultos, con la pendiente del terreno, con FIS y FDS y con la AD (Figura 17). Sólo la tasa de mortalidad estuvo asociada con el incremento de la altura promedio y la inclinación de la pendiente del terreno, e inversamente relacionada con FIS y FDS, la densidad de adultos y la AD. La distribución de los 100 cuadros de muestreo en el espacio de ordenación también mostró poca relación con las variables independientes (Figura 17b).

La densidad por cuadro de las especies de plántulas más abundantes tampoco estuvo relacionada con las variables de luz o la pendiente (Figura 18). Incluso *Oreopanax xalapensis* y *Psychotria galeotiana*, las especies más abundantes, se encontraron cercanas al centro del espacio de ordenación, lo que indica que no tuvieron una relación clara con las variables independientes.

El primer grupo (grupo 1) formado en el análisis de clasificación de los cuadros, cuando se tomaron como variables los valores del ambiente lumínico, se distribuyó en la parcela en las zonas de menor porcentaje de apertura del dosel, y el grupo 2 en las zonas con mayor apertura (Figuras 19a y 20a). Al incluir además la densidad, la altura promedio de los adultos y la pendiente del terreno en la clasificación, se formaron tres grupos. Uno de ellos se distribuyó también en las zonas de menor AD, otro hacia las zonas más abiertas, mientras que el tercero parece una transición entre los grupos anteriores (Figuras 19b y 20b).

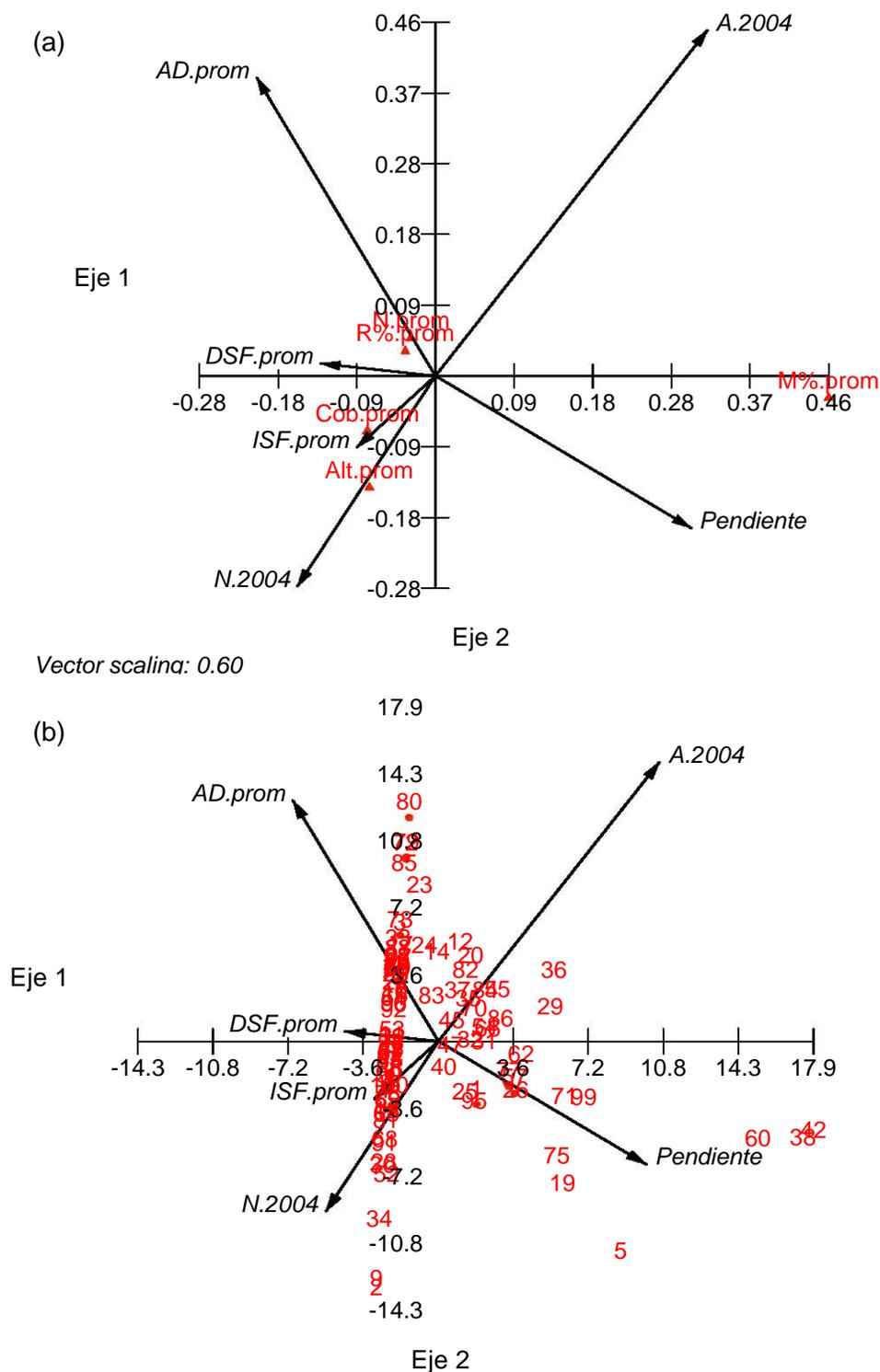


Figura 17. Resultados del análisis canónico de correspondencia (ACC) de la matriz de variables del ambiente lumínico, estructura de la comunidad de árboles del dosel e inclinación de la pendiente, y la matriz de estructura y dinámica del conjunto de plántulas. (a) muestra los gradientes de ambos conjuntos de variables en el espacio de ordenación; (b) sólo muestra las variables ambientales y los sitios (100 cuadros de 10 × 10 m).

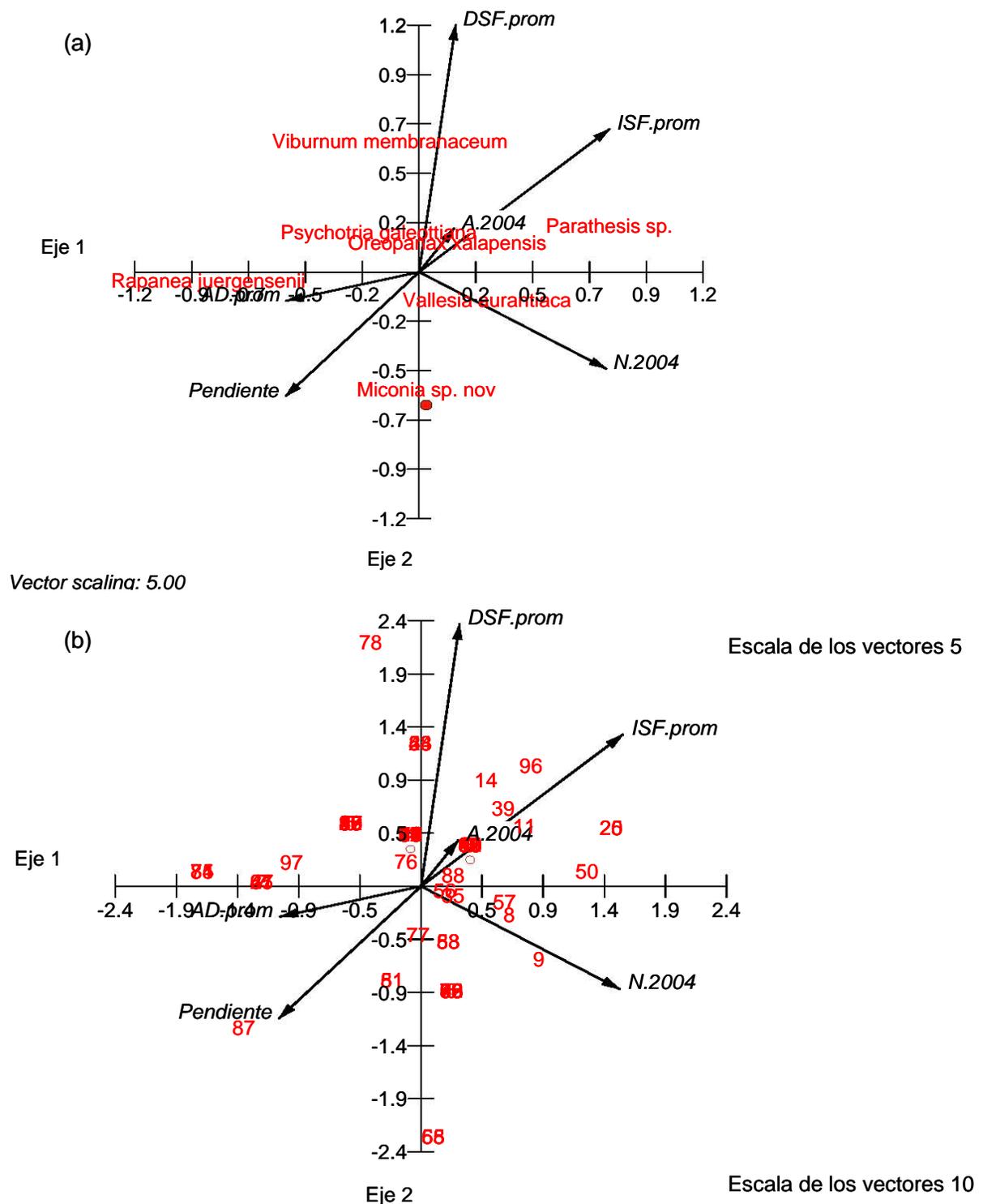


Figura 18. Resultados del análisis canónico de correspondencia entre la matriz de variables del ambiente lumínico, de estructura de la comunidad de árboles del dosel e inclinación de la pendiente, y la matriz de de las siete especies más importantes del conjunto de plántulas. (a) muestra el gradiente de variación de ambos conjuntos de variables en el espacio de ordenación y (b) muestra las variables ambientales y los sitios (100 cuadros de 10 x 10 m).

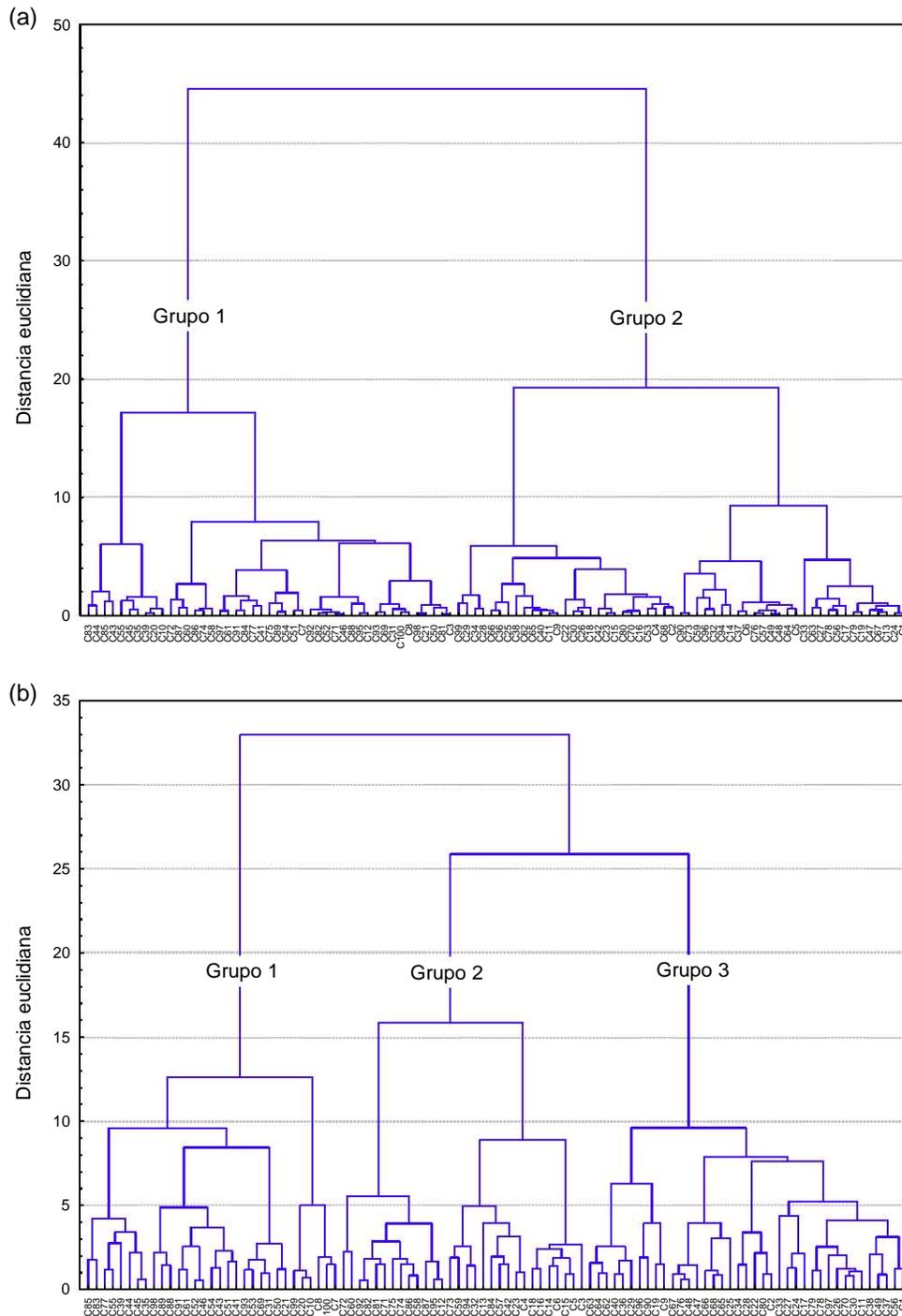


Figura 19. Dendogramas obtenidos del análisis de clasificación de los 100 cuadros de 100 m² utilizando el método de Ward, considerando como variables: (a) los valores promedio de AD, FDS y FIS; (b) además de los parámetros lumínicos y la inclinación de la pendiente, la densidad y la altura promedio de los individuos adultos (2005).

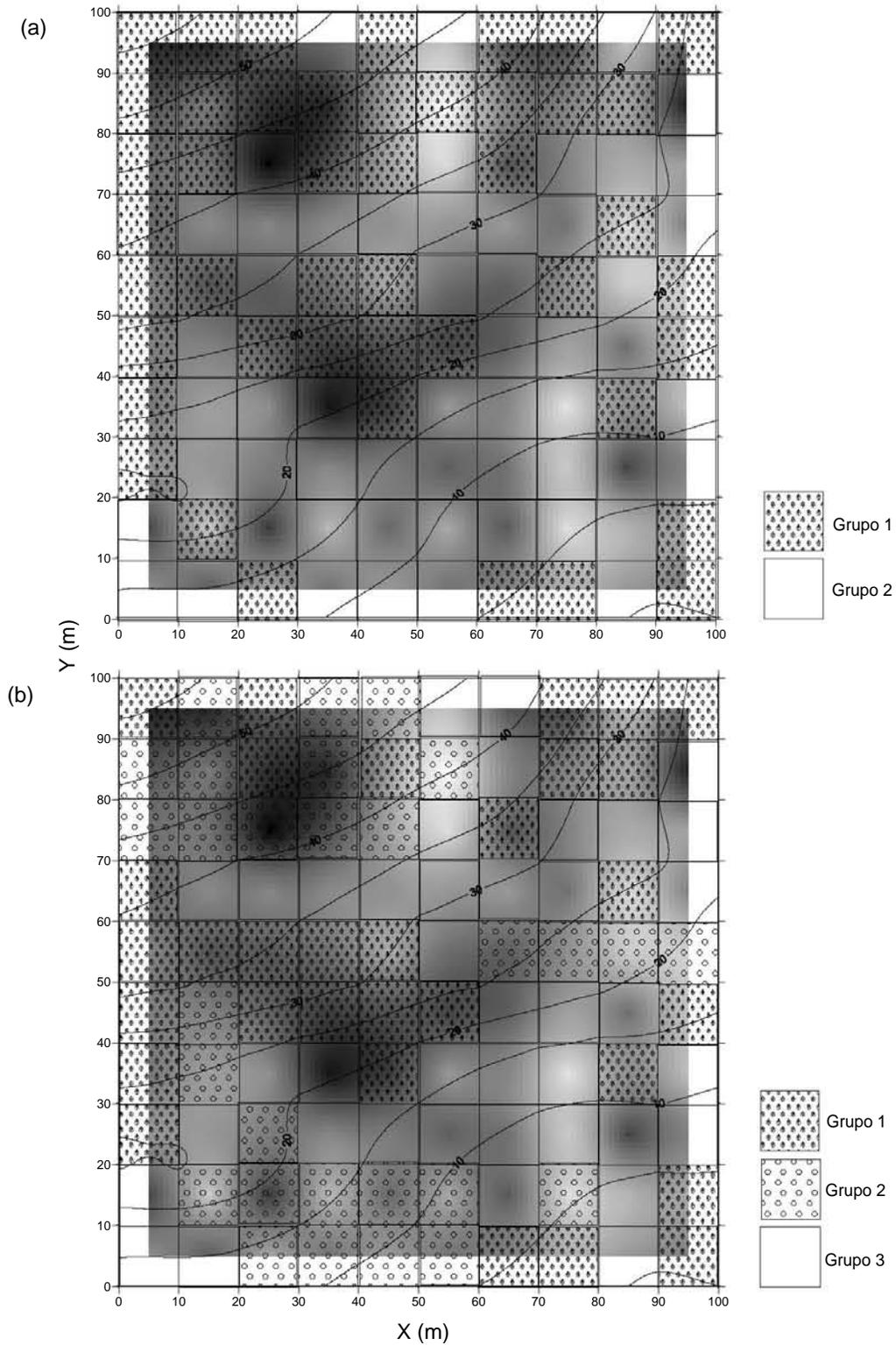


Figura 20. Distribución espacial de los cuadros de los grupos formados en el análisis de clasificación utilizando (a) parámetros lumínicos y (b) parámetros lumínicos, estructura de la comunidad de árboles del dosel e inclinación de la pendiente.

Al parecer, la variación estacional tanto de los parámetros lumínicos como la de la dinámica de plántulas fue mayor que la heterogeneidad espacial en la parcela (Figura 21). Las correlaciones por periodo arrojaron los siguientes resultados: (a) el reclutamiento (r_p y R_p) de plántulas para el periodo de ago–nov 2004 tuvo una correlación significativa con el FIS para el mismo periodo ($R = 0.22$ y 0.18 ; $P < 0.05$); (b) la misma relación entre el reclutamiento y el FIS se encontró para el periodo de nov 2004–feb 2005 ($R = 0.25$ y 0.26 ; $P < 0.05$); (c) para el mismo periodo, el reclutamiento tuvo correlación significativa con el porcentaje de AD ($R = 0.29$; 0.30 , $P < 0.05$); (d) en el último periodo, feb–may 2005, el reclutamiento también mostró correlación con el porcentaje de AD ($R = 0.21$, $P < 0.05$), aunque para el primer periodo no se encontró ninguna correlación entre variables.

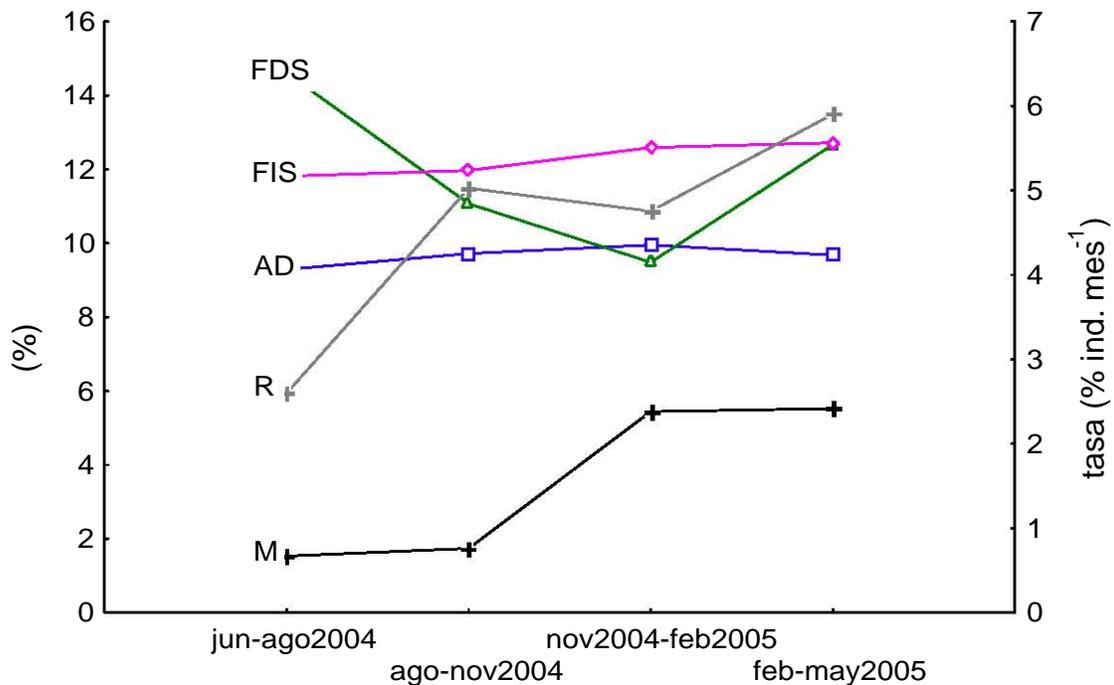


Figura 21. Variaciones estacionales en el porcentaje de apertura del dosel (cuadros), índice de área foliar (círculos), factor de luz directa (DSF, triángulos) y luz difusa (ISF, cruces). También se muestran las tasas de reclutamiento (R) y mortalidad (M).

V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1 Dinámica de plántulas y procesos de retroalimentación con la comunidad de árboles del dosel

Antes de abordar el tema de la dinámica de la comunidad de plántulas, es importante discutir el criterio que se usó para reconocer a un individuo vegetal como plántula en el presente estudio. Esta cuestión es relevante ya que los criterios usados varían mucho entre los diferentes estudios. En este estudio, una plántula fue definida como un individuo de una especie arbórea que tuviera una altura ≤ 50 cm. Por otra lado, para evitar incrementar de forma artificial la mortalidad debida a la manipulación de los individuos, se aplicó un criterio adicional consistente en la exclusión de los individuos que aún presentaban hojas cotiledonarias.

Considerando estos criterios, el número total de plántulas registradas en la superficie de 100 m^2 llegó hasta 350, con promedios por cuadro de 1 m^2 que fluctuaron entre 2.5 y 3.6 plántulas. Desafortunadamente, las diferencias en criterios de inclusión dificultan las comparaciones precisas de esta densidad con las registrada en otros bosques. Sin embargo, hay indicios de que la cifra obtenida en Teipan es similar a las de otras localidades. Por ejemplo, en un estudio realizado en un bosque templado la densidad promedio fue de 300 plántulas, utilizando un criterio de inclusión más conservador (altura ≤ 30 cm) por 100 m^2 (Boerner y Brinkman, 1996), mientras que en un bosque tropical en Costa Rica se registraron en promedio de cinco a ocho plántulas (20-100 cm de altura) en parcelas de 4 m^2 (Nicotra *et al.*, 1999). Independientemente de estas comparaciones y las restricciones que las afectan, es posible que la densidad observada represente en términos absolutos un valor bajo. Esta idea se basa solamente en apreciaciones visuales comparativas con otras comunidades, pues de hecho en algunas partes del sotobosque las plántulas estuvieron ausentes, no sólo en la parcela sino también en otras porciones del bosque. Haría falta contar con datos de muchos sitios con el mismo tipo de vegetación para confirmar que la densidad de plántulas registrada en Teipan es baja, ya que de ser así, esto podría tener consecuencias muy importantes en la dinámica del dosel de

estos bosques.

En contraste con esta situación, en algunos sitios muy localizados la densidad de plántulas fue alta, tratándose por lo general de conjuntos monoespecíficos de plántulas. *Oreopanax xalapensis* se encuentra con frecuencia en esta situación. Una posible explicación de la existencia de estos manchones es que sólo en esos micrositios las condiciones son ideales para el establecimiento de dichas especies. Sin embargo, la limitación en el reclutamiento podría deberse a una baja disponibilidad de propágulos, aunque también podría jugar un papel importante la dispersión limitada de las semillas (Hurtt y Pacala, 1995); es decir, los sitios fueron ganados no necesariamente por los mejores explotadores (competidores) de los recursos, sino por los que llegaron a éstos. Esta hipótesis sólo podría ser probada si se transplantara a las diferentes especies debajo del dosel y se evaluara su desempeño.

Además de la dominancia de una o dos especies en el conjunto de plántulas (Boerner y Brinkman, 1996), el BMM de Teipan comparte con los bosques templados la característica de la falta de representación de la comunidad adulta en los estadios previos (Runkle, 1989; Clark *et al.*, 1998). Es decir, la composición de especies de la comunidad de plántulas tiene una similitud baja con la de los individuos del dosel del bosque. Esta característica también había sido reportada para el BMM de Rancho El Cielo (Tamaulipas), México (Arriaga, 2000). Una posible explicación a este hecho es que la dinámica de las plántulas se expresa en una escala de tiempo menor que la de los cambios que ocurren en la comunidad de adultos, por lo que es probable que las comparaciones hechas en intervalos de tiempo cortos no muestren coincidencias. Diversos estudios han mostrado que el reclutamiento de plántulas en bosques tropicales y templados muestra una variación temporal interanual dramática (Horvitz y Schemske, 1995; Li *et al.*, 1996) y que muchas especies tienen eventos de reclutamiento episódico o cíclico (Boerner *et al.*, 1996; Connell y Green, 2000), lo que lleva a que la composición de este conjunto se modifique constantemente. En coincidencia con estos patrones, en la parcela se observaron variaciones importantes en la densidad y el reclutamiento de plántulas a lo largo del año de seguimiento.

Independientemente de las similitudes florísticas entre la comunidad adulta y las

plántulas establecidas, como parte de los procesos de retroalimentación entre la comunidad adulta y los estadios previos, se esperaba que la estructura de la comunidad de árboles del dosel guardase alguna relación con la dinámica de las plántulas y con el ambiente lumínico. En fuerte contraposición con esta expectativa, la densidad de individuos adultos fue la única variable estructural del conjunto de adultos que mostró una relación, aunque débil, con el reclutamiento de plántulas. Estudios previos ya habían descrito relaciones débiles entre estas variables, lo que llevó al planteamiento de que la dependencia entre la densidad de adultos y el reclutamiento de nuevos individuos no parece ser tan directa, sugiriendo que existen otros factores que lo influyen, tales como la producción y la dispersión de propágulos, así como la germinación (Reader *et al.*, 1995).

En relación con la retroalimentación adultos-plántulas, se ha argumentado que la estructura de la comunidad de árboles del dosel determina fuertemente el ambiente lumínico debajo de él (Denslow, 1980; Denslow *et al.*, 1998; Foré *et al.*, 1997). Sin embargo, para el bosque de Teipan las relaciones encontradas entre las variables estructurales del conjunto de individuos del dosel y las variables lumínicas fueron también débiles. La densidad de individuos adultos mostró una relación inversa con el porcentaje de AD. Además, el FIS (como medida de la luz difusa o indirecta) también estuvo inversamente relacionado con la altura promedio de los árboles. Esta medida de luz difusa también se relacionó directamente con el porcentaje de AD, contrariamente a lo observado que lo observado para la densidad. Esto indica que cuando la altura promedio de los individuos es grande en el bosque de Teipan, generalmente no hay individuos de menor altura debajo de ellos y que la sobreposición de copas es baja, lo cual resulta en un aumento en el porcentaje de AD y en la cantidad de luz difusa. Ya se había reportado anteriormente la débil influencia que ejerce la estructura del dosel sobre el ambiente lumínico debajo de él para un bosque tropical lluvioso maduro y para un bosque secundario en La Selva, Costa Rica (Montgomery y Chazdon, 2000). Las autoras de ese estudio sólo encontraron una relación entre la densidad de individuos adultos y la luz difusa, y proponen que la exploración de este tipo de relaciones se realice considerando la estructura tridimensional de la comunidad. En el caso del presente estudio y a reserva de realizar

la exploración correcta para evaluar esta relación, también se debe considerar la posibilidad de que las fotografías hemisféricas no sean capaces de evaluar adecuadamente el ambiente lumínico al estar éste modificado por la neblina presente en este tipo de bosque, ya que este tipo de fotografías no consideran la luz reflejada ni transmitida (Turton, 1990; Frazer *et al.*, 1999).

Con respecto a la evaluación del ambiente lumínico y su relación con el porcentaje de apertura del dosel como determinantes de la dinámica de plántulas, en este estudio se encontró que las condiciones promedio de luz por cuadro y el porcentaje promedio de AD no estuvieron relacionados con la dinámica de plántulas. Esto puede deberse a que tanto la AD como el ambiente lumínico promedio en la parcela son bastante homogéneos, lo cual coincide con la homogeneidad estructural de la parcela descrita en un estudio previo (Mejía-Domínguez *et al.*, 2004), de modo que las variaciones más grandes en las variables lumínicas se dan a lo largo del tiempo (entre fechas). Este comportamiento es similar al reportado en bosques templados de latitudes más altas, en donde el ambiente lumínico es homogéneo en el interior del bosque y la mayor variación es temporal, debida a los cambios en la radiación lumínica asociada a las estaciones del año y a la estacionalidad en la pérdida de hojas de los individuos del dosel (Gholtz *et al.*, 1991). En el BMM de Teipan, las variaciones estacionales en la apertura del dosel a lo largo del año corresponden parcialmente con la estacionalidad de las lluvias. La máxima apertura se presenta en noviembre, al inicio de la época seca, pero en febrero, a diferencia de lo que se esperaba, el dosel comienza a cerrarse nuevamente, quizá por la presencia de neblina y el aumento en la incidencia de luz en el sitio, como resultado del incremento en la duración del día al finalizar el invierno. Para un BMM en Veracruz, Williams-Linera (2003) encontró que la mayor AD tuvo lugar en el periodo de noviembre-febrero, y que la radiación máxima (PAR) en el periodo enero-abril (excepto en los sitios abiertos del mismo bosque, en los que este pico se presentó en mayo-julio). En el sotobosque de Teipan el FDS disminuyó drásticamente hacia noviembre, después de haber tenido su pico en el periodo de junio-agosto, mientras que el FIS aumentó durante el periodo noviembre-febrero.

A diferencia del análisis efectuado con los promedios, cuando se analizó la relación entre el ambiente lumínico e incluyendo el porcentaje de AD, con la dinámica de plántulas, manteniendo separados los periodos se encontró para la mayoría de éstos, que los incrementos en el porcentaje de AD, del FDS y del FIS estuvieron asociados con un incremento en el reclutamiento de plántulas. A pesar de ser débil, esta relación ofrece indicios de que incluso pequeñas variaciones en el ambiente lumínico afectan el establecimiento. Sin embargo, es claro que hay más factores involucrados en este proceso, ya que el reclutamiento se dio básicamente en los periodos de lluvias (junio–octubre), mientras que las tasas de mortalidad aumentaron en la época seca (noviembre–mayo) y en el periodo en el que suelen presentarse heladas (noviembre). Entonces, además de la luz, el reclutamiento seguramente está influenciado también por la estacionalidad en la disponibilidad de agua y por la temperatura. Considerando que el BMM de Teipan se desarrolla en condiciones de humedad relativamente baja (Mejía-Domínguez *et al.*, 2004), es razonable pensar que la temporalidad en la lluvia sea un factor determinante en el reclutamiento y desempeño de los individuos, de forma análoga a lo que ocurre en sistemas muy estacionales como las selvas estacionalmente secas (Ceccon *et al.*, 2002). Como se mencionó anteriormente, el pico de reclutamiento de plántulas en la parcela de estudio se registró durante el periodo de agosto–noviembre, lo cual pareció estar fuertemente ligado al incremento en la precipitación en septiembre y la mayor humedad en el suelo que se apreció durante el mismo mes. A pesar de la carencia de datos que validen estas observaciones, es interesante que sean iguales a las reportadas en estas épocas para otros BMM de Chiapas (Camacho *et al.*, 2000). Durante el periodo noviembre-febrero el reclutamiento y el crecimiento de las plántulas disminuyeron, de lo que se desprende que éste es un periodo crítico, en el que además de disminuir la disponibilidad de agua por ser la estación seca del año, la temperatura desciende y es probable que se presenten heladas. En el BMM de Manantlán se ha registrado que las heladas tienen un efecto negativo sobre el desempeño de las plántulas (A. Saldaña-Acosta, com. pers.).

Además de los factores discutidos en los párrafos previos, es probable que existan numerosos factores determinantes del establecimiento y el desempeño de las

plántulas, tales como la competencia con las hierbas del sotobosque, la herbívora de semillas y plántulas, y el ataque de patógenos (Dirzo *et al.*, 1992; Nicotra *et al.*, 1999; Walker, 2000; Dalling y Hubbell, 2002). Estos dos últimos procesos incrementan su intensidad en la cercanía de los individuos parentales (Janzen, 1970; Connell, 1971; Augspurger 1983; Clark y Clark, 1987). En el caso de Teipan, la aparente exclusión espacial entre plántulas e individuos adultos de la misma especie (que sugiere la existencia de efectos negativos de la cercanía de los individuos parentales), fue encontrada sólo para *Oreopanax xalapensis*, que es la especie que tuvo el mayor número de plántulas. Una de las principales desventajas de estar cerca del individuo parental es precisamente la sombra que éste produce; sin embargo, en el caso concreto de esta especie dicha desventaja podría operar más fuertemente en los estadios posteriores al de plántula, ya que aparentemente *Oreopanax xalapensis* necesita una alta intensidad de luz para crecer hasta llegar a ser adulto (Quintana-Ascencio *et al.*, 2004). Por otro lado, observaciones de campo realizadas a lo largo del estudio sugieren que la cantidad y la calidad (tipo) del mantillo acumulado sobre el suelo del bosque también afectan el establecimiento de las plántulas. Por ejemplo, en sitios con una gran cantidad de mantillo acumulado, y sobre todo donde hay predominancia de hojas grandes como las de *Chirantodendron pentadactylum*, o de acículas de *Pinus* spp., había densidades muy bajas de plántulas o incluso éstas estaban ausentes.

Este análisis sugiere que existen diversos factores involucrados en la dinámica de la comunidad de plántulas en el BMM de Teipan y que éstos actúan a diferentes niveles. Además, parece que en cada especie cada uno de los factores interactuantes adquiere una importancia diferente según la situación (Ricklefs y Wikelski, 2002). En última instancia, estas diferencias en las respuestas, dependiendo de las condiciones específicas y de la especie involucrada, pueden ser responsables del establecimiento diferencial de las especies (Grubb, 1977).

5.2 Síntesis dinámica: patrones de regeneración

Aunque no se evaluaron atributos morfológicos y fisiológicos de las especies

indicadores de las disyuntivas de su historia de vida, tanto la dinámica como la estructura poblacional (así como su relación con la luz discutida en la sección anterior) fueron elementos indicadores de sus posibles estrategias de regeneración y de la historia del bosque. De acuerdo con la estructura poblacional, las tallas de diámetro y altura, y por supuesto con las tasas de reclutamiento y de mortalidad para el conjunto de adultos y la comunidad de plántulas, fue posible agrupar a las especies que mostraron similitudes con respecto a estas características.

En primer lugar, se puede reconocer un grupo de especies representado por *Quercus ocoteifolia*; éstas presentaron una estructura poblacional sesgada a la derecha, con individuos de alturas y diámetros grandes, y con una notable ausencia de juveniles y plántulas, sin indicios de que esté habiendo un reclutamiento significativo. Es posible que las especies de este grupo se hayan establecido bajo condiciones diferentes, sobre todo de luz, de las actuales, y que posteriormente ya no hayan incorporaron individuos de estadios tempranos. En este grupo también quedó incluido *Cornus disciflora*, especie que muestra todas estas características, excepto la forma de su estructura de poblacional, que aunque no está sesgada hacia la derecha, sí muestra una tendencia en esa dirección debido a la falta de incorporación de individuos juveniles y la muerte frecuente de los existentes.

Otro grupo, caracterizado por *Cleyera theaeoides*, está formado por especies que presentan individuos desde la categoría más pequeña hasta tallas medianas a grandes (56–80 cm DAP), que se pueden considerar como especies del dosel intermedio y alto, y que presentaron una estructura poblacional con forma de “J” invertida. Curiosamente, esta estructura contrastó con un bajo reclutamiento de individuos a esta clase, así como de plántulas. En el caso de estas especies, es posible que hayan tenido un reclutamiento constante de individuos de los primeros estadios hasta hace relativamente poco tiempo, aunque durante el periodo de estudio no se registró este fenómeno. Esta disminución aparente en el reclutamiento durante los últimos años posiblemente estuvo ligada a un cambio en el régimen de disturbio, o a un ciclo climático de mediano plazo como la oscilación decadal del Pacífico (Latif y Barnett, 1994).

Un caso especial de este grupo fue *Oreopanax xalapensis* la cual, a diferencia del resto de las especies, tuvo un gran número de plántulas y una alta incorporación de las mismas. De hecho, esta especie parece formar banco de plántulas como estrategia de regeneración de avanzada, característica reportada para *Ternstroemia tepezapote* (especie incluida también en este grupo), en otras partes de este bosque (Pompa-Vargas, 2004). los individuos de *Oreopanax xalapensis* parecen requerir condiciones bajas e intermedias de luz en estadios tempranos para su sobrevivencia, como el de un bosque sucesional intermedio o maduro; además, se ha registrado que tiene una supervivencia muy baja en sitios abiertos (Quintana-Ascencio *et al.*, 2004). En la parcela de estudio domina la sombra, con un promedio de apertura del dosel de 9–10% y *Oreopanax xalapensis* se establece preferentemente en estas condiciones, mostrando el comportamiento típico de una especie definida como tolerante a la sombra, con regeneración avanzada y plántulas que crecen en la sombra y sin reclutamiento de juveniles, quizá porque necesita diferentes condiciones para continuar con su crecimiento (Clark y Clark, 1987; Martínez-Ramos, 1994). Como lo han mostrado otros estudios, las especies difieren las condiciones bajo las que ocurre la supervivencia de individuos de los diferentes estadios de vida, es decir, las especies son especialistas según la etapa del ciclo de vida y los factores limitantes cambian según la etapa de desarrollo (Grubb, 1977).

El tercer grupo está conformado por las especies típicas del sotobosque como *Psychotria galeottiana* y *Miconia* sp. nov., las cuales pueden ser consideradas como árboles pequeños, ya que no rebasan 10 m de altura y rara vez alcanzan los 10 cm de diámetro. Este grupo se caracterizó por tener estructuras poblacionales en las que la mayor densidad de individuos se concentró en las primeras categorías. Al parecer, estas especies son tolerantes a la sombra, que pueden reclutarse y crecer bajo el dosel, condición que no parece limitar su establecimiento ni su desarrollo. En este grupo también se incluyó a *Rapanea juergensenii*, ya que ésta también registró la incorporación de algunas plántulas y un reclutamiento intenso de juveniles. A diferencia de las especies mencionadas arriba, las tallas de ésta son ligeramente más grandes, lo que la ubica más bien como parte del dosel intermedio.

Debido a la dominancia estructural, la alta mortalidad y la ausencia de reclutamiento de *Cornus disciflora*, especie que puede ser considerada como típica de los estadios sucesionales intermedios, y aunado a la falta de incorporación de individuos juveniles de esta especie y de algunas otras que forman parte del dosel superior en la actualidad (e.g. *Chirantodendron pentadactylum*), se puede sugerir que esta parcela probablemente estuvo sometida a algún tipo de disturbio anteriormente. *Cornus disciflora* fue la especie dominante en el conjunto de árboles del dosel y aparentemente ingresa a la comunidad inmediatamente después de las especies pioneras que se establecen después de algún disturbio y se desarrolla mejor bajo doseles de pino donde la disponibilidad de luz es alta (A. Saldaña-Acosta, com. pers.). En contraste, también se ha reportado como una especie muy tolerante a la sombra y típica de estadios sucesionales tardíos (Camacho-Cruz *et al.*, 2000). En la presente investigación se registró una alta mortalidad de individuos de esta especie, generalmente muertos en pie, y de tallas pequeñas. Aunque las causas de muerte se desconocen, no hubo indicios de que los troncos estuviesen podridos o infectados (aunque no se observaron las raíces), y una posibilidad es que su muerte haya sido causada por la baja disponibilidad de luz asociada a la poca apertura del dosel descrita para la parcela. Por lo tanto, a reserva de analizar en el futuro otras características morfológicas y fisiológicas de esta especie en las diferentes etapas de su desarrollo, podríamos considerarla como una especie intermedia en el contexto sucesional y con poca tolerancia a la sombra. Esta hipótesis se ve reforzada por la forma de “J” invertida de la estructura poblacional de muchas especies del dosel, que parecen tener cierto grado de intolerancia a luz, y por que debajo de este dosel se desarrollan especies arbustivas y de árboles tolerantes a la sombra. Si esta argumentación es cierta, podemos comenzar a entender la interacción y la mezcla de especies presentes en la parcela, que al parecer difieren en sus estrategias de regeneración. Sin embargo, para tener certeza haría falta evaluar otros atributos como el tamaño y la forma de las semillas, la cantidad de reservas (endospermo), el tipo de germinación, la respuesta germinativa, entre otras, para confirmar la configuración y delimitación de estos grupos.

5.3 Comparación de las tasas de recambio en la comunidad de árboles del dosel

A pesar de que la gran mayoría de los análisis de la dinámica de árboles adultos se han basado en datos obtenidos en periodos de tiempo de más de cinco años, y que este intervalo es señalado como el periodo mínimo para poder observar cambios en el bosque, en el presente estudio se observaron cambios importantes en la dinámica del conjunto de árboles del dosel a partir de censos anuales. Además, aunque no se obtuvieron datos sobre el crecimiento de los individuos, se observaron cambios estructurales y en la dominancia como consecuencia sólo del reclutamiento y de la mortalidad diferencial de los individuos de las diferentes especies. La alta mortalidad de individuos de la especie dominante, *Cornus disciflora*, junto con el bajo reclutamiento de individuos de la mayoría de las especies del dosel y las altas tasas de reclutamiento de individuos de las especies propias del sotobosque, tuvieron como consecuencia el escalamiento en posiciones de acuerdo con el valor de importancia de las especies de tallas pequeñas por el aumento en densidad, desplazando a las estructuralmente dominantes (por su valor alto de área basal) en el dosel. Este resultado tiene dos implicaciones importantes. En primer lugar, significa que incluso una característica de la comunidad vegetal de especies leñosas de larga vida como lo es la dominancia, normalmente considerada como estable a corto plazo, en realidad puede mostrar una dinámica muy intensa en periodos cortos de tiempo. Por lo tanto, las comparaciones entre sitios en términos de la dominancia de las comunidades deben hacerse con cautela. Por otro lado, durante el periodo de estudio, la dominancia pasó de estar concentrada entre árboles del dosel superior a estarlo en los árboles del sotobosque. En los BMM no es común que las especies del sotobosque dominen por su densidad, como sí se ha observado en bosques tropicales de tierras bajas (Meave, 1990; Meave *et al.* 1992).

Las comparaciones entre las tasas de recambio de individuos calculadas para la parcela de estudio y las obtenidas en otros sitios permanentes de estudio enfrentan limitaciones debido a las diferencias en los tamaños de la parcelas, en los criterios de inclusión de individuos y en los intervalos de tiempo entre censos, debido a que las fórmulas utilizadas para el cálculo de las tasas de mortalidad y reclutamiento son

sensibles a estos tres parámetros (Sheil y May, 1996; Phillips *et al.*, 2004). Los tamaños de parcela que se ha utilizado van de 0.2 ha hasta las enormes parcelas de 50 ha que se han estudiado en diversas partes del mundo, entre las que la de Barro Colorado (Panamá) fue la pionera (Hubbell y Foster 1983, 1986). Por otra parte, los periodos de estudio varían de 2.5 hasta 32.2 años. El límite inferior de inclusión de individuos, generalmente basado en el DAP, en la mayoría de los casos es de 10 cm aunque se han utilizado hasta de 19 cm, con un mínimo de 2.5 cm (Tabla 16). El presente estudio permitió detectar una variación considerable asociada al uso de intervalos de tiempo diferentes entre censos, ya que en la misma parcela y obviamente con el mismo criterio de inclusión hubo diferencias entre las tasas de recambio entre años y las calculadas con el intervalo total de tres años. Por lo tanto, es muy importante estar conscientes de estas diferencias dependientes de las particularidades metodológicas e intentar promover una mayor homogeneidad en este tipo de estudios.

A reserva de las diferencias y restricciones en las comparaciones, este estudio permitió observar que para el periodo de 2002–2005 en la parcela estudiada del BMM de Teipan, la tasa de mortalidad registrada se ubicó entre los valores intermedios del intervalo reportado en la literatura, al igual que los valores calculados para la vida media en pie (Tabla 16). En contraste, esta parcela presentó durante el periodo de estudio uno de los valores más altos de tasa de reclutamiento y de tiempo para doblar el número de individuos (Tabla 16), aunque probablemente este hecho se debió al límite de inclusión más pequeño que se utilizó, ya que la tasa de reclutamiento incrementa conforme disminuye el límite inclusión (Rankin de Merona *et al.*, 1990). Asimismo el incremento en el número de individuos a través del tiempo que se observó en el bosque de Teipan es coincidente con la tendencia observada en la mayoría de las parcelas permanentes (Phillips *et al.*, 2004).

Tabla 16. Síntesis dinámica de sitios con parcelas permanentes. N = densidad de individuos, AB = área basal, M = tasa de mortalidad, R = tasa de reclutamiento, $T_{0.5}$ = tiempo de vida media, T_2 = tiempo necesario para doblar el número de individuos.

Sitio	DAP (cm)	Parcela (ha)	N (ind/ha)	AB (m ² /ha)	Especies (No.)	Periodo (años)	M (%/año)	R (%/año)	$T_{0.5}$ (años)	T_2 (años)	Referencia
Teipan, Oax, México (Bm) 16°N,96°W; 2450 m	2.5	1.0	1033	46.41	39	1 (2002-2003)	0.97	4.65	71.3	15.3	Este trabajo
			1071	46.26	39	1 (2003-2004)	1.31	6.44	52.7	11.1	
			1126	46.13	40	1 (2004-2005)	1.17	5.51	59.0	12.9	
						3 (2002-2005)	1.44	4.45	47.8	15.9	
Queensland, Australia (Bm) parcela 1: 17°02'S,145°03'E; 730 m parcela 2: 6°47'S,145°03'E: 345 m	10.0	0.4	956	69.60	108	32.2	0.67	0.40	103.6	176.0	Phillips y Gentry (1994)
			935	-	-	15.7	1.35	0.95	50.8	73.2	
Kibale, Uganda (Bt) 0°27'N,30°25'W; 1440 m	13.0	49.8	752	-	56	1.7	0.68	-	102.4	-	Phillips <i>et al.</i> (1994)
Delta Amacuro, Venezuela (Bm) parcela 1: 8°42'N,71°30'W; 1500 m parcela 2: 8°42'N,71°24'W; 1900 m	10.0	0.3	664	-	-	17.0	1.52	1.13	45.3	61.6	Carey <i>et al.</i> (1994)
			560	-	-	17.0	2.28	1.10	30.1	63.4	
Fuentes de Ipiranga, Brasil (Bm) 23°29'S,46°37'W; 790 m	8.0	1.0	737	16.63	87	5.6	1.67	3.46	41.2	20.4	Gomes <i>et al.</i> (2003)
Lavras, Brasil (Bm) 21°14'S,44°53'W; 925 m	5.0	5.0	1295	19.77	136	4.8	2.64	3.09	25.9	22.8	Oliveira Filho <i>et al.</i> (1994, 1997)
Santa Genebra, Brasil (Bm) 22°50'S,7°06'W; 690 m	5.0	1.0	1463	24.90	103	12.0	3.44	-	19.7	-	Santos <i>et al.</i> (1996)
Añangu, Ecuador (Bt) 00°32'S, 76°26'O; 250 m	10.0	1.1	804	37.20		8.5	1.87		37.0	-	Koming y Baslev (1994a)
			734	24.00		4.9	1.88		37.0	39.0	
			417	36.80		8.5	3.01		23.0	-	

Tabla 16. (continuación)

Sitio	DAP (cm)	Parcela (ha)	N (ind/ha)	AB (m ² /ha)	Especies (No.)	Periodo (años)	M (%/año)	R (%/año)	T ₀₅ (años)	T ₂ (años)	Referencia
Cuyabeno, Ecuador (Bt) 00°00' S, 76°12' O; 265 m											Koming y Baslev (1994a)
parcela 1a	5.0	1.0	697	28.90		2.5	1.28	55.0	33.0		
parcela 1b	10.0	1.0				2.5	1.04	67.0	23.0		
Cocha Cashu, Perú (Bm)	10.0	0.9				10.0	1.77	39.0	85.0		Gentry y Terborg (1990)
Manaus, Brasil (Bt)	10.0	5.0	3,125			5.0	1.13	5.52	60.0	89.0	Rankin de Merona <i>et al.</i> (1990)
Río Verde, Venezuela (Bt) 01° 56' N, 67°03' O; 119 m	10.0	1.0	1012		54	10.0	1.18	59.0	-		Uhl <i>et al.</i> (1988)
La Selva, Costa Rica (Bt, Bm) 10°26' N, 83°59' O											Lieberman <i>et al.</i> (1985)
parcela 1	10.0	4.4	1898	23.47		13.0	1.80	39.0	52.0		
parcela 2	10.0	4.0	1589	25.48		13.0	2.01	34.0	41.0		
parcela 3	10.0	4.0	2136	30.40		13.0	2.24	31.0	38.0		
Barro Colorado, Panamá (Bt)											Putz y Milton (1983)
bosque joven	19.0	5.0				5.0	1.83	38.0	-		
bosque viejo	19.0	2.0				5.0	1.06	66.0	-		
Barro Colorado, Panamá (Bt)	8.0	50.0				3.0	3.00	23.0	22.0		Hubbell y Foster (1990)
El Verde, Puerto Rico (Bm)	4.0	0.7				5.0	2.26	31.0	-		Crow (1980)

5.4 Consideraciones finales

La síntesis del ciclo de retroalimentación entre los individuos que conforman el dosel y las plántulas del BMM estudiado en Teipan requiere del análisis tanto de los factores que afectan a cada uno de estos conjuntos, como de los que definen la relación de estos conjuntos, ya que el éxito durante cualquiera de estas etapas no sólo depende de los factores que son específicos a ella. Entre las conclusiones más importantes derivadas de este estudio, se puede afirmar que el éxito de establecimiento de las plántulas depende sólo parcialmente del ambiente lumínico y de la estructura del dosel de este bosque. Sin embargo, también fue posible identificar a la disponibilidad de agua y la temperatura como factores que deben jugar un papel importante sobre la dinámica de plántulas, incluso a la escala de 1 ha.

Por otra parte, a partir de este estudio se vislumbró la posibilidad de que la respuesta de las plántulas a estas condiciones ambientales dependa de la estrategia de regeneración, y aunque no se hizo una evaluación directa de los atributos indicadores, tanto la dinámica y la estructura poblacional, como su relación con la luz, fueron elementos indicadores de sus posibles estrategias de regeneración y de la historia del bosque.

LITERATURA CITADA

- Acevedo, M.F., Ataroff, M., Monteleone, S. y Estrada, C.A. (2003) Heterogeneidad estructural y lumínica del sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Interciencia*, **28**: 394-403.
- Aiba, S., Kitayama, K. y Takyu, M. (2004) Habitat associations with topography and canopy structure of tree species in a tropical montane forest on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology*, **174**: 147-161.
- Alder, D. y Synnott, T.J. (1992) *Permanent Sample Plot Techniques for Mixed Tropical Forest*. Tropical Forestry Papers, 25. Oxford Forestry Institute, Oxford.
- Aldrich, M., Buba, P., Hostettler, P. y van de Wiel, H. (2000). *Bosques Nublados Tropicales Montanos. Tiempo para la Acción*. WWF International/IUCN The World Conservation Union, Cambridge.
- Anónimo (1981) *Atlas Nacional del Medio Físico*. Secretaría de Programación y Presupuesto, Dirección General de Geografía del Territorio Nacional, México, D.F.
- Arriaga, L. (1988) Gap dynamics of a tropical cloud forest in NE Mexico. *Biotropica* **20**: 178-184.
- Arriaga, L. (2000a) Gap-building-phase regeneration in a tropical montane cloud forest of north-eastern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **16**: 535-562.
- Arriaga, L. (2000b) Types and causes of tree mortality in a tropical montane cloud forest of Tamaulipas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **16**: 623-636.
- Augspurger, C.K. (1984) Light requirements of Neotropical tree seedlings: A comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology*, **72**: 777-795.
- Ayyappan, N. y Parthasarathy, N. (1999) Biodiversity inventory of trees in a large-scale permanent plot of tropical evergreen forest at Varagalaiar, Anamalais, Western Ghats, India. *Biodiversity and Conservation*, **8**: 1533-1554.
- Battaglia, M.A. (2000) The influence of overstory structure on understory light availability in a longleaf pine (*Pinus palustris* Mill.) forest. Tesis de Maestría. Virginia Polytechnic Institute and State University. Blacksburg, Virginia.
- Bellingham, P.J. y Tanner, E.V.J. (2000) The influence of topography on tree growth, mortality, and recruitment in a tropical montane forest. *Biotropica*, **32**: 378-384.
- Bloor, J.M.G. y Grubb, P.J. (2003) Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *Journal of Ecology*, **91**: 77-85.
- Blundell, A.G. y Peart, D.R. (1998) Distance-dependence in herbivory and foliar condition for juvenile *Shorea* trees in Bornean dipterocarp rain forest. *Oecologia* **117**: 151-160.
- Boerner, R.E.J., Brinkman, J.A. (1996) Ten years of tree seedling establishment and mortality in an Ohio deciduous forest complex. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **123**: 309-317.

- Boot, R.G.A. (1996) The significance of seedling size and growth rate of tropical rain forest tree seedlings for regeneration in canopy openings. En: *Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings* (ed. M.D. Swaine), pp. 267–284. Man and the Biosphere Series. Vol. 17. Parthenon, Paris.
- Brokaw, N.V.L. (1982) The definition of tree fall gaps and its effects on measures of dynamics of forest. *Biotropica*, **14**: 158-160.
- Brokaw, N.V.L. y Scheiner, S.M. (1989) Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology*, **70**: 538-541.
- Brokaw, N.V.L. y Walker, L.R. (1991) Summary of the effects of Caribbean hurricanes on vegetation. *Biotropica*, **23**: 442-447.
- Brown, N.D. (1993) The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, **9**: 153-168.
- Brown, N. D. y Whitmore, T.C. (1992) Do dipterocarp seedlings really partition tropical rain forest gaps? *Philosophical Transactions of Royal Society of London, Botany*, **335**: 369-378.
- Bruijnzeel, L.A. y Proctor, J. (1995) Hydrology and biochemistry of tropical montane cloud forests: What do we really know? En: *Tropical Montane Cloud Forest* (eds. L. Hamilton, J.O. Juvik y F.N. Scatena), pp. 38-78. Springer-Verlag, Nueva York.
- Bruijnzeel, L.A. y Veneklass, E.J. (1998) Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology*, **79**: 3-9.
- Bruijnzeel, L.A., Waterloo, M.J., Proctor, J., Kuiters, A.T. y Kotterink, B. (1993) Hydrological observations in the montane rain forest on Gunung Silam, Sabah, Malaysia, with special reference to the “Massenerhebung” effect. *Journal of Ecology*, **81**: 145-167.
- Busing, R.T. y Brokaw, N. (2002) Tree species diversity in temperate and tropical forest gaps: the role of lottery recruitment. *Folia Geobotanica*, **37**: 33-43.
- Busing, R.T. (1994) Canopy cover and tree regeneration in old-growth cove forests of the Appalachian Mountains. *Vegetatio*, **115**: 19-27.
- Bustamante, R.O. y Simonetti, J.A. (2000) Seed predation and seedling recruitment in plants: the effect of the distance between parents. *Plant Ecology*, **147**: 173-183.
- Camacho-C., A., González-Espinosa, M., Wolf, J.H.D. y De Jong, B.H.J. (2000) Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany*, **78**: 1309-1318.
- Canham, C.D. (1989) Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology*, **70**: 548-550.
- Carey, E.V., Brown, S., Gillespie, A.J.R. y Lugo, A.E. (1994) Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forest of Venezuela. *Biotropica*, **26**: 255-265.
- Carvalho, L.M., Fontes, M.A.L. y Oliveira-Filho, A.T. (2000) Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca range,

- south-eastern Brazil. *Plant Ecology*, **149**: 9-22.
- Chazdon, R.L. y Fetcher, N. (1984) Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, **72**: 553-564.
- Clark, D.A. y Clark, D.B. (1987) Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical*, **35** (supl. 1): 41-54.
- Clark, D.B., Clark, D.A. y Rich, P.M. (1993) Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* **24**: 397-407.
- Clark, J., Macklin, E. y Wood, L. (1998) Stages and spatial scales of limitation in southern Appalachian forest. *Ecological Monographs*, **68**: 213-235.
- 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.
- Condit, R., Hubbell, S.P. y Foster, R.B. (1995) Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*, **65**: 419-439.
- Condit, R., Hubbell, S.P. y Foster, R.B. (1992) Short-term dynamics of a neotropical forest. *Bioscience*, **42**, 11: 822-828.
- Connell, J.H. (1971) On the role of enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: *Dynamics of Populations* (eds. P.J den Boer y G.R. Gradwell), pp. 298-312, Center for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen.
- Connell, J. y Green, P.T. (2000) Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology*, **81**: 568-584.
- Dalling, J.W. y Hubbell, S.P. (2002) Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology*, **90**: 557-568.
- Dalling, J.W., Winter, K.Y y Hubbell, S.P. (2004) Variation in growth responses of neotropical pioneers to simulated forest gaps. *Functional Ecology*, **18**: 725-736.
- Dalling, J.W., Hubbell, S.P. y Silvera, K (1998) Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology*, **86**: 674-689.
- Dalling, J.W., Muller-Landau, H.C., Wright, S.J. y Hubbell, S.P. (2002) Role of dispersal in the recruitment limitation of Neotropical pioneer species. *Journal of Ecology*, **90**: 714-727.
- Davies, S.J. (2001) Tree mortality and growth in 11 sympatric *Macaranga* species in Borneo. *Ecology*, **82**: 920-932.
- Denslow, J.S., Ellison, A.M. y Sanford, R.E. (1998) Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology*, **86**: 597-609.

- Denslow, J.S. (1980) Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*, **12**, 47-55.
- Dezzeo, N., Hernández, L. y Fölster, H. (1997) Canopy dieback in lower forests of Alto Urimán, Venezuelan Guayana. *Plant Ecology*, **132**: 197-209.
- Dirzo, R., Horvitz, C.C., Quevedo, H. y López, M.A. (1992) The effects of gap size and age on the understorey herb community of a tropical Mexican rain forest. *Journal of Ecology*, **80**: 809-822.
- Doumenge, C., Gimour, D., Ruiz, M. y Blockhus, J. (1995) Tropical montane cloud forests: conservation status and management issues. En: *Tropical Montane Cloud Forest* (eds. L. Hamilton, J.O. Juvik y F.N. Scatena), pp. 24-37. Springer-Verlag, Nueva York.
- Dyer, L.G.A. (1990) Interferencia lumínica de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae) en el sotobosque e implicaciones sobre la comunidad de plántulas y árboles jóvenes en Los Tuxtlas, Ver. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Everham III, E.M., Myster, R.W. y Van de Genachte, 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.
- Ferrusquía-Villafranca, J. (1998) Geología de México: una sinopsis. En: *Diversidad Biológica de México: Orígenes y Distribución* (eds. T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa), pp. 3-108. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Foré, S.A., Vankat, J.L. y Schaefer, R.L. (1997) Temporal variation in the woody under-storey of an old-growth *Fagus-Acer* forest and implications for overstorey recruitment. *Journal of Vegetation Science*, **8**: 607-614.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., y Lertzman, K.P. (1999) Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, Nueva York.
- Gale, N. (2000) The relationship between canopy gaps and topography in a western Ecuadorian rain forest. *Biotropica*, **32**: 653-661.
- García de Miranda, E. (1989) *Apuntes de Climatología*. Editado por la autora, México, D.F.
- Gholtz, H.L., Vogel, S.A., Cropper, W.P., McKelvey, K. y Ewel, K.C. (1991) Dynamics of canopy structure and light interception in *Pinus elliottii* stands, North Florida. *Ecological Monographs*, **61**: 33-51.
- Gomes, E.P.C., Mantovani, W. y Kageyama, P.Y. (2003) Mortality and recruitment of trees in a secondary montane rain forest in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **63**: 47-60.
- Grant, R.H. (1997) Partitioning of biologically active radiation in plant canopies.

International Journal of Biometeorology, **40**: 26-40.

- Gray, A.N. y Spies, T.A. (1996) Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. *Journal of Ecology*, **84**: 635-645.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, **52**: 107-145.
- Grubb, P.J y Tanner, E.V.J. (1976) The montane forest and soils of Jamaica: a reassessment. *Journal of the Arnold Arboretum*, **57**: 313-368.
- Hamilton, L. S., Juvik, J. O. y Scatena, F.N. (1995) The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: Introduction and workshop synthesis. En: *Tropical Montane Cloud Forest* (eds. L. Hamilton, J.O. Juvik y F.N. Scatena), pp. 1-23. Springer-Verlag, Nueva York.
- Hartshorn, G.S. (1980) Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, **12** (Supl.): 23-30.
- Hartshorn, G.S. (1990) An overview of neotropical forest dynamics. En: *Four Neotropical Rainforests*. (ed. A. H. Gentry), pp. 585-590. Yale University Press, New Haven.
- Hayek, L.C. y Buzas, M.A. (1997) *Surveying Natural Populations*. Columbia University Press, Nueva York.
- Herwitz, S.R. y Young, S.S. (1994) Mortality, recruitment, and growth rates of montane tropical rain forest canopy trees on Mount Bellenden-Ker, northeast Queensland, Australia. *Biotropica*, **26**: 350-361.
- Horvitz, C.C. y Schemske, D.W. (1995) Spatio-temporal variation in demographic transitions understory herbs. *Ecological Monographs*, **6**: 155-192.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J. y Loo de Lao, S. (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, **283**: 554-557.
- Hubbell, S.P., Ahumada, J.A., Condit, R. y Foster, R.B. (2001) Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. *Ecological Research*, **16**: 859-875.
- Hurt, G.C. y Pacala, S.W. (1995) The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history, and competitive differences among plants. *Journal of Theoretical Biology*, **176**: 1-12.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M. y Oyama, K. (2001) Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany*, **88**: 1801-1812.
- IG-UNAM [Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México] (1970) Carta de Climas. 1:500,000. Oaxaca. 14Q-VIII. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- INEGI (1988a) *Carta de Hidrología, Aguas Subterráneas*. 1:250,000. Juchitán E15-10, D15-1. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, D.F.
- INEGI (1988b) *Carta Hidrología, Aguas superficiales*. 1:250,000. Juchitán E15-10, D15-1. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, D.F.

- INEGI (1989) Carta Geológica. 1:250,000. Juchitán E15-10, D15-1. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México, D.F.
- INEGI (1996) *Carta Topográfica. 1:50,000. Juchitán E15-10, D15-1.* Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México, D.F.
- Iriarte, S. (2001) Seedling growth and survivorship of native tree species in response to light heterogeneity in wet second-growth forests of Northeastn Costa Rica. Tesis doctoral. University of Connecticut, Connecticut.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104**: 501-528.
- Jonckheere, I.A., Fleck, S., Nackaerts, K., Muysa, B., Coppin, P. Weiss, M. y Baret, F. (2004) Review of methods for *in situ* leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, **121**: 19-35.
- Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F y van Tongeren, O.F.R. (1995) *Data Analysis in Community and Landscape Ecology.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Jordano, P., Pulido, F., Arroyo, J., García-Castaño, J.L. y García-Fayos, P. (2004) Procesos de limitación demográfica. Capítulo 8. En: Valladares, F. *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante.* Pp. 229-248. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid.
- Kappelle, M. (1996) *Los Bosques de Roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Biodiversidad, Ecología, Conservación y Desarrollo.* Instituto de Biodiversidad y Universidad de Amsterdam, Wageningen.
- Kiama, D. y Kiyiapi, J. (2001) Shade tolerance and regeneration of some tree species of a tropical rain forest in Western Kenya. *Plant Ecology*, **156**: 183-191.
- Kitajima, K. (2002). Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Functional Ecology* **16**: 433-444.
- Kobe, R.K. (1999) Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology*, **80**: 187-201.
- Köhler, P., Ditzer, T., Ong, R.C., y Huth, A. (2001) Comparison of measured and modelled growth on permanent plots in Sabahs rain forests. *Forest Ecology and Management*, **144**: 101-111.
- Korning, J. y Balslev, H., (1994) Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, **10**: 151-166.
- Kovach, W.L. (2004) *MVSP. Multivariate Statistical Package. Version 3.1 a (Manual de usuarios).* Kovach Computing Services, Pentraeth, Gales, Reino Unido.
- Krebs, C.J. (1978) *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance.* Harper Collins, Nueva York.
- Lambers, J.H.R., Clark, J.S. y Beckage, B.(2002) Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature*, **417**: 732-735.

- Lang, G.E y Knigh, D.H. (1983) Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology*, **64**: 1075-1080.
- Latif, M. y Barnett, T.P. (1994) Causes of decadal climate variability over the north Pacific and North America. *Science*, **266**, 634-637.
- Lawton, R.O. y Putz, F.E. (1988) Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology*, **69**: 764-777.
- Leigh, G.L. (1975) Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **6**: 67-86.
- Lewis, S.L., Phillips, O.L., Sheil, D., Vinceti, B., Baker, T.R., Brown, S., Graham, A.W., Higuchi, N., Hilbert, D.W., Laurance, W.F., Lejoly, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Núñez-Vargas, P., Sonké, B., Supardi, M.N., Terborgh, J.W. y Vásquez-Martínez, R. (2004) Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology*, **92**: 929-944
- Li, M., Lieberman, M. y Lieberman, D. (1996) Seedling demography in undisturbed tropical wet forest in Costa Rica. En: *Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings* (ed. M.D. Swaine), pp. 285-314 Man and the Biosphere Series. Vol. 17. Parthenon, París.
- Lieberman, D. (1996) Demography of tropical tree seedlings: a review. En: *Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings* (ed. M.D. Swaine), pp. 131-134. Man and the Biosphere Series. Vol. 17. Parthenon, París.
- Lieberman, M., Lieberman, D. y Peralta, R. (1989) Forests are not just swiss cheese: Canopy stereogeometry of non-gaps in the tropical forests. *Ecology*, **70**: 550-552.
- Lorimer, C.G., Dahir, S.E. y Nordheim, E.V. (2001) Tree mortality rates and longevity in mature and old-growth hemlock-hardwood forests. *Journal of Ecology*, **89**: 960-970.
- Magurran, A.E. (1988) *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Malcom, C.P., Brown, N.D., Baker, M.G. y Zipperlen, S.W. (1996) Photosynthetic responses to light in tropical rain forest tree seedlings. En: *Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings* (ed. M.D. Swaine), pp. 41-54. Man and the Biosphere Series. Vol. 17. Parthenon, París.
- Rich, P.M., Wood, J., Vieglais, D.A., Burek, K. y Webb. N. (1999) *Hemiview User's Manual*, V.2.1. Copyright © 1998 -1999 The University of Kansas Centre for Research, Inc. Kansas.
- Martínez-Ramos, M. (1994) Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **54**: 179-224.
- Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E. y Sarukhán, J. (1989) Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology*, **70**: 555-558.

- Matteucci, S.D. y Colma, A. (1982) *Metodología para el Estudio de la Vegetación*. Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C.
- Mejía-Domínguez, N.R (2003) Análisis estructural en una parcela de una hectárea de bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Mejía-Domínguez, N.R., C.A. Ruiz-Jiménez y J.A. Meave (2004). Análisis estructural de una parcela de una hectárea de bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **74**: 13-29.
- Matelson, T.J., Nadkarni, N.M. y Solano, R., (1995) Tree damage and annual mortality in a montane forest in Monteverde, Costa Rica. *Biotropica*, **27**: 441-447.
- Milton, K., Laca, E.A. y Demment, M.W. (1994) Successional patterns of mortality and growth of large trees in a Panamanian lowland forest. *Journal of Ecology*, **82**: 79-87.
- Miura, M., Manabe, M., Nishimura, N. y Yamamoto, S. (2001) Forest canopy and community dynamics in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest, south-western Japan: a 7-year study of a 4-ha plot. *Journal of Ecology*, **89**: 841-849.
- Montgomery, R.A. y Chazdon, R.L. (2001) Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology*, **82**: 2707-2718.
- Montgomery, R.A. y Chazdon, R.L. (2002) Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, **131**:165-174.
- Mussche, S., Samson, R., Nachtergale, L., De Schrijver, A., Lemeur, R. y Lust, N. (2001). A comparison of optical and direct methods for monitoring the seasonal dynamics of leaf area index in deciduous forests. *Silva Fennica*, **35**: 373-384.
- Nicotra, A.B., Chazdon, R.L. y Iriarte, S.V.B. (1999) Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical. *Ecology*, **80**: 1908-1926.
- Pearson, T.R., Burslem, D.F., Goeriz, R.E. y Dalling, J.W. (2003) Regeneration niche partitioning in Neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia*, **137**: 456-65.
- Pompa-Vargas, R.E. (2004). Dinámica poblacional del árbol de tila (*Ternstroemia tepezapote* Schtdl. & Cham., Theaceae) en el bosque mesófilo de montaña de Santo Tomás Teipan, Oaxaca México. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Phillips, O.L., Baker, T.R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, W.F. Lewis, S.L., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D.A., Nuñez-Vargas, P., Silva, J. N.M., Terborgh, J., Vásquez-Martínez, R., Alexiades, M., Almeida, S., Brown, S., Chave, J., Comiskey, J.A., Czimczik, C.I., Di Fiore, A., Erwin, T., Kuebler, C., Laurance, S.G., Nascimento, H.E.M., Olivier, J., Palacios, W., Patiño, S., Pitman, N.C.A., Quesada, C.A., Saldias, M., Torres-Lezama, A. y Vinceti, B. (2004) Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Botany*, **359**: 381-407.

- Quintana-Ascencio, P.F., Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. y Martínez-Icó, M. (2004) Sapling survival and growth of coniferous and broad-leaved trees in successional highland habitats in Mexico. *Applied Vegetation Science*, **7**: 81-88.
- Raich, J.W. y Khoon, G.W. (1990) Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian dipterocarp forest. *Journal of Tropical Ecology*, **6**: 203-217.
- Ramírez-Marcial, N. (2003) Survival and growth of tree seedlings in anthropogenically disturbed Mexican montane rain forests. *Journal of Vegetation Science*, **14**: 881-890.
- Rankin-De-Merona, J.M., Hutchings, R.W. y Lovejoy, T.E. (1990) Tree mortality and recruitment over a five-year period in undisturbed upland rainforest of the central Amazon. En: *Four Neotropical Rainforests*. (ed. A.H. Gentry), pp. 573-583. Yale University Press, New Haven.
- Reader, R.J. (1995) Interspecific variation in tree seedling establishment in canopy gaps in relation to tree density. *Journal of Vegetation Science*, **6**: 609-614.
- Rich, P.M., Clark, D.B., Clark, D.A. y Oberbauer, S.F. (1993) Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agricultural Forest and Meteorology*, **65**: 107-127.
- Richards, P.W. (1996) *The Tropical Rain Forest: An Ecological Study*. 2a. ed., Cambridge University Press, Cambridge.
- Ricklefs, R.E., y Wikelski, M. (2002) The physiology-life history nexus. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**: 462-468.
- Rijkers, T., Pons, T.L. y Bongers, F. (2000) The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*, **14**: 77-86.
- Runkle, J.R. (1989) Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity. *Ecology*, **70**: 546-547.
- Runkle, J.R. (1998) Changes in southern Appalachian canopy tree gaps sampled thrice. *Ecology*, **79**: 1768-1780.
- Runkle, J.R. (2000) Canopy tree turnover in old-growth mesic forests of Eastern North America. *Ecology*, **81** (2): 554-567.
- Schupp, E.W. (1995) Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, **82**: 399-409.
- Sheil, D. (1995) Evaluating turnover in tropical forests. *Science*, **268**: 894.
- Sheil, D. (2001) Long-term observations of rain forest succession, tree diversity and responses to disturbance. *Plant Ecology*, **155**: 183-199.
- Sheil, D. y May, R. (1996) Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *Journal of Ecology*, **84**: 91-100.
- Sheil, D., Jennings, S. y Savill, P. (2000) Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest *Journal of Tropical Ecology*, **16**: 765-800.

- Stadtmüller, T. (1987) *Los Bosques Nublados en el Trópico Húmedo*. Universidad de las Naciones Unidas. San José, Costa Rica.
- STATSOFT INC. (1998) STATISTICA for Windows. Manual Ver. 6.0. Tulsa, Oklahoma.
- Sundaram, B. y Parthasarathy, N. (2002) Tree growth, mortality and recruitment in four tropical wet evergreen forest sites of the Kolli hills, Eastern Ghats, India. *Tropical Ecology*, **43**: 275-286.
- Tabarelli, M. y Mantovani, W. (2000) Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology*, **148**: 149-155.
- Tanner, E.V.J. (1977) Four montane rain forest of Jamaica: A quantitative characterization of the floristic, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. *Journal of Ecology*, **65**: 883-918.
- Tanner, E.V.J., Kapos, V., Freskos, S., Healey, J.R. y Theobald, A.M. (1990) Nitrogen and phosphorus fertilization of Jamaican montane forest trees. *Journal of Tropical Ecology*, **6**: 231-238.
- Tanner, E.V.J., Vitousek, P.M. y Cuevas, E. (1998) Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology*, **79**: 10-22.
- Trichon, V., Walter, J.N y Laumonier, Y. (1998) Identifying spatial patterns in the tropical rain forest structure using hemispherical photographs. *Plant Ecology*, **137**: 227-244.
- Turton, S.M. (1990) Light environments within montane tropical rainforest, Mt. Bellenden Ker, North Queensland. *Australian Journal of Ecology*, **15**: 35-42.
- Velázquez-Rosas, N., Meave, J. y Vázquez-Santana, S. (2002) Elevational variation of leaf traits in montane rain forest tree species at La Chinantla, Southern México. *Biotropica*, **34**: 534-546.
- Van Der Meer, P.J. y Bongers, F. 1996. Patterns of tree-fall and branch-fall in a tropical rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology*, **84**:19-29.
- Van Tongeren, O.F.R. (1995) Cluster analysis. En: *Data Analysis in Community and Landscape Ecology* (eds. R.H.G. Jongman, C.J.F. Ter Braak y O.F.R. van Tongeren), pp. 174-212. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. (1993) Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**:69-87.
- Vogelmann, H.W. (1973) Fog precipitation in cloud forest of eastern México. *BioScience*, **23**: 96-100.
- Waide, R.B., Zimmerman, J.K. y Scatena, F.N. (1998) Controls of primary productivity: lessons from the Luquillo mountains in Puerto Rico. *Ecology*, **79**: 31-37.
- Walker, L.R. (2000) Seedling and sapling dynamics of treefall pits in Puerto Rico. *Biotropica*, **32**: 262-275.
- Welden, C.W., Hewett, S.W., Hubbell, S.P. y Foster, R.B., (1991) Sapling survival,

growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology*, **72**: 35-50.

Wenny, D.G (2000) Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs*, **70**: 331-351.

Williams-Linera, G. (2002) Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation*, **11**: 1825-1843.

Williams-Linera, G. (2003) Temporal and spatial phenological variation of understory shrubs in a tropical montane cloud forest. *Biotropica*, **35**: 28-36.

Zar, J.H. (1999) *Biostatistical Analysis*. 4a ed. Prentice Hall, Upper Saddle River.